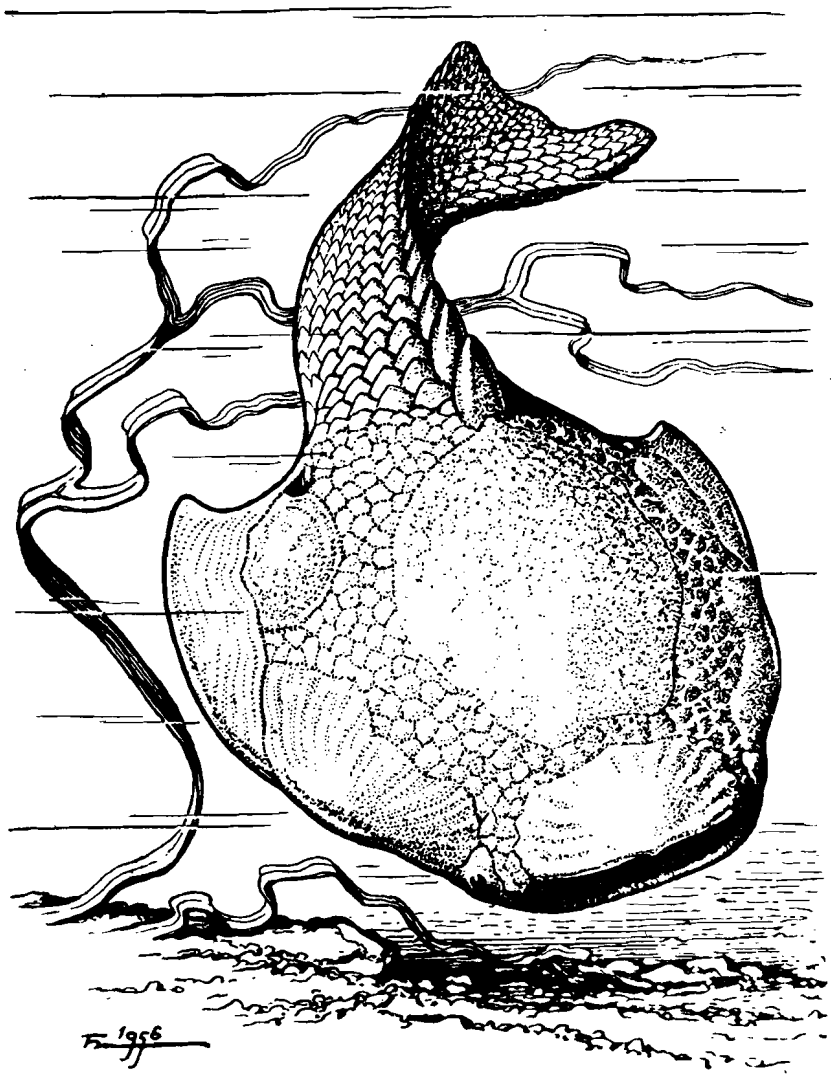
# Псаммостеиды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР

Д. В. ОБРУЧЕВ и Э. Ю. МАРК-КУРИК

# ПСАММОСТЕИДЫ (AGNATHA, PSAMMOSTEIDAE) ДЕВОНА СССР


1956

EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA GEOLOOGIA INSTITUUT
ИНСТИТУТ ГЕОЛОГИИ АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР

Д. В. ОБРУЧЕВ и Э. Ю. МАРК-КУРИК

# ПСАММОСТЕИДЫ (AGNATHA, PSAMMOSTEIDAE) ДЕВОНА СССР

ТАЛЛИН 1965 TALLINN

Toimetuskolleegium:

ENSV TA akadeemik K. Orviku (esimees), geoloogia-mineraloogiateaduste kandidaadid S. Baukov, D. Kaljo, R. Männil (sekretär) ja A. Raukas

Köite toimetaja *D. Kaljo*

Редакционная коллегия:

Академик АН ЭССР К. К. Орвику (председатель), кандидаты геолого-минералогических наук С. С. Бауков, Д. Л. Кальо, Р. М. Мянниль (секретарь) и А. В. Раукас

Редактор выпуска *Д. Л. Кальо*

*Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета Академии наук Эстонской ССР*

*

РИСО № 546

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая монография составилась из трех работ: Д. В. Обручев, «Псаммостеиды (Psammosteiformes) девона СССР и Шпицбергена и эволюция бесчелюстных» (1943), Э. Марк, «Псаммостеиды (Agnatha) тартуского и гауйского горизонтов девона Эстонской ССР» (1955) и «Псаммостеиды пярнуского и наровского горизонтов Эстонии» (1958). При подготовке монографии к печати из работы Д. В. Обручева были изъяты описание псаммостеид Шпицбергена и глава об эволюции бесчелюстных, извлечение из которой было напечатано (1945), а полный текст требует большой переработки в связи с появившимися за истекшие годы новыми данными. Очерк истории изучения дополнен разбором работ, появившихся за последние 20 лет. Общие главы (II—V) сильно переработаны. Описание родов *Schizosteus*, *Tartuosteus*, *Pycnosteus*, *Ganosteus* и *Psammolepis* составлено в основном Э. Марк-Курик по значительно более полным материалам Института геологии Академии наук Эстонской ССР (коллекционные номера начинаются на Pi), тогда как роды *Psammosteus* и *Karelosteus* описаны в основном Д. В. Обручевым по коллекциям Палеонтологического института Академии наук СССР (коллекционные номера начинаются на ПИН). VII глава, посвященная микроструктуре некоторых псаммостеид, написана Л. И. Новицкой.

## I. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПСАММОСТЕИД

Впервые обломки пластинок псаммостеид описаны и изображены акад. Ф. Парротом (Parrot, 1836, 1838) с озера Буртниеки в Латвии. Паррот первый высказался за то, что эти остатки «большей частью могут принадлежать только амфибиям или рыбам рас, до сих пор неизвестных» (1836, стр. 92), однако воздержался от присвоения им каких-либо названий. Большая часть оригиналов рисунков Паррота (1836) хранится в Палеонтологическом институте Академии наук СССР, что позволяет довольно точно определить изображенные им объекты: псаммостеиды — *Psammolepis* sp. (№ 5, 6), *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon) (№ 4, 11, 14? 17), *Ganosteus stellatus* Rohon (№ 9, 10, 13); Placodermi — *Heterostius* (№ I, Ia, II, III, IV) и *Homostius* (№ 2, 3, 7, 8, 18, 19). Это — фауна верхов лужских слоев среднего девона (буртниекский горизонт).

С. С. Куторга (Kutorga, 1835, 1837) изобразил и описал кости из окрестностей Тарту (Эстония) в качестве костей рептилий, преимущественно современных родов: *Trionyx*, *Iguana*, *Crocodilus*, *Lacerta*. *Varanus*, *Ichthyosaurus*, *Ichthyosauroides*. К *Trionyx* были отнесены и остатки псаммостеид. Так, обломок бранхиальной пластинки (1835, табл. III, фиг. 5; 1837, табл. IV, фиг. 9), может быть, принадлежит *Pycnosteus*. Фиг. 11 табл. IV (1837) явно изображает *P. palaeformis*, а фиг. 6 — коньковую чешую (ridge-scale) *Schizosteus* или *Psammolepis*.

Л. Агассис упомянул три новых вида «цестрациontов», *Placosteus maeandrinus*, *Pl. arcuatus* и *Pl. undulatus*, и один вид Celacanthi — *Psammolepis paradoxus* (Agassiz, 1840, стр. XXXIII—XXXIV) по материалам, найденным Х. Пандером в Латвии и Х. Странгвейсом в Ленинградской обл. Описаны же эти четыре вида были (Agassiz, 1844, стр. 103—106) под комбинированным родовым названием *Psammosteus*. Все эти формы установлены по небольшим обломкам, без точного указания местонахождений. За несколько месяцев до появления «Монографии» Л. Агассиса Э. Эйхвальд (1844) выпустил описание, без рисунков, остатков рыб «первобытного океана в окрестностях Павловска» (также Eichwald, 1844). Приняв кожные зубы пластинок и чешуй псаммостеид за отдельные чешуйки и не заметив под ними костной ткани, он описал четыре новых вида ганоидов — *Cheirolepis splendens*, *Ch. unilateralis*, *Microlepis lepidus* и *M. exilis* (новый род), а также *Ch. uragus* Ag. Все это — разные участки панциря одного вида, который теперь (Обручев, 1940а) получил название *Schizosteus splendens* (Eichw.), так как название *Microlepis* преоккупировано (J. E. Gray, 1839). Позже Э. Эйхвальд (Eichwald, 1846) дал более подробное описание, снабдив его схематичными рисунками. Он настаивал на самостоятельности своих видов вопреки мнению Л. Агассиса (1844, стр. 155) о вероятной их идентичности с *Psammosteus*. В 1860 г. Э. Эйхвальд повторил свои описания. Однако уже Л. Агассис, Х. Пандер (Pander, 1857, стр. 21) и

Г. Каде (Kade, 1858, стр. 13), из которых первые два располагали коллекциями из того же местонахождения на р. Славянке, указывали, что на самом деле все образцы оттуда имеют покрытые бугорками пластинки. Это можно видеть и на оригиналах Э. Эйхвальда в Ленинградском университете.

Л. Агассис отнес *Psammosteus* к своему семейству «Célacanthes», куда вошли также *Glyptolepis*, *Phyllolepis*, *Holoptychius*, *Dendrodus*, *Lamnodus*, *Cricodus*, *Asterolepis* и *Bothriolepis*, то есть роды, которые все теперь относятся к другим классам, чем *Psammosteus* (Placodermi и Crossopterygii).

Ф. Мак-Кой (M'Coy, 1848a, стр. 7—8) описал обломки тонких пластинок с мелкими бугорками в качестве новых видов *Psammosteus granulatus* и *Ps. vermicularis* из низов карбона Ирландии. Описание, не сопровождаемое рисунками, не позволяет судить, действительно ли эти формы принадлежат к псаммостеидам, что, конечно, мало вероятно, так как, насколько мы знаем, псаммостеиды вымирают до конца девона. Последующие авторы (Pander, 1857, стр. 21; Woodward, 1891a, стр. 128) упоминают о видах Ф. Мак-Коя, не высказывая своего суждения о них. [1]

Ф. Мак-Кой (M'Coy, 1848a, стр. 6; 1848b, стр. 277--280) выделил *Psammosteus* вместе с *Bothriolepis* и *Asterolepis* из целакантид в особое семейство Placodermi, в котором он объединил всех «ганоидных рыб палеозойских отложений, у которых голова и туловище заключены в ряд непарных, или центральных, и субсимметричных, или латеральных, костных, различно туберкулированных пластинок большой величины». Сюда вошли также все роды сем. Cephalaspides Агассиса, за исключением самого *Cephalaspis*, то есть *Pterichthys*, *Pamphractus* (=*Bothriolepis*), *Polyphractus* (=*Dipterus*), *Coccosteus*, *Chelyophorus*. Хотя это объединение было впоследствии отвергнуто, и название Placodermi стало синонимом Ostracodermi, однако современные авторы восстанавливают термин Мак-Коя почти в прежнем объеме (за исключением *Psammosteus* и «*Polyphractus*»).

Х. Пандер (Pander, 1857, стр. 41—43) полностью присоединился к предложению Мак-Коя и принял семейство Placodermi в том же объеме, то есть включая в него, по современной терминологии, Arthrodira и Antiarchi. *Psammosteus* он рассматривал в качестве синонима *Asterolepis*, принимая пластинки первого рода за хвостовые чешуи последнего, хотя отдавал себе отчет в том, что эти построенные из дентиноподобной ткани с несомненно дентиновыми бугорками пластинки сильно отличаются от настоящей кости *Asterolepis* (стр. 22—27). Пандер обратил внимание на многообразие формы бугорков в отдельных частях одной и той же пластинки, делая из этого вывод о невозможности различения видов по этому признаку. Он не дал подробного описания и изображений своего материала, предполагая включить их в описание ископаемых рыб Лифляндии, так и не увидевшее света.

Мнение Х. Пандера об идентичности *Psammosteus* с *Asterolepis*, не принятое специалистами, удержалось в некоторых руководствах, например К. Циттеля (Zittel, 1887, стр. 157). Поздний отклик эта точка зрения получила в работе В. Н. Вебера (1924, стр. 137), описавшего коньковые чешуи *Psammosteus* с р. Свири в качестве фулькр *Asterolepis*.

---

[1] Л. Б. Тарло в письме от 7 ноября 1961 г. сообщил, что виды, описанные Мак-Коем, действительно относятся к псаммостеидам, но происходят не из нижнего карбона, а из верхнего девона, из свиты желтых песчаников, которую ошибочно относили к карбону. Эти виды переописаны Тарло в его монографии (1964—1965).

Г. Каде (Kade, 1858) описал остатки рыб из валуна, найденного близ Бирнбаума (теперь Мендзыхуд) в Познани. Приняв семейство Placodermi, он вернул самостоятельность роду *Psammosteus*, подвергнув справедливой критике аргументацию Х. Пандера. Имеющиеся в валуне обломки с круглыми кожными зубами он отнес к *Ps. arenatus* Ag. (стр. 10), а с удлиненно ромбическими — к *Ps. maeandrinus* Ag., описав для последнего «боковой заднезатылочный щиток» и фулькры (стр. 11—14).

Образцы Г. Каде были в 1860 г. куплены Британским музеем и фигурируют под теми же названиями в каталоге А. С. Вудворда (Woodward, 1891a, стр. 127, № 35019a, 35019c). Определения эти были взяты под сомнение Ф. Бротценом (Brotzen, 1933a, стр. 57, 58), заявившим, что *Ps. maeandrinus* Каде похож на Drepanaspidae, а *Ps. arenatus*, по-видимому, остаток панциря Pteraspidae со стертым верхним слоем и обнаженной губчатой тканью. Однако описание и рисунки Г. Каде не оставляют сомнения в том, что его образцы принадлежат псаммостеидам. *Ps. arenatus* (Kade, фиг. 14) представляет обломок, вероятнее всего, бранхиальной пластинки *Psammolepis*, а никак не разлом по вакуольному слою щита птераспид; *Ps. maeandrinus*: фиг. 2 — чешую основания хвоста, фиг. 3 — чешую более дистальной его части, фиг. 4 — коньковую чешую, фиг. 5 — скульптуру коньковой чешуи.

Видовую принадлежность этих образцов не так легко определить. Бранхиальная пластинка фиг. 14 более всего напоминает *Psammolepis paradoxa*, но может принадлежать и какому-либо другому виду *Psammolepis* или *Schizosteus*. Чешуя фиг. 2 такая же, как у *Schizosteus splendens* или *Drepanaspis*. Коньковая чешуя фиг. 4 не может относиться к *Psl. paradoxa*; она скорее принадлежит какому-либо виду *Schizosteus* или *Psammolepis* из тартуских слоев, так же как и чешуя фиг. 3. Наиболее вероятный возраст бирнбаумского валуна, по остаткам псаммостеид, — тартуские или гауйские слои. Остальные ископаемые: *Archaeacanthus quadrisulcatus* Kade (= *Devononchus concinnus* Gross) и «удивительное кварцевое образование» (Kade, фиг. 1, = водоросль *Prototaxites*) подтверждают этот возраст, но *Porolepis posnaniensis* (Kade) суживает его пределы до арукюльского возраста (Gross, 1942, стр. 426).

В «Lethaea Rossica» Э. Эйхвальд отнес *Psammosteus* с тремя видами к сем. Placodermes (Eichwald, 1860, стр. 1515), а своих *Cheirolepis* и *Microlepis* — к сем. Cheirolépidés (стр. 1572). Как и все предыдущие авторы, он включал эти семейства в установленную Л. Агассисом группу ганоидов. У *Psammosteus* он различал: 1) щитки удлиненные и конические, иногда выпуклые, 2) плавательные лопатки в один фут шириной, имеющие две стороны, снабженные одинаковыми украшениями (= бранхиальные пластинки) и 3) ихтиодорулиты, удлиненные и цилиндрические (= коньковые чешуи).

Г. Траутшольд (Trautschold, 1880) описал под названием *Coccosteus megalopteryx* смесь костей разных рыб. Дистальную часть плавников этой формы изображали псаммостеидные бранхиальные пластинки, за которыми теперь закреплено название *Psammosteus megalopteryx* (Trd) (Gross, 1933a). Повторив свое описание в 1889 и 1890 гг. под названием *Megalopteryx*, Г. Траутшольд, однако, не дал ничего нового для познания псаммостеид. А. Кенен (Koenen, 1883) отметил невероятность того, чтобы у *Coccosteus* могли быть подобные плавники, а Р. Траквер (Traquair, 1890) рассматривал их как «придатки селахий», имея в виду их микроскопическое строение и сближая их с ихтиодорулитами *Oracanthus*.

Примеру Р. Траквера последовал А. С. Вудворд (Woodward, 1891a, стр. 126), поместивший *Psammosteus* в число ихтиодорулитов. Образцы *Psammosteus*, описанные предыдущими авторами, равно как и имевшиеся в Британском музее, он распределил по четырем видам Л. Агассиса в значительной степени ошибочно.

В качестве «боковых головных шипов» *Psammosteus* фигурирует и в «Основах палеонтологии» (Zittel, 1895, стр. 551) наряду со многими настоящими ихтиодорулитами.

Такого же взгляда на положение *Psammosteus* в системе придерживался Г. Гюрих (Gürich, 1891), который, использовав хранившиеся во Вроцлавском музее оригиналы Траутшольда, смог разобраться в созданной последним путанице. В частности, он описал все основные элементы панциря *Psammosteus*: 1) плавниковый шип (= бранхиальная пластинка *Ps. megalopteryx*), который он считал симметричным и принадлежащим непарному плавнику, 2) средние щиты (также *Ps. megalopteryx*) с собранными в подушки (= тессеры) бугорками, 3) фулькры, прикрывавшие мягкий плавник, с р. Аа (= коньковые чешуи *Psammolepis*) и 4) несимметричные, торчавшие сбоку щиты (= бранхиальные пластинки *Psammolepis*).

А. С. Вудворд (Woodward, 1891b, стр. 10—11) описал «ихтиодорулиты» из подкласса Elasmobranchii под названием *Psammosteus arenatus* Ag. из верхнего девона Шпицбергена. Это — верхи среднего девона, хотя они и содержат остатки крупной *Asterolepis scabra* (Woodw.) (см. Stensiö, 1918a, стр. 69; Nilsson, 1941, стр. 48, 50). Остатки *Psammosteus* отсюда были еще до того очень коротко описаны и изображены Э. Р. Ланкестером (Lankester, 1884, стр. 6, фиг. 17) в качестве костей с бугорчатой орнаментацией, «принадлежащих, вероятно, крупной рыбе из Rhizodontidae». По рисункам трудно судить о видовой принадлежности этих образцов, но присланная проф. Э. Стеншё из Стокгольма коллекция А. Натгорста, включающая оригиналы Э. Р. Ланкестера и А. С. Вудворда, содержит только один вид — *Pycnosteus nathorsti* Obr.

И. В. Рогон (Rohon, 1893) дал краткое описание микроструктуры *Psammosteus* для сравнения с верхнесилурийским *Lophosteus*, который А. С. Вудворд (Woodward, 1891a, стр. 128) поставил рядом с *Psammosteus*. И. В. Рогон различал у *Psammosteus* пять слоев кости: 1) эмаль, 2) вазодентин, 3) сеть гаверсовых каналов, 4) многочисленные полости (Markräume), 5) параллельно-пластинчатый слой, изопедин. В противоположность Г. Гюриху (Gürich, 1891) автор усматривает в кости *Psammosteus* костные клетки, встречающиеся, однако, только в нижних слоях кости. Относительно происхождения дентиновых образований Рогон высказал два противоположных мнения: 1) ребрышки птераспид происходят из слияния плакоидных чешуек (Rohon, 1892, стр. 75), 2) плакоидные чешуйки образуются при распадении ребрышек птераспид (Rohon, 1893, стр. 105), но окончательно не остановился ни на одном (Rohon, 1901, стр. 26).

О. М. Рейс (Reis, 1896, стр. 213—214) объединил птераспид и псаммостеид под общим названием псаммакантид на основании их микроскопического строения, которое «хотя и плакоидное, но своеобразно тем, что дентин ограничен самым верхним слоем». Он считал поэтому псаммакантид дегенерирующей группой эласмобранхий, так как в его представлении в ряде групп наблюдается дегенерация плакоидных чешуй и неоморфоз крупных кожных окостенений.

Р. Траквер (Traquair, 1894, 1896a) описал из слоев Элгин верхнего девона Маришира (Morayshire) в Шотландии новый вид, *Psammosteus*

*taylori* — большую пластинку, которую правильно ориентировал и определил как спинную (Traquair, 1896a, табл. VI, фиг. 1)[1]. Кожные зубы этого вида собраны в тессеры, как у представителей рода *Psammosteus* s. str. из нашего верхнего девона, однако рисунки (Traquair, 1896a, табл. VI, фиг. 2, 3) не позволяют сравнить его с нашими, так как сравнение кожных зубов возможно только по увеличенным фотографиям. Шипы *Psammosteus* sp. из Scaat Craig (Traquair, 1896a, табл. VI, фиг. 4, 5) представляют бранхиальные пластинки, наиболее близкие к *Ps. falcatus* из нашего верхнего девона. Р. Траквер (Traquair, 1896a, стр. 260) отнес *Psammosteus* в составе отдельного нового семейства Psammosteidae к отряду Selachii: «так как пластинки ... показывают не костные лакуны, а только дентиновые трубочки, то род этот теперь обычно относится к *Elasmobranchii* и считается представителем группы панцирных акул ... Бугорки, образующие орнамент наружного слоя, — явно шагреневые образования, которые слились, так как очень похожей формы образования, еще разъединенные, образуют кожный покров *Cephalopterus pagei*» (= *Turinia*) (стр. 262).

Такого же взгляда придерживается и А. С. Вудворд (Woodward, 1895, стр. 38), объединивший *Psammosteus* с *Oracanthus* и *Gyracanthus* в одной группе, «в которой кожный панцирь имеет такое же микроскопическое строение, как и у эласмобранхий». Он описывает хранящиеся в Дерптском музее (Тарту) экземпляры: 1) большую медиальную пластинку *Ps. paradoxus* из Нейгаузена (= Вастселийна) (фиг. 1), позднее изображенную под тем же названием также Ч. Истменом (Eastman, 1917, фиг. 1), а И. А. Преображенским (1911, фиг. 12) — как *Dyptychosteus tesselatus*; В. Гросс (Gross, 1933a, стр. 9) считает эту пластинку спинным щитом *Psammolepis undulata*, а Э. Марк (1955, стр. 4) — особым видом, *Psammosteus tessellatus* Preobr., каковое название, однако, преоккупировано (Traquair, 1897)[2]; 2) совочкообразную пластинку с орнаментом *Psammosteus arenatus*, которая впоследствии стала типом *Pycnosteus palaeformis* И. А. Преображенского (1911). Вудворд различает два типа «шипов» *Psammosteus*: 1) симметричные, похожие на ростр *Pteraspis* (= коньковые чешуи), и 2) парные, треугольные, которые или сидели вдоль нижнего края туловища, как у Acanthodii, или располагались в виде одной пары позади головы, как у *Oracanthus* (= бранхиальные пластинки *Psammosteus* s. str.)

Та же точка зрения проведена в «Палеонтологии позвоночных» А. С. Вудворда (1898, стр. 29), где говорится, что пластинки *Psammosteus*, «очевидно, образовались путем слияния и утолщения у основания групп простых бугорков, подобных рассеянным в верхнесилурийских породах» (т. е. кожным зубам Thelodonti).

Г. Гюрих (1896, стр. 392) упоминает коньковую чешую *Psammosteus* sp. из нижнего девона («Placodermen-Sandstein») Польши, из окрестностей Нова-Хуты. В новейшее время в этих слоях у Далешице найдены обильные остатки псаммостеид, возраст которых — эмс (Tarlo, 1957).

В 1897 г. Р. Траквер дал дополнительное описание *Ps. taylori* и описал еще два шотландских вида: 1) *Ps. tesselatus* из слоев Нэрн

---

[1] Л. Б. Тарло (Tarlo, 1961) считает *Ps. taylori* синонимом *Ps. megalopteryx* Trautschold, а *Psammosteus* sp. из Scaat Craig относит к *Ps. falcatus*.

[2] Л. Б. Тарло (Tarlo, 1961) дал этому виду новое название — *Psammosteus markae*. Однако типом *D. tesselatus* является пластинка с р. Сяси, идентичная с *Ps. megalopteryx*, и поэтому названия, данные Преображенским и Тарло, оказываются синонимами названия Траутшольда. Пластинка из Вастселийна относится, видимо, к *Ps. praecursor*.

(Nairn), то есть из низов верхнего девона (см. Обручев, 1951, стр. 983), с многоугольными, часто неправильными кожными зубами с крайне мелкими зубчиками по краям; этот вид принадлежит, вероятно, к роду *Psammolepis* и больше всего напоминает *Psl. undulata* из аматских слоев нашего девона; 2) *Ps. pustulatus* из Скат-Крэг (Scaat Craig), то есть из более высоких слоев верхнего девона, — своеобразная форма с крупными негусто сидящими бугорками, у которых имеется только «апикальная шишка, или шапка ганоина, часто зазубренная по краю, с варьирующим числом зазубрин; но эта ганоидная шапка не достигает основания бугорка». Без микроскопического исследования нельзя судить об этой форме, но во всяком случае она не может принадлежать ни к одному из известных видов псаммостеид.[1]

В 1898 г. тот же автор описал новый вид *Ps. anglicus* из нижнего древнего красного песчаника Западной Англии. Однако Л. Уиллс (Wills, 1935) выделил его в новый род *Phialaspis*, описанный еще Э. Р. Ланкестером (Lankester, 1868—1870) под названием *Cyathaspis* (?) *symondsi*. Это видовое название и должно быть принято для данной формы. Э. И. Уайт (White, 1946) показал, что это — особое семейство, промежуточное между Cyathaspididae и Pteraspididae. Позднее выяснилось, что под родовым названием *Phialaspis* Wills, 1935 были описаны вентральные пластинки того же рода, дорзальные пластинки которого были раньше описаны под названием *Traquairaspis* Kiaer, 1932 (White, 1950, стр. 55).

*«Psammosteus anglicus»* дал начало термину «псаммостеусовый известняк (*Psammosteus*-Limestone)», употребляющемуся в английской стратиграфической литературе для пограничного между даунтоном и диттоном слоя с *Traquairaspis*. Надо помнить, что не только верхнедевонский род *Psammosteus*, но и вообще Psammosteidae в таких древних слоях еще не встречены.

*Ps. anglicus* был позже указан (Woodward, 1901) из нижнедевонской формации Нойдарт (Knoydart) Новой Шотландии, Канада. В самое последнее время (Dineley, 1964) отсюда описан *Traquairaspis symondsi*.

В 1899 г. И. В. Рогон выпустил описание коллекции девонских рыб с Тимана, собранной Ф. Н. Чернышевым и хранящейся в Палеонтологическом институте АН СССР. Его описания настолько недостаточны, а рисунки так примитивны, что только имея в руках оригиналы, можно понять, о чем идет речь. В этой работе имеется описание следующих псаммостеид: *Ps. arenatus* Ag. (оригинал фиг. 4 не имеет ничего общего с этим видом *Psammolepis*, а представляет собой бранхиальную пластинку *Psammosteus* s. str., похожую больше всего на *Ps. praecursor* Obr.; оригинал фиг. 5 не найден), *Ps. undulatus* Ag. (описание без рисунка и номера образца, не дает ничего), *Ps. ornatus* sp. nov. (действительно, новый вид, принадлежащий, может быть, к роду *Tartuosteus*, Обручев, 1961) и *Psammosteus* sp. indet. (оригинал не установим по описанию).

Относительно систематического положения псаммостеид Рогон высказался не очень определенно: «Я пришел к выводу, что все остатки *Psammosteus* происходят от рыб, образовывавших собственное семейство, положение которого в системе никоим образом не может считаться решенным», но поместил их почему-то после Dipnoi.

Таким образом, до конца прошлого столетия ни строение, ни систематическое положение псаммостеид не были выяснены. Господствовало

[1] По мнению Л. Б. Тарло (Tarlo, 1961), *Ps. tesselatus* Tr. является синонимом *Psl. undulata* Ag., а *Ps. pustulatus* имеет типичное для рода *Psammosteus* строение.

мнение, что они принадлежат к акуловым, а их бранхиальные пластинки приравнивались к ихтиодорулитам.

Радикальный переворот в представлениях о *Psammosteus* произошел в 1899 г., когда вышла работа Р. Траквера, установившая основы современной систематики Heterostraci. Отряд Heterostraci, куда первоначально Э. Р. Ланкестер включил только группу птераспид, был теперь сильно расширен и состоял из только что открытых *Thelodus* и *Lanarkia*, составивших сем. Coelolepidae; впервые расшифрованного *Drepanaspis*, выделенного в сем. Drepanaspidae; явно близкого к последнему *Psammosteus*, оставленного до выяснения формы его пластинок и микроструктуры *Drepanaspis* в отдельном семействе; и, наконец, сем. Pteraspidae.

Благодаря изучению *Drepanaspis*, который был совершенно недостаточно описан К. Шлютером (Schlüter, 1888, стр. 126—127), отнесшим его к Osteostraci [см. также Zittel, 1895, стр. 557; взгляды Р. Траквера были впервые опубликованы в кратком резюме доклада (1896b)], стало понятно значение отдельных частей панциря *Psammosteus*. Большие пластинки последнего соответствуют средней вентральной или дорзальной, «ихтиодорулиты» — это направленные назад разращения постеро-латеральных пластинок (бранхиальных по современной номенклатуре), а хвостовые чешуи — действительно «фулькры», или ridge-scales (коньковые чешуи). Реконструкции *Drepanaspis*, сделанные Р. Траквером (рис. 1), вошли во все учебники. Эта работа Р. Траквера наряду с последующими его исследованиями строения *Drepanaspis* является основой для понимания строения отряда Psammosteida. Подробнее нам придется коснуться этих работ при разборе морфологии псаммостеид (стр. 23 и сл.). Они включают предварительное описание с установлением систематического положения и реконструкцией «спинной» стороны (Traquair, 1899, 1900a), исправленную реконструкцию обеих сторон (1902), подробное описание с фотографиями и реконструкциями (1903), ответ Б. Дину по поводу ориентировки сторон *Drepanaspis* и дополнительные фотографии (1905).

Р. Траквер считает Psammosteidae промежуточной ступенью в развитии от Coelolepidae к Drepanaspidae (и далее к Pteraspidae), шедшем путем слияния шагреневых чешуек с образовавшимися под ними кожными костями и консолидации последних в крепкий панцирь (1899, 1900b).

Взгляды Р. Траквера полностью приняты в сводке А. Кемна (Kemna, 1903) и в большинстве руководств по палеонтологии и зоологии.

В своем реферате работы Р. Траквера 1903 г. Бешфорд Дин (Dean, 1904) отметил малую вероятность предложенной Р. Траквером ориентировки брюшной и спинной сторон *Drepanaspis* (см. стр. 24). Совершенно правильное замечание Б. Дина было, однако, отвергнуто Р. Траквером (1905) и не проникло в литературу и учебники (Woodward, 1900, 1910; Борисяк, 1906; Goodrich, 1909; Dollo, 1910; Abel, 1909, 1912, 1919, 1924; Koken, 1911; Stromer, 1912; Schlosser, 1918, 1923; Павлова, 1929; Крокос, 1936). Только после работы И. Киера (Kiaer, 1915) правильное представление об ориентировке *Drepanaspis* стало проникать в специальную литературу (Woodward, 1921; Stensiö, 1927 и все последующие авторы) и значительно позднее — в учебники (Swinnerton, 1930; Woodward, 1932; Romer, 1933, 1945; Ромер, 1939).

В 1901 г. вышла работа И. В. Рогона, специально посвященная псаммостеидам. В анатомической ее части автор описывает три типа кожных окостенений: 1) чешуи (впервые) и близкие к ним «фулькры», 2) плавниковые шипы (= бранхиальные пластинки *Psammosteus* s. str.), которые он считает непарными спинными, и 3) кожные щитки

головы, среди которых он различает: а) большой спинной щит, покрывавший всю голову; как части этого щита описываются бранхиальные пластинки *Psammolepis*; б) большой брюшной, который из-за отсутствия собственного материала описан только по щиту *Psammosteus anglicus* Traq. (= *Traquairaspis symondsi*); в) два маленьких щитка в качестве mentale (= rostrale) и anterior ventro-laterale (= postorbitale).

В гистологическом описании И. В. Рогон отмечает те же слои, что и в 1893 г., только вместо вазодентина теперь говорит о настоящем дентине, и признает, что костных клеток у *Psammosteus* нет. Отделяя от сетчатого (reticuläre) слоя слой полостей (Medullar- oder Markräume), он видит в последних «включения в кровеносных сосудах, которые должны были каким-то специфическим образом служить для кровообращения».

И. В. Рогон выделил в этой работе несколько образцов в новый род *Ganosteus*, с двумя видами — *G. tuberculatus* (с более мелкими бугорками одной величины) и *G. stellatus* (с крупными бугорками наряду с мелкими). Первый вид теперь относится к роду *Pycnosteus*, второй служит типом рода *Ganosteus* (Обручев, 1940а).

Что касается положения *Psammosteus* в системе, то И. В. Рогон считает наиболее естественным «причислить птераспид и псаммостеид в качестве двух самостоятельных семейств к отряду Aspidorhini (Heterostraci)». Coelolepidae он относит к селахиям, а Drepanaspidae, за неизученностью микроструктуры, не решается никуда отнести.

О. Иекель (Jaekel, 1902) дал совершенно оригинальную систему панцирных рыб, в которой объединил под названием Placodermi следующие группы: птераспид, трематаспид, псаммостеид, цефаласпид (включая *Drepanaspis* !), коккостеид, макропеталихтиид, астеролепид (включая *Homosteus*!). Развитие их панциря он представляет себе путем разделения ранее твердого панциря на отдельные поля, что доказывает увеличение подвижности. Несколько подробнее эту теорию он развил в 1903 г. Сравнительно с работами Р. Траквера взгляды О. Иекеля представляют большой шаг назад, так как он соединил вместе совершенно разнородные группы и пытался изобразить их эволюцию как единый процесс, не считаясь с их анатомией, гистологией и геологическим возрастом.

В. Гебхардт (Gebhardt, 1907) доложил в собрании Анатомического общества в Вюрцбурге о результатах своего исследования микроскопического строения костей Placodermi. Если отбросить неверные выводы, сделанные под влиянием взглядов О. Иекеля, то доклад освещает некоторые детали строения птераспид и *Psammosteus* — по вопросу о присутствии или отсутствии костных клеток и канальцев в их пластинках.

Э. С. Гудрич (Goodrich, 1907) описывает строение пластинок и кожных зубов *Thelodus*, *Psammosteus* и *Pteraspis*, но предостерегает против гомологизации базальных пластинок плакоидных чешуек с тканью пластинок Heterostraci, считая последнюю независимым образованием, с которым кожные зубы срастаются уже вторично.

Л. Долло (Dollo, 1910, стр. 399) и О. Абель (Abel, 1909, стр. 97; 1912, стр. 437; 1924, стр. 333) считают *Drepanaspis* слепым на том основании, что глазные отверстия у него находятся на брюшной стороне. О. Абель (1912, стр. 438; 1919, стр. 82) даже предполагает, что эти отверетия служили для выхода усиков. Это абсурдное мнение отпадает само собой при правильной ориентировке сторон *Drepanaspis*.

Э. С. Гудрич (Goodrich, 1909), следуя Р. Траквер, различает в отряде Pteraspidomorphi (Heterostraci) четыре семейства. Рисуя развитие

кожных окостенений от чешуек *Lanarkia* к панцирю птераспид, он, однако, сомневается, чтобы эти четыре семейства действительно образовывали филетический ряд.

А. С. Вудворд (Woodward, 1910, стр. 55) объединил *Drepanaspis* и *Psammosteus* в семействе Psammosteidae.

О. Иекель (Jaekel, 1911) соединил псаммостеид с *Drepanaspis* в подотряде Drepanaspidi отряда Goniaspidi, остальные подотряды которого составляли Trematas pidi, Cephalaspidi и Thelodonti. Другие же Heterostraci оказались оторванными, составляя самостоятельный отряд. Эта система, основанная на одном признаке — общей конфигурации тела, непосредственно связанной с образом жизни и часто оказывающейся сходной в результате конвергенции (см. Dollo, 1910), — неизбежно оказалась крайне искусственной. Иекель здесь различает две группы русских псаммостеид, у одной из которых передняя часть тела заключена в вальковато-округлый (= *Pycnosteus*), у других — в более плоский панцирь (= *Psammolepis*).

А. С. Вудворд (Woodward, 1911) описал несколько пластинок *Psammosteus taylori* Traq. во взаимной связи — спинную и брюшную пластинки и «spines» (= бранхиальные пластинки); последние частью прикрыты тессерами. Боковые стороны туловища впереди «spines» покрыты тессерами или отдельными крупными бугорками.

И. А. Преображенский (1911) описал несколько образцов из коллекций Юрьевского университета (Тарту), собранных еще Г. Асмуссом и К. Гревингком, которые послужили ему для установления двух новых родов — *Pycnosteus palaeformis* (сохраняется современными авторами) и *Dyptychosteus tesselatus* [синоним *Psammosteus megalopteryx* (Trd), частью относится к *Ps. praecursor*] и двух новых видов *Psammosteus*: *Ps. imperfectus* (= *Pycnosteus palaeformis*) и *Ps. heterolepis* (= *Schizosteus*). Кроме того, описан еще *Ps. undulatus* Ag. Преображенский положил в основу своей систематики микроскопическое строение щитов, в котором, однако, не разобрался, приняв губчатый слой *Pycnosteus* за особую ткань, представляющую собой «соединительно-тканные волокна cutis'a (продольно исчерченные), пропитанные солями Са; притом этот пропитанный солями Са слой был менее плотен в «плавниках», чем достигалась их большая эластичность» (стр. 25).

Несмотря на неправильный принцип, положенный в основу классификации, почти все установленные И. А. Преображенским виды действительно существуют в природе.

Б. Досс (Doss, 1915) описал щит с мелкими тессерами из Вендена (Цесис), определенный О. Иекелем как *Psammosteus arenatus* Ag.; В. Гросс (Gross, 1933a, стр. 9) относит его с сомнением к *Psammosteus undulatus* Ag.

И. Киер (Kiaer, 1915) дал положительные доказательства близости *Psammosteus* к *Drepanaspis*: микроскопическое строение последнего подобно строению *Psammosteus*. Два новых вида *Psammosteus* — *Ps. arcticus* и *Ps. complicatus* были описаны из нижней части верхнего девона Земли Элсмира. Это действительно два (может быть и больше) самостоятельных вида, которые не имеют себе аналогов среди псаммостеид нашего девона и принадлежат оба к роду *Psammosteus* s. str. Для сравнения с ними И. Киер дает изображение микроструктуры и поверхностного орнамента (впервые применив увеличенные фотографии) «*Psammosteus maeandrinus*», часть остатков которого, с Андомы, в самом деле относится к этому виду, а часть, с р. Аа (Гауя), — к *Psammolepis paradoxa*.

Ч. Р. Истмен (Eastman, 1917) в описании коллекции Национального музея Соединенных Штатов Америки упоминает фрагменты *Psammosteus*, полученные от Петербургского горного института. Он считает *Dyptychosteus tesselatus* Преображенского синонимом *Psammosteus paradoxus*, а *Ps. imperfectus* того же автора, «насколько можно судить по опубликованному изображению», одним из среднеспинных щитков *Ceraspis carinata* Schlüter (!). Очевидно, русский текст Преображенского был ему недоступен.

В двух руководствах О. Абеля (Abel, 1919, 1924) Heterostraci под влиянием системы О. Иекеля (1911) присоединены к Osteostraci.

В новых изданиях «Основ палеонтологии» К. Циттеля (Schlosser, 1918, 1923) в семействе Drepanaspidae объединены роды: *Drepanaspis*, *Psammosteus*, *Pycnosteus*, *Dyptychosteus*, *Phyllolepis*, *Holonema* и *Sphenophorus*. Однако последние три рода относятся на самом деле к Arthrodira.

А. С. Вудворд (Woodward, 1921, стр. 30—31) дает реконструкцию *Drepanaspis*. Он сравнивает *Drepanaspis* с *Phyllolepis*, который причисляет к Heterostraci. Эволюцию последних он представляет себе обычным образом — путем консолидации панциря из отдельных чешуек.

В своей работе о цефаласпидах Э. Стеншё (Stensiö, 1927) коснулся и Heterostraci, между прочим и семейства Drepanaspidae, куда он включил *Psammosteus* и *Astraspis*. Он считает, что *Drepanaspis*, с его более расчлененным панцирем, должен был произойти от птераспидообразных предков. Он гомологизует отдельные пластинки *Drepanaspis* с пластинками *Pteraspis* (рис. 3). Панцирь *Drepanaspis* заключает все туловище, до основания хвоста; грудных плавников нет, но они должны были редуцироваться (непонятно, почему?). Принадлежность *Phyllolepis* к Drepanaspidae Стеншё считает крайне сомнительной (это мнение подтвердилось впоследствии). Эволюцию Heterostraci он переворачивает головой вниз, считая, что Coelolepidae произошли от панцирных предков путем редукции наружного костного скелета, а Heterostraci вообще имеют более специализованный скелет, чем Osteostraci.

Точка зрения Э. Стеншё, согласная с его общими взглядами на редукцию костной ткани в разных линиях позвоночных, была впервые высказана еще О. Иекелем (Jaekel, 1902, 1903, 1906, 1927) и проникла в ряд специальных работ и даже учебников (Romer, 1933; Яковлев, 1937).

И. Киер (Kiaer, 1928, стр. 125—127) в описании устройства рта древнейших позвоночных воспроизвел реконструкцию *Drepanaspis* (см. стр. 25).

Р. Ружичка (Ružička, 1929) описал новый вид *Psammosteus* (*Ganosteus*) *perneri* из верхней части среднего девона окрестностей Праги. Изображенная им узкая левая бранхиальная пластинка не относится, конечно, ни к одному из названных им родов, а принадлежит форме, близкой к *Drepanaspis*.

Работы Вальтера Гросса, первая из которых издана в 1930 г., внесли много нового в понимание строения и эволюции псаммостеид, но вместе с тем показали, как много еще надо сделать, чтобы разобраться в запутанном вопросе их систематики и полностью осветить строение панциря.

В первой работе (Gross, 1930, стр. 4—14) дается разбор морфологии и гистологии псаммостеид (s. str., без *Drepanaspis*) и пробная реконструкция поперечного сечения панциря *Psammosteus*. Очень важно описание «серповидных пластинок» (Sichelplatten) *Psammosteus*, которые гомологизуются с бранхиальными пластинками *Drepanaspis* и у кото-

рых определяются брюшная и спинная поверхности. Впервые по-настоящему описано микроскопическое строение. Чрезвычайно интересно и важно для понимания многих особенностей строения псаммостеид открытие «массивной спонгиозы», полости которой заполнены дентином.

В следующей работе (Gross, 1933a, стр. 5—17) помещено систематическое описание псаммостеид балтийского девона. Здесь автор делит род *Psammosteus* на два, из которых одному присваивается старое название Агассиса — *Psammolepis*, а за другим остается название *Psammosteus*. К первому относятся виды, у которых «серповидные пластинки» длинные (*Psl. paradoxa* Ag., *Psl. heteraster* Gross, *Psl. undulata* Ag., *Psl. gigantea* n. sp., *Psl. striata* n. sp., *Psl. heterolepis* Preobr., *Psl.* (*Pycnosteus*?) *imperfecta* Preobr.), ко второму — формы с вытянутыми в ширину «серповидными пластинками» (*Ps. maeandrinus* Ag., *Ps. megalopteryx* Trd, *Ps. serrulatus* Ag.). Кроме того, описывается *Pycnosteus palaeformis* Preobr. и *Ganosteus tuberculatus* Rohon. В систематике описанных видов Гроссом допущен ряд ошибок, которые мы разберем при описании соответствующих форм. Надо отметить выраженное рисунками на стр. 6 его работы представление об эволюции бранхиальных пластинок от *Drepanaspis* до *Psammosteus*.

В следующей работе Гросса (Gross, 1933b, стр. 54—56) описан новый вид — *Drepanaspis schrieli* из более древних, чем *Dr. gemuendenensis*, верхнезигенских слоев Рейнского девона, отличающийся более изогнутой и широкой сзади бранхиальной пластинкой, с заметно нависающим дорзальным крылом.

Далее (Gross, 1933c, стр. 8—9) описывается спинная пластинка *Drepanaspis gemuendenensis* с каналами системы боковой линии, проходящими в губчатой ткани под слоем кожных зубов.

Описание микроструктуры пластинок псаммостеид составило одну из глав гистологического исследования наружного скелета ископаемых рыб (Gross, 1935, стр. 12—16).

В 1937 г. В. Гросс включил *Drepanaspis*, составляющий в предыдущих его работах отдельное семейство, в сем. Psammosteidae. Описывается еще один новый вид — *Dr. lipperti*, из более высоких слоев нижнего кобленца (= эмса), с более узкими бранхиальными пластинками, у которых почти совершенно редуцировано дорзальное крыло и которые представляют переход от *Drepanaspis* к *Psammolepis striata* (рис. 9).

Х. Стетсон (Stetson, 1931, стр. 149—152) коснулся вопроса о строении рта у *Drepanaspis*, приведя фотографии двух образцов из Музея сравнительной зоологии Харвардского университета. Он считает, что рот в самом деле помещается на спинной стороне, и описывает строение окружающих его пластинок, дав новую реконструкцию брюшной стороны рыбы (рис. 5).

В новом английском издании Циттеля (Woodward, 1932, стр. 28—30) приводится реконструкция спинной стороны *Drepanaspis*, взятая из работы А. С. Вудворда 1921 г., и в семейство Drepanaspidae включены, кроме этого рода, *Psammosteus*, *Pycnosteus*, *Dyptychosteus*, *Ganosteus* и *Phyllolepis*. Однако, как показали Э. Стеншё (1934) и В. Гросс (1934a), *Phyllolepis* относится к Arthrodira.

А. Гейнц (Heintz, 1932) проводит сравнение панцирей *Pteraspis*, *Drepanaspis*, *Psammosteus* и *Phyllolepis* и гомологизацию их отдельных элементов (рис. 4). Он гомологизует боковые пластинки *Psammosteus taylori* с корнуальными *Pteraspis* и *Drepanaspis* и считает, что в реконструкции *Psammosteus* В. Гросса (1930) выпуклый щит (то есть щит *Pycnosteus*) должен быть брюшным, а более плоский — спинным.

Э. Стеншё (Stensiö, 1932, стр. 194—195) бегло коснулся дрепанаспид, воспроизвел рисунок Киера, изображающий строение branchiale *Psammosteus maeandrinus* Ag. и дал фотографию микроструктуры «*Psammosteus arenatus*» со Шпицбергена (= *Pycnosteus nathorsti*).

Новую реконструкцию *Drepanaspis* дал В. Паттен (Patten, 1932) (рис. 6).

И. Киер (Kiaer, 1932) в предварительном сообщении, изданном А. Гейнцем, предложил разделить отряд Heterostraci на три подотряда — Psammosteida, Cyathaspida и Pteraspida (выделив Thelodonti в отдельный отряд).

То же деление принято и в полном описании Cyathaspida (Kiaer and Heintz, 1935), в котором изложена полная история классификации Heterostraci. Гейнц, написавший некоторые главы, упоминает о псаммостеоподобных формах из даунтона Шпицбергена (стр. 12), однако одна из них несомненно принадлежит к Cyathaspidida (*Corvaspis*, Woodward, 1934), и сомнительно, чтобы другая имела какое-либо отношение к *Psammosteus*.

Д. В. Обручев (1933б) описал из верхнего девона р. Свири новый род псаммостеид — *Karelosteus weberi* Obr. по одному фрагменту бранхиальной пластинки, близкой к таковой у *Psammosteus*.

А. С. Вудворд (Woodward, 1933, стр. 133; табл. 10, фиг. 21—22) описал и изобразил фрагмент *Psammosteus* sp. из керна скважины, пробуренной вблизи Литтл-Миссенден (Бэкингемшир), найденный вместе с *Thelodus* и *Climatius*. Возраст горизонта был определен как даунтон или нижний девон, но скорее относится к лудлоу. Во всяком случае, изображенный фрагмент не может принадлежать *Psammosteus*.

Ф. Бротцен (Brotzen, 1933b) описал из низов нижнего девона на Днестре новый род *Weigeltaspis alta* Brotzen с псаммостеоподобной скульптурой из удлиненных кожных зубов. Единственные цельные пластинки он считает бранхиальными [1] и дает очерк эволюции бранхиальных пластинок у Heterostraci от Cyathaspida до *Phyllolepis*. Новый род охарактеризован слишком недостаточно, чтобы можно было судить о его строении и систематической принадлежности. Во всяком случае, он не принадлежит к сем. Psammosteidae, а по характеру кожных зубов больше всего напоминает *Traquairaspis*.

Тот же автор (Brotzen, 1933c, стр. 464—465) говорит о распадении сплошного панциря на отдельные элементы у Heterostraci, в частности у *Drepanaspis*, сравнительно с *Pteraspis*, как о подтверждении взгляда О. Иекеля на всеобщность этого явления у панцирных рыб.

Бротцен (Brotzen, 1934, стр. 16—18) отнес предположительно к Drepanaspidae мельчайшие обломки покрытых удлиненными бугорками пластинок из нижнедевонского валуна из окрестностей Берлина, которые он назвал *Lophaspis crenulata* Brotzen. Согласно В. Гроссу (1947, стр. 94), этот род, так же как *Orthaspis* Brotzen, 1934, — синоним *Phialaspis* = *Traquairaspis*.

Л. Уиллс (Wills, 1935, стр. 435—444) описал из даунтона Шропшира два новых рода, предположительно отнеся их к Drepanaspida. Из них *Phialaspis symondsi* [= *Traquairaspis symondsi* (Lankester)], как показал Э. И. Уайт (White, 1946), относится к особому семейству, переходному от циатаспид к птераспидам.

У *Tesseraspis tesselata* Wills весь панцирь, по-видимому, состоит из отдельных тессер, что дало повод Э. Стеншё (Stensiö, 1958, стр. 246) считать его самым древним и примитивным представителем Drepanas-

[1] Более полный материал показал, что эти пластинки — дорзальные.

pida, у которого отдельные «чешуи» еще не слились в крупные пластинки. Это воззрение прямо противоположно прежним взглядам автора на распадение панциря (Stensiö, 1927) и не соответствует действительности, так как при этом получается, что гомологичные (согласно тому же автору, Stensiö, 1927) у Drepanaspida и Pteraspida пластинки возникли в этих группах независимо. Хотя внутреннее строение тессер *Tesseraspis* похоже на строение тессер псаммостеид, но сидящие на них кожные зубы имеют совершенно различное строение в обеих группах. У Psammosteidae кожные зубы простые, с полостью пульпы, из которой радиируют дентиновые канальцы, у *Tesseraspis* — это крупные сложные образования с многочисленными параллельными пульпарными каналами. Внешне тессеры *Tesseraspis* больше похожи на полигональные пластинки головного щита Cephalaspida, чем на тессеры Psammosteidae. *Tesseraspis* можно спокойно исключить из числа предков псаммостенд и из отряда Psammosteida, как генетически не связанный с этим отрядом род.

Ф. Бротцен (Brotzen, 1936) делит панцирных Heterostraci, объединяемых им в подотряд Aspidhorida (в противоположность подотряду Thelodonti), на пять семейств — Palaeaspidae, Cyathaspidae, Pteraspidae, Drepanaspidae, Psammosteidae, но говорит о возможности объединения последних двух. Он считает эти семейства эволюционным рядом со все более высокой организацией, то есть придерживается взглядов О. Иекеля и Э. Стеншё на эволюцию панциря путем распадения.

У. Брайант (Bryant, 1936) дал подробное описание микроскопического строения остатков среднеордовикских рыб из Колорадо. Открывший их Ч. Уолкотт (Walcott, 1892) относил *Astraspis desiderata* к Asterolepidae и *Eriptychius americanus* к Holoptychiidae. О. Иекель (в приложении к работе Уолкотта) описывал в их микроструктуре дентиновые канальцы бугорков и костные клетки в ткани пластинок, относя их к ганоидам. Э. Коп (Cope, 1893) считал, что скорее это Agnatha, чем настоящие рыбы. Л. Вайан (Vaillant, 1902) подтвердил наличие костных клеток в этих остатках. Ч. Р. Истмен (Eastman, 1917, стр. 237—239) отнес *Astraspis* к Heterostraci, поставив сем. Astraspidae n. fam. рядом с Psammosteidae. А. С. Вудворд (Woodward, 1921, 1932) относил *Astraspis* к Osteostraci, Э. Стеншё (Stensiö, 1927) и Х. Стетсон (Stetson, 1931) — к Drepanaspidae или Psammosteidae. Исследования Брайанта показали, что оба рода Уолкотта принадлежат к Heterostraci, причем *Eriptychius*, от которого известны только отдельные чешуи и обломки, покрытые удлиненными дентиновыми бугорками, приближается к сем. Drepanaspidae, а *Astraspis*, единственный известный в отпечатке щит которого, по-видимому, состоит из слабо соединенных тессер с орнаментом, близким к псаммостеидному, по микроскопическому строению находимых во множестве отдельных тессер отличается от остальных Heterostraci отсутствием дентина в бугорках, состоящих из концентрически пластинчатой ткани, пронизанной тонкими радиальными волокнами. Однако эти древние роды не могут принадлежать к псаммостеидам (отр. Psammosteida), так как последние должны были возникнуть в начале девона из птераспид или их предков. Во всяком случае, эти древнейшие остатки панцирных рыб говорят о древности как Heterostraci, так и вообще позвоночных, и о том, что мы вправе ждать из силурийских и ордовикских отложений дальнейших находок, которые одни смогут разъяснить филогенетические связи основных стволов рыб.

А. Гейнц (Heintz, 1938, стр. 53—54) в статье о строении и эволюции Ostracodermi говорит о дрепанаспидах и псаммостеидах, как о

линии развития бентических животных с плоским тяжелым панцирем, у которых наблюдается наибольшее распадение панциря на отдельные элементы, и дает реконструкцию спинной стороны *Drepanaspis* (рис. 7).

Л. С. Берг (1940) в своей системе рыб в классе Pteraspides (= Heterostraci) различает отряды Astraspiformes, Psammosteiformes (семейства Psammosteidae, Drepanaspidae, Weigeltaspidae), Pteraspiformes, Cyathaspiformes и Amphiaspiformes, располагая их в порядке возрастающего слияния элементов панциря.

Во втором издании его работы (1955) включен еще отряд Phialaspiformes (тогда как *Traquairaspis* находится в отряде Cyathaspiformes) и предположительно Tesseraspiformes, а отряд Psammosteiformes включает семейства Psammosteidae, Aspidosteidae, Cardipeltidae и Weigeltaspidae.

Д. В. Обручев (1941) опубликовал подробное описание нового рода *Aspidosteus* (спинные щиты) из верхнего девона р. Ловати. Эта работа была написана в 1935 г. и ко времени выхода из печати несколько устарела. В ней *Aspidosteus* был отнесен к сем. Cardipeltidae, принадлежность которого к Psammosteida доказывалась автором. Однако последующее исследование псаммостеид показало, что *Aspidosteus* стоит ближе к сем. Psammosteidae, являясь, вероятно, их потомком, и не имеет никакого отношения к *Cardipeltis*.

Дж. Уэллс (Wells, 1944) описал фрагменты пластинок дрепанаспид из среднедевонской костной брекчии, происходящей из средних штатов Америки. Однако в шлифе такой пластинки (Wells, табл. 5, фиг. 1) видны замурованные кожные зубы нескольких поколений — явление, никогда не наблюдавшееся у Heterostraci, но описанное В. Гроссом (Gross, 1930) и А. П. Быстровым (Bystrow, 1939) у Crossopterygii. Отсутствие полостей остеоцитов в этих пластинках (Wells, стр. 14) поэтому может быть только кажущееся.

С конца 30-х годов начал работать над псаммостеидами Д. В. Обручев, напечатавший ряд предварительных сообщений (1940—1947). В первом из них (1940а) был установлен новый род *Schizosteus* для тех видов *Psammolepis*, у которых нет тессер на средних пластинках, бранхиальные пластинки длинные и узкие, вентральные — с вырезкой от заднего края до центра. Кроме типового вида (нового) *S. asatkini*, даны диагнозы *S. striatus* (Gross, 1933a) и *S. (?) splendens* (Eichwald, 1844). Ошибочно к этому же роду отнесен *Psammosteus imperfectus* Preobrazhensky, 1911, который Гросс (Gross, 1933a) правильно причислял к *Pycnosteus*. К последнему роду отнесены *P. palaeformis* Preobrazhensky, 1911 (типовой вид) и *Ganosteus tuberculatus* Rohon, 1901, тогда как другой вид, *G. stellatus*, признан типовым видом рода *Ganosteus* Rohon, 1901. В работе указано на наличие у *Drepanaspis gemuendenensis* вырезки на заднем крае вентральной пластинки, подобной вырезке у *Schizosteus* и *Pycnosteus*. Во втором сообщении Обручева (1943а) описывается бранхиальная пластинка нового рода псаммостеид *Yoglinia bergi* в качестве корнуальной пластинки птераспид. Ошибка вызвана тем, что у *Yoglinia*, в противоположность всем другим псаммостеидам, бранхиальные пластинки изогнуты в дорзальную, а не в вентральную сторону. В настоящей работе этот вид отнесен к роду *Psammosteus*.

В том же году опубликована новая реконструкция *Drepanaspis gemuendenensis* (1943б) (рис. 8), а в следующем — попытка реконструкции *Psammolepis paradoxa* (1944а), основанная на гомологизации разрозненных пластинок *Psammolepis* с пластинками цельного панциря *Drepanaspis* (рис. 13).

Автореферат монографии «Psammosteidae девона СССР и Шпицбергена и эволюция Agnatha», законченной в 1943 г., опубликован в 1944 г. (1944б). В нем надо отметить ошибочное представление о различий фаунистических комплексов псаммостеид в областях к западу и востоку от р. Нарвы и Чудского озера, вызванное их обитанием в двух различных речных бассейнах. На самом деле это различие вызвано отсутствием в восточной части Главного девонского поля гауйских слоев и наличием верхнелужских только в бассейне р. Желчи. Это было выяснено позже (Обручев, 1951, 1953).

В работе об эволюции Agnatha (1945) утверждается, что мелкие пластинки — тессеры, располагающиеся у псаммостеид между крупными пластинками, являются не результатом распадения последних, а новообразованием, защищающим зоны, по которым проходят каналы боковой линии и которые у птераспид на молодых стадиях онтогенеза не были покрыты панцирем. Кроме того, этим достигалась возможность большего увеличения размеров особей. Описано изменение формы и функции бранхиальных пластинок и их прижизненное стирание.

Наконец в 1947 г. были даны диагнозы (и реконструкция, см. рис. 14) рода *Psammosteus* s. str. и нескольких его видов из франского яруса Главного девонского поля: *P. maeandrinus* Agassiz, 1844, *P. praecursor* n. sp., *P. megalopteryx* (Trautschold, 1880), *P. falcatus* n. sp. и *P. grossi* n. sp.

В своей сводке по биостратиграфии ихтиофаун балтийского девона (1942) В. Гросс касается подробно и псаммостеид, указывая, между прочим, что их вымирание или исчезновение в середине горизонта e/f является важной стратиграфической границей, хотя и не сопровождается геологическими изменениями. По нашим данным, псаммостеиды распространены до кровли надснежских слоев, исчезая с началом ингрессии моря в ловатский век (= горизонт $f_1$).

В приложении к этой работе Гросс дает краткие описания и рисунки нескольких видов псаммостеид: *Schizosteus* ? n. sp. из буртниекских слоев (ниже описывается как *Psammosteus* sp. 1), *Psammolepis undulata* Ag., *Psammosteus maeandrinus* Ag., *P. grossi* Obr. (на самом деле это *P. falcatus*), *P. falcatus* Obr.

Изучением псаммостеид Прибалтики в начале 50-х годов занялась Э. Марк. Результаты ее работы изложены в автореферате (1955), где особое внимание уделено стратиграфическому распределению псаммостеид в тартуском, гауйском и подснетогорском горизонтах и их филогенетическим отношениям.

Работа Э. Марк (1956) посвящена роду *Pycnosteus*, в котором автор различает следующие виды: *P. imperfectus* (Preobr.) [1], *P. palaeformis* Preobr., *P. pauli* sp. n. и *P. tuberculatus* Rohon. Описан также *P.* cf. *tuberculatus* (на самом деле это *P. tuberculatus*). Даны изображения вентральных и бранхиальных пластинок этих видов и реконструкции поперечных разрезов туловища. В 1958 г. ею опубликована реконструкция *Psammolepis venyukovi*. В заметке «О некоторых явлениях приспособления у псаммостеид» (Mark, 1961) дана оценка биологического значения формы тела, микроструктуры и пожизненного стирания главным образом у *Pycnosteus* и *Tartuosteus*.

А. П. Быстров (1955) в работе, посвященной микроструктуре панциря бесчелюстных, коснулся и псаммостеид, дав описание микрострук-

[1] В настоящей работе это название признано синонимом *P. palaeformis*.

туры бранхиальных и вентральных пластинок *Psammolepis paradoxa* [1] и дорзальных *Aspidosteus heckeri*. Особо он остановился на прижизненном стирании этих пластинок и заполнении обнажающихся полостей губчатой ткани вторичным дентином, на образовании вторичных кожных зубов рядом со стирающимися участками.

Самым древним остаткам псаммостеид (в узком смысле слова) из эмса Польши (см. стр. 10) посвящено предварительное сообщение Л. Б. Тарло (Tarlo, 1957). Находка пресноводных псаммостеид, живших одновременно с лагунно-морскими дрепанаспидами, заставляет автора сделать вывод, что псаммостеиды уже с дозигенских времен развивались двумя независимыми линиями — морской, представленной родом *Drepanaspis*, и пресноводной — в виде далешицких и прибалтийских псаммостеид (стр. 229). Мнение Д. В. Обручева о происхождении псаммостеид от *Drepanaspis* отвергается (стр. 228).

О стратиграфическом и горизонтальном распространении остатков псаммостеид писали также В. Гросс (Gross, 1934b, 1950) и Д. В. Обручев (1930, 1932, 1933б, 1951, 1953, 1958).

А. Гейнц (Heintz, 1957) подробно описал почти полную дорзальную пластинку *Psammolepis paradoxa*, найденную им на р. Гауе и изображенную в свое время В. Гроссом (Gross, 1933a) в не совсем точно реконструированном виде. Гейнц обратил внимание на то, что прижизненному стиранию подвергались не только края бранхиальных и середина вентральных пластинок, но и середина, а также все выдающиеся участки дорзальной пластинки. Последнее не может быть объяснено трением о субстрат.

Э. Стеншё (Stensiö, 1958) в своем обзоре Ostracodermi, помещенном в т. 13 «Traité de Zoologie», касается и псаммостеид, которых он вместе с *Tesseraspis* помещает в отряд Drepanaspida. Он представляет себе эволюцию внутри отряда путем слияния «чешуй» *Tesseraspis* в крупные пластинки *Drepanaspis* и более или менее полного исчезновения «полей чешуй» у *Psammolepis*. Исходя из теоретического представления, что у всех Heterostraci имелся ростр, он утверждает, что он имелся и у *Drepanaspis*, но не был покрыт экзоскелетом, тогда как у *Psammolepis* и *Psammosteus* он мог быть покрыт отдельными свободными экзоскелетными элементами. Соответственно и на реконструкции *Drepanaspis* (фиг. 132) пунктиром нанесен ростр. Это предположение о редукции наружного скелета на ростре как раз у бентических форм, где он больше нуждается в защите, чем у нектонных, совершенно невероятно биологически. Кроме того, у всех Heterostraci из нижнего девона Сибирской платформы и у *Doryaspis* со Шпицбергена ростр полностью отсутствует. Далее Э. Стеншё утверждает, что *Psammolepis* и *Psammosteus* отличаются от *Drepanaspis* отсутствием ростральной, орбитальной и корнуальной пластинок. Это утверждение опровергается всем материалом настоящей работы.

---

[1] Необходимо только отметить, что принадлежность описанных шлифов к этому виду более чем сомнительна. Так, на оригинале рис. 31 рукой самого А. П. Быстрова написано «*Psammosteus megalopteryx*, р. Сясь», а на оригинале рис. 34 местонахождение указано «Эстония, Выртсъярв»; здесь, однако, выходят арукюльские слои, в которых *Psl. paradoxa* не встречается. Оригиналы рисунков 29 и 33 помечены «Эстония», однако в Эстонии *Psl. paradoxa* была найдена и гаудские слои были установлены только в 1953 г. (Верте, 1955), тогда как статья А. П. Быстрова была написана в 1950 г. Эти четыре рисунка, следовательно, изображают другие формы псаммостеид, но только не *Psl. paradoxa*. Можно думать, что и остальные рисунки относятся не к этому виду, а к разным другим. Из самих рисунков видно, что, например, рис. 28 изображает другую форму, чем остальные рисунки, а рис. 26 и 27 не относятся к *Psl. paradoxa*, у которого кожные зубы более круглые и с более короткими зубчиками; вероятно, это *Psl. proia*.

Этот очерк истории изучения псаммостеид показывает, как постепенно, с ошибками и уклонениями в стороны, приобреталось знание их строения и как соответственно с этим менялись представления об их положении в системе. Предлагаемая работа прибавляет некоторое количество сведений о строении и систематике псаммостеид, но показывает еще яснее, насколько наше знание этой группы недостаточно и как много еще нужно сделать. Только настойчивые раскопки могут дать необходимый для этого материал.

Уже после дополнения обзора литературы вышли некоторые работы, весьма существенные для познания псаммостеид. Л. Б. Тарло (Tarlo, 1961) произвел ревизию псаммостеид Шотландии, в которой показал, что *Psammosteus taylori* Traquair, 1894 есть синоним *Ps. megalopteryx* (Trautschold, 1880), *Psammosteus* sp., Traquair, 1896 идентичен с *Ps. falcatus* Obručhev, 1947, а *Psammosteus tesselatus* Traquair, 1897 — синоним *Psammolepis undulata* (Agassiz, 1845), и переописал *Psammosteus pustulatus* Traquair, 1897. Синонимизация шотландских и прибалтийских видов позволила ему уточнить корреляцию верхнедевонских разрезов этих двух регионов. Были даны реконструкции спинного панциря и поперечные разрезы туловища трех форм: *Drepanaspis gemuendenensis* (по Обручеву), *Psammolepis venyukovi* (по Марк) и *Psammosteus megalopteryx* (рис. 15) и намечены направления эволюции псаммостеид.

В докладе, сделанном в Лондонском геологическом обществе, Л. Б. и Б. Дж. Тарло (1961) описали разные типы образования вторичного дентина у псаммостеид. Вопросу о природе аспидина посвящена статья Л. Б. Тарло (Tarlo, 1963), в которой доказывается, что это не вторичная бесклеточная кость, а примитивная ткань, обладавшая, подобно настоящей кости, клетками, строившими и разрушавшими ее и замуровывавшимися в ней, которые названы аспидинобластами, аспидиноцитами и аспидинокластами. В работе о классификации и эволюции гетерострак Тарло (Tarlo, 1962) делит отряд Psammosteiformes на подотряды Tesseraspidida и Psammosteida, помещая в первый семейства Tesseraspididae, Weigeltaspididae и Corvaspididae, а во второй — Drepanaspididae, Psammosteidae и Aspidosteidae и два новых семейства: Psammolepididae и Pycnosteidae. В основание ствола псаммостеид он ставит *Tesseraspis*, от которого происходит *Weigeltaspis*, а от последнего — уже *Drepanaspis* и прочие псаммостеиды. В другую сторону от предков *Tesseraspis* ответвляется *Corvaspis*, ведущий к *Cardipeltis* и *Amphiaspis* (Tarlo, 1962, стр. 276). Как было сказано выше (стр. 18), *Tesseraspis* никак не может быть предком псаммостеид, которые явно близко родственны птераспидам. Соображения Л. Б. Тарло о линиях развития в группе псаммостеид в более узком смысле (1962, стр. 271) более обоснованы.

Д. В. Обручев (1961) дал описание нового рода псаммостеид — *Tartuosteus* с типовым видом *Psammolepis gigantea* Gross. С вопросом к этому роду отнесен *Psammosteus ornatus* Rohon, 1899, с Тимана.

Использовав весь доступный материал, В. Гросс (Gross, 1963) дал капитальную монографию по *Drepanaspis gemuendenensis* и точные реконструкции этого вида, отличающиеся от реконструкции Обручева (1943б) почти равнолопастным хвостом, наличием пинеальной и оральных пластинок и уточнением числа и взаимоотношений всех пластинок панциря.

## II. МОРФОЛОГИЯ ПСАММОСТЕИД

### 1. Строение и реконструкция Drepanaspis gemuendenensis

В основу морфологического очерка псаммостеид неизбежно должно быть положено описание строения *Drepanaspis gemuendenensis*, единственного представителя отряда, известного по полному наружному скелету, а не по отдельным пластинкам и чешуям или фрагментам последних. Разобрав строение этого вида и существующие его реконструкции, можно перейти к сравнительному описанию элементов скелета других родов и дать частичные реконструкции их представителей. *Drepanaspis* — самый древний род отряда Psammosteida, если отказаться от включения в этот отряд отнесенных к нему в разное время родов вроде *Astraspis*, *Tesseraspis* или *Weigeltaspis*. Не являясь, может быть, прямым предком более поздних псаммостеид, *Drepanaspis* во всяком случае очень близок к ним, поэтому принятый здесь порядок описания позволяет одновременно проследить и эволюционное развитие псаммостеид.

*Drepanaspis gemuendenensis* Schlüter известен из гунсрюкских сланцев (нижний эмс) Рейнской области. К. Шлютер (Schlüter, 1888) описал только два элемента панциря *Drepanaspis* — дорзальную и бранхиальную пластинки. Р. Траквер (Traquair, 1896b, 1899, 1900a, 1902, 1903, 1905) привел подробное описание и реконструкцию, дающую в общем правильное представление о форме тела этой рыбы и о взаимоотношениях отдельных элементов наружного скелета (рис. 1). *Drepanaspis* имеет дорзо-вентрально уплощенную голову и переднюю часть туловища, заключенные в неподвижную панцирную коробку, на заднем крае которой расположены жаберные отверстия. Передний округленный край панциря занят длинной поперечной щелью ротового отверстия, позади концов которой лежат маленькие орбиты. За задним краем панциря туловище резко сужается и переходит в покрытый ромбической чешуей хвост, по верхнему и нижнему ребрам которого идут крупные коньковые чешуи (ridge-scales). Хвост занимает меньше половины общей длины рыбы.

На одной стороне панциря, которую Траквер считал брюшной (рис. 1*a*), расположен рот, ограниченный спереди мелкими ростральными пластинками (*r*), с боков парой наружных боковых пластинок (*el*), а сзади одной большой ментальной пластинкой (*m*), за которой непосредственно следует большая медио-вентральная (*mv*). Край панциря образуют маленькая пластинка с отверстием, вероятно орбитальным (*x*), передняя вентро-латеральная (*avl*) и задняя латеральная (*pl*) пластинки. Между последней и медио-вентральной пластинкой лежит еще задняя вентро-латеральная (*pvl*). Боковые пластинки отделены от

средних полосой мелких пластинок — тессер. На заднем крае медио-вентральной пластинки зачернено предполагаемое отверстие клоаки.

На другой стороне, которую Траквер считал спинной (рис. 1*б*), имеются маленькие ростральные пластинки (*r*) у переднего края; боковые края образованы длинными задне-латеральными пластинками (*pl*), а середину занимает медио-дорзальная (*md*). Сильно расширяющиеся вперед полосы тессер отделяют последнюю от других пластинок.

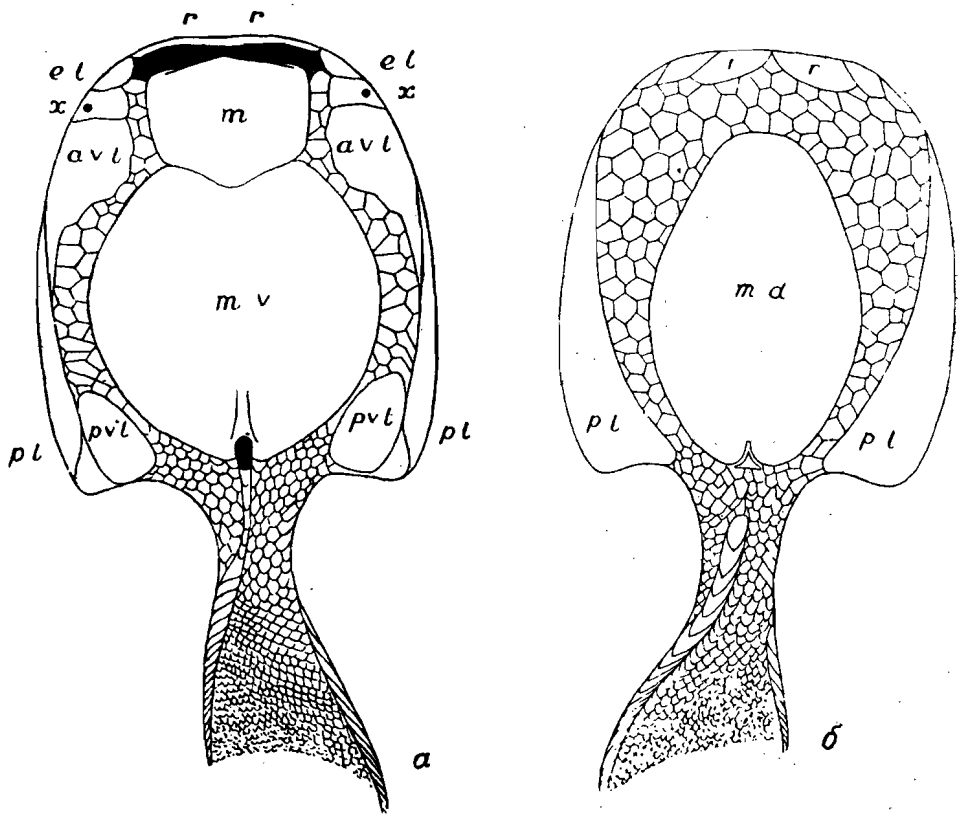



Рис. 1. Реконструкция *Drepanaspis gemuendenensis* (Traquair, 1903).
а — «вентральная», б — «дорзальная» сторона. *avl* — anterior ventro-laterale, *el* — external laterale, *m* — mentale, *md* — median-dorsale, *mv* — median-ventrale, *pl* — posterior laterale, *pvl* — posterior ventro-laterale, *r* — rostrale, *x* — орбиты.

При ориентировке дорзальной и вентральной сторон *Drepanaspis* Траквер исходил из того, что более длинная лопасть хвостового плавника обращена в ту сторону, которую он счел дорзальной. Гипоцеркные хвостовые плавники Heterostraci в то время не были известны. Траквер видел, что такая ориентировка приводит к помещению орбит на вентральной стороне, и объяснял это или перемещением их в результате сдавливания образцов, или даже тем, что это не орбиты, а «сенсорные ямки». Аргументом в пользу своей ориентировки Траквер считал наличие отверстия клоаки позади «вентральной пластинки».

Эта схема строения *Drepanaspis* была принята почти всеми последующими авторами, а реконструкция Траквера воспроизводилась в учебниках в течение почти сорока лет (см. стр. 12). Крайние выводы

из ориентации сторон, предложенной Траквером, сделали Л. Долло (Dollo, 1910, стр. 399) и О. Абель (Abel, 1909, стр. 97; 1912, стр. 437; 1924, стр. 333), считавшие, что *Drepanaspis* был слепым. Абель считал, что расположенные на вентральной стороне маленькие отверстия не могли быть орбитами, а служили для выхода щупалец. Реконструкция Абеля (рис. 2) передает этот взгляд наиболее наглядно.

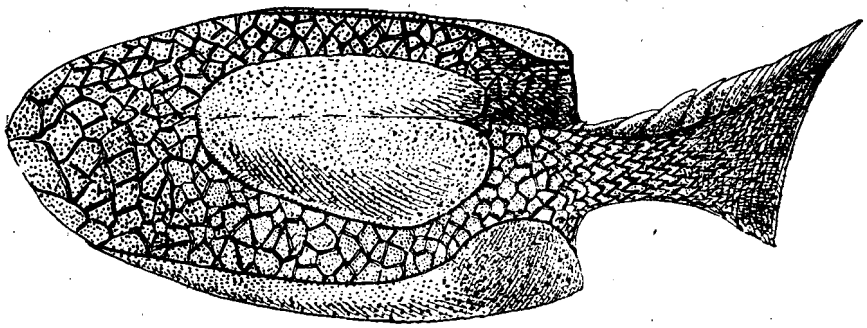


Рис. 2. Реконструкция «дорзальной» стороны *Drepanaspis gemuendenensis* (Abel, 1924).

Однако уже в 1904 г. Бешфорд Дин (Dean, 1904) в рецензии на работу Траквера (1903) писал, что ориентация сторон *Drepanaspis*, принятая Траквером, неверна и что более вероятно, исходя из гомологизации с *Pteraspis*, считать «лабиальную» (=ментальную) пластинку Траквера ростральной и соответственно разместить большинство пластинок на дорзальной стороне. Тогда и орбиты примут нормальное положение, как у *Pteraspis*. Ни на одном из изображенных экземпляров не видно, чтобы более длинная лопасть хвостового плавника была обращена в ту сторону, которую Траквер считал спинной, поэтому его ориентировка не обязательна.

Тот же предвзятый взгляд, что гетероцеркный хвостовой плавник непременно должен быть эпицеркным, то есть его верхняя лопасть должна быть более длинной, чем нижняя, руководил Траквером и при ориентировке открытых им анаспид *Birkenia* и *Lasanius* (Traquair, 1899). Относительно этой группы О. Иекель (Jaekel, 1911) высказал мнение, что их реконструкции нужно перевернуть, причем хвостовые плавники у них окажутся гипоцеркными, с более длинной нижней лопастью, как у современных летучих рыб. Это было доказано И. Киером (Kiaer, 1924), описавшим норвежских анаспид лучшей сохранности. Тот же автор в связи с описанием остатков псаммостеид с Земли Элсмира (Kiaer, 1915) коснулся строения *Drepanaspis* и показал, что сравнение его «вентральной» стороны с дорзальной стороной *Pteraspis* свидетельствует об их полном соответствии. У обоих родов имеются средняя дорзальная и перед ней ростральная пластинки (только последняя короче у *Drepanaspis* в связи с его скатообразной формой), пара орбитальных и пара корнуальных пластинок. На «дорзальной» стороне находится средняя пластинка, во всем подобная вентральной пластинке *Pteraspis*. «Было бы крайне удивительно, если бы стороны тела, которые у этих столь близких друг к другу видов характеризуются одинаковым развитием и размещением пластинок, не были бы идентичны» (Kiaer, 1915, стр. 32). Киер привел фотографию (Kiaer, 1915, рис. 7) экземпляра *Drepanaspis*, на которой ясно видно, что более длинная ло-

пасть хвостового плавника обращена вниз, в «аборальную», то есть вентральную, сторону, хотя он сам считал хвост неполным и ориентировку лопастей недоказанной. На этой же фотографии видно, что в «отверстии клоаки» помещается дорзальный шип (первая из коньковых чешуй).

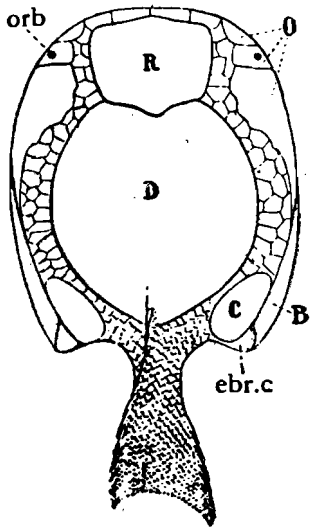



Рис. 3. Реконструкция дорзальной стороны *Drepanaspis gemuendenensis* (Stensiö, 1927).
*B* — branchiale, *C* — cornuale, *D* — dorsale, *ebr. c* — выводящий жаберный канал, *O* — orbitale, *orb* — орбита, *R* — rostrale.

А. С. Вудворд принял новую ориентировку сторон *Drepanaspis*, предложенную Б. Дином и И. Киером, считая, что она подтверждается находкой почти полного экземпляра *Phyllolepis*, у которого на дорзальной стороне также имеются две большие пластинки, а на вентральной — одна. Впереди передней дорзальной пластинки у *Phyllolepis* расположен поперечный ряд мелких пластинок. По-видимому, последнее обстоятельство и побудило Вудворда на реконструкции дорзальной стороны *Drepanaspis*, заимствованной у Траквера (Woodward, 1921, рис. 2; 1932, рис. 44), примкнуть к ростральной пластинке ряд пластинок, образующих на рисунке Траквера передний (нижний) край рта. В результате ротовая щель была удалена с дорзальной стороны, хотя на всех известных экземплярах *Drepanaspis* она находится на последней.

В таком виде реконструкцию *Drepanaspis* у Вудворда заимствовал Э. Стеншё (Stensiö, 1927, рис. 90), хотя он и выразил сильное сомнение в том, что *Phyllolepis* относится к Heterostraci (что и подтвердилось в скором времени, когда было доказано, что этот род принадлежит к Arthrodira). Однако он считал рот даже не терминальным, а вентральным, как у Pteraspidae (см. также стр. 29). Стеншё обозначил пластинки панциря *Drepanaspis* (рис. 3) по гомологии с *Pteraspis*: rostrale (*R*), dorsale (*D*), orbitalia (*O*, 3 пары), branchialia (*B*) и cornualia (*C*). Между последними помещается жаберное отверстие (*ebr. c*). Стеншё подчеркнул, что хвост у *Drepanaspis* несколько гипоцеркный. Интересно, что ни Вудворд, ни Стеншё не дали реконструкции вентральной стороны *Drepanaspis*. Они не смогли бы изобразить на ней ротовое отверстие, так как оба края последнего остались на дорзальной стороне их рисунка. Поэтому никто из последующих авторов не повторил их ошибки, хотя некоторые из них, например И. Киер (Kiaer, 1928, стр. 126, рис. 4), вернувшийся к реконструкции Траквера, и думали, что дорзальное положение рта возникло в результате смещения при сдавливании прижизненно терминального рта. А. Гейнц (Heintz, 1932, рис. 2; 1935, рис. 7F) также воспроизвел реконструкцию Траквера (рис. 4), дав только новые обозначения пластинок: rostrale (*R*), medio-dorsale (*MD*), oculare (*Oc*), postoculare (*POc*), oralia (*O*), medio-ventrale (*MV*), branchiale (*Br*) и cornale (*Cr*).

Новую реконструкцию вентральной стороны *Drepanaspis* дал Х. Стетсон (Stetson, 1931, рис. 7). На ней (рис. 5) на основании изуче-

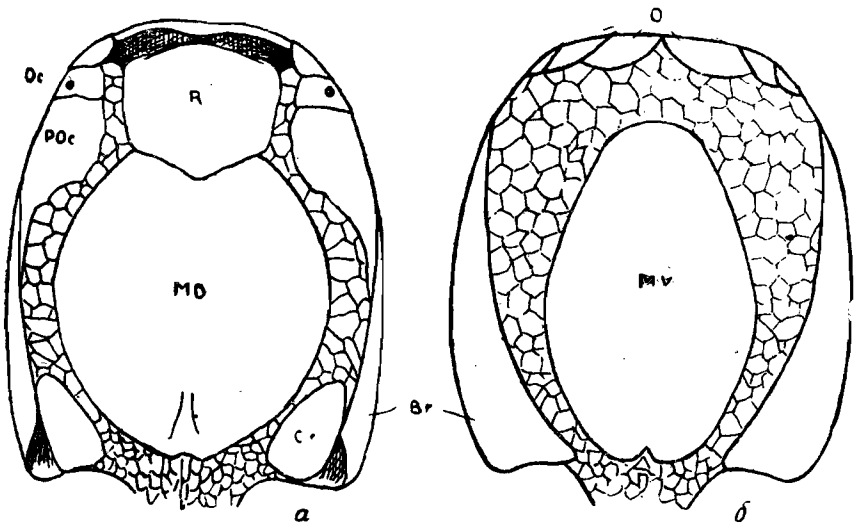



Рис. 4. Реконструкция *Drepanaspis gemuendenensis* (Heintz, 1932).
*а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. *Br* — branchiale, *Cr* — cornuale, *MD* — medio-dorsale, *MV* — medio-ventrale, *Oc* — oculare, *O* — oralia, *POc* — postoculare, *R* — rostrale.

ния нового материала совершенно иначе (и более правильно) изображены посторальные пластинки, укорочена вентральная и показаны высокие чешуи хвоста. Хвост не гетероцеркный, а обрублен по прямой линии.

В то время как все предыдущие реконструкции *Drepanaspis* лишь варьировали в деталях первоначальную реконструкцию Траквера, реконструкция в посмертной работе В. Паттена (Patten, 1932, рис. 6) совершенно оригинальна. Исполненная более художественно, чем простая схема Траквера, она на первый взгляд подкупает своей рельефностью, но при ближайшем рассмотрении оказывается, что она изобилует искажениями (рис. 6). Форма тела, округленная на рисунках Траквера, стала угловатой, головно-туловищный отдел удлинился за счет хвостового. Вентральная пластинка сильно уменьшена и отодвинута вперед от заднего края панциря, искажены очертания посторбитальной и бранхиальной пластинок, корнуальная смещена назад и выдается позади края панциря, хвостовые чешуи начинаются уже на туловище. Нижний край рта, доходящего до глаз, образован пятью парами подвижных мелких пластинок, заканчи-

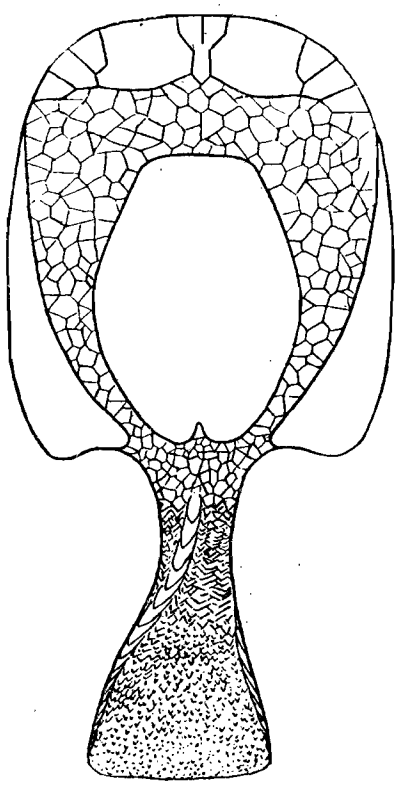


Рис. 5. Реконструкция вентральной стороны *Drepanaspis gemuendenensis* (Stetson, 1931)

вающихся утолщениями. Хвостовой плавник эпицеркный и очень высокий. На верхнем крае рта, между ростральной и орбитальными пластинками, нанесены носовые отверстия (*ol*). Ростральная пластинка отодвинута от дорзальной и в промежутке между ними находится пинеальное отверстие (*p*). Позади вентральной пластинки находится отверстие клоаки (*cl*).

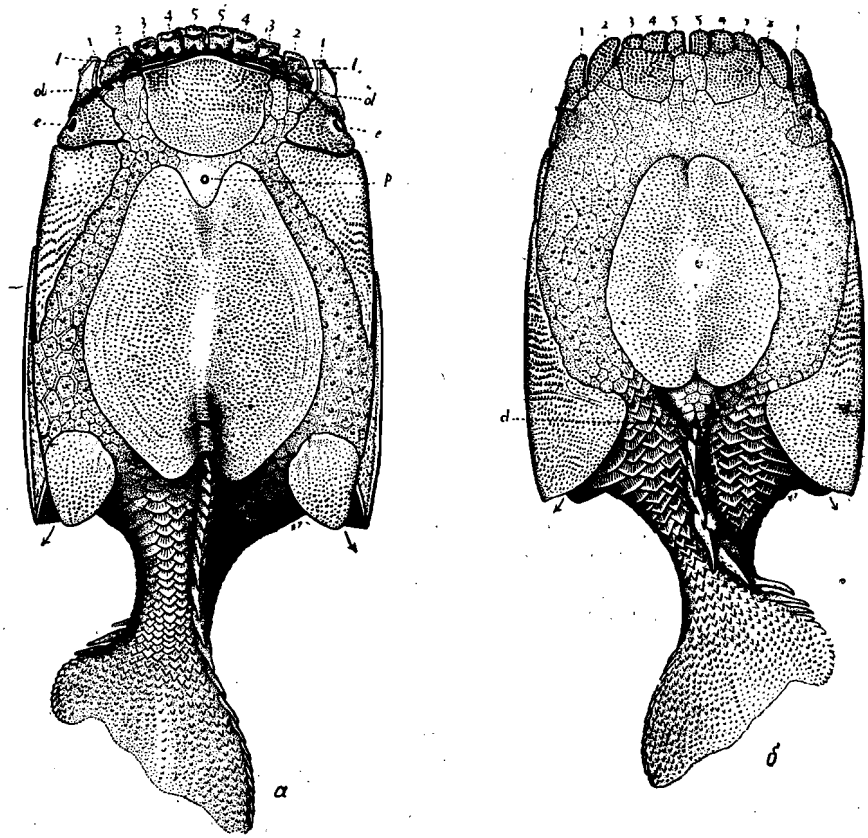



Рис. 6. Реконструкция *Drepanaspis gemuendenensis* (Patten, 1932).
*а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона, *cl* — клоака, *e* — орбиты, *ol* — носовые отверстия, *l* — верхнегубные пластинки, *p* — пинеальный орган, *1—5* — ротовые пластинки.

В смягченном виде реконструкцию Паттена воспроизвел А. Гейнц (1938, рис. 35h), исходивший при этом из сравнения с *Pteraspis*. На его рисунке (рис. 7), изображающем панцирь дорзальной стороны, оральные пластинки короче, но их все еще пять пар, и ротовая щель доходит до глаз. Пинеальная область представлена пояском пластинок, как у *Pteraspis*. Очертания посторбитальной и корнуальной пластинок переданы более точно.

Этот обзор истории реконструкции *Drepanaspis* показывает, что, несмотря на прошедший со времени открытия этого рода 70-летний промежуток времени, его строение все еще окончательно не выяснено и реконструкции разных авторов сильно отличаются друг от друга. Поэтому при изучении псаммостеид пришлось внимательно изучить и весь литературный материал по *Drepanaspis gemuendenensis*, особенно фотогра-

фии экземпляров этого вида в работах Траквера (Traquair, 1903, 1905), Киера (Kiaer, 1915) и Стетсона (Stetson, 1931), а также четыре экземпляра в Ленинградском горном музее (табл. I—IV), доставленные К. Г. Войновским-Кригером. Выполненная в результате этого изучения реконструкция (рис. 8) была нарисована Н. А. Яньшиновым и опубликована в 1943 г. (Обручев, 1943б, 1945). Она была воспроизведена в некоторых учебниках, а также в работе Э. Стеншё (Stensiö, 1958, рис. 132), который, однако, пририсовал к ней ростр, продолжающийся вперед от верхнего края рта и лишенный наружного скелета. Таким образом было сохранено вентральное положение ротового отверстия, допущенное еще в его работе 1927 г.

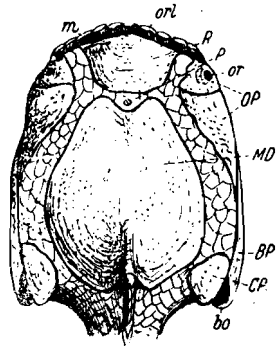



Рис. 7. Реконструкция дорзальной стороны *Drepanaspis gemuendenensis* (Heintz, 1938).

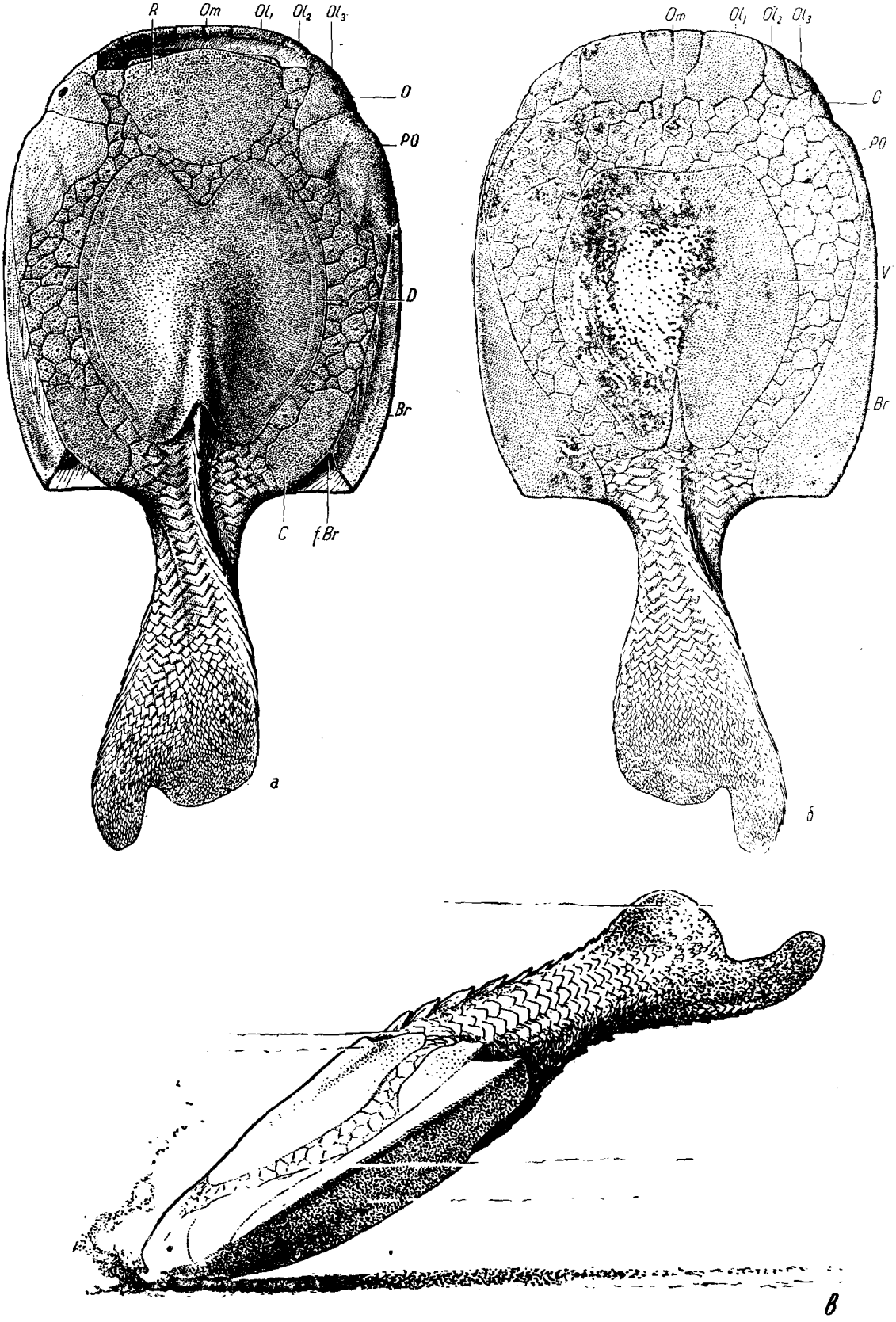
*bo* — жаберное отверстие, *BP* — бранхиальная пластинка, *CP* — корнуальная пластинка, *m* — ротовое отверстие, *MD* — медиодорзальная пластинка, *OP* — орбитальная, *or* — орбиты, *orl* — ротовые пластинки, *p* — пинеальное отверстие, *R* — ростральная пластинка.

(рис. 3), исходя из аналогии с *Pteraspis* и другими Heterostaci. Однако ростр у *Drepanaspis* несомненно отсутствует, так как края рта определенно обрамлены пластинками, что не допускает возможности их продолжения вперед.

По общей форме панциря реконструкция Д. Обручева почти полностью повторяет реконструкцию Траквера. Выяснить истинную форму тела *Drepanaspis* не так легко, так как все экземпляры из гунсрюкских сланцев деформированы — растянуты или вдоль, или поперек, или наискось. Эту форму можно себе представить, взяв пропорции, средние между, например, вытянутым косо и вдоль экземпляром табл. III и растянутым косо и поперек экземпляром табл. I. Таким путем получаются пропорции, принятые на реконструкциях Траквера (рис. 1), Стетсона (рис. 5) и Обручева (рис. 8). На последней есть два небольших отступления в форме панциря от реконструкции Траквера — горбинка в области посторбитальной пластинки, хорошо выраженная на табл. III, и почти прямой задний край вместо вогнутого, на основании формы заднего конца бранхиальной пластинки на табл. I и IV, а также табл. II, фиг. 2 и табл. III работы Траквера 1905 г. Хвостовой плавник изображен гипоцеркным, как у *Pteraspis*.

Ротовое отверстие, хотя и почти конечное, все же явственно обращено дорзально, что не может быть лишь результатом смещения при фоссилизации, так как наблюдается на всех решительно экземплярах (табл. III; Traquair, 1903, табл. III, IV; Stetson, 1931, рис. 5), и оно никогда не смещается на вентральную сторону (табл. I; Traquair, 1903, табл. II; 1905, табл. II, фиг. 2; Stetson, 1931, рис. 6). Орбиты также расположены на дорзальной стороне и обращены вверх и вбок. Они хорошо видны на табл. III.

Носовые отверстия, изображенные Паттеном среди тессер в промежутке между ростральной и орбитальной пластинками, обнаружить на исследованных экземплярах не удалось, и они на реконструкции не нанесены. Их существование здесь мало вероятно, так как они не найдены ни у одного представителя Heterostraci и должны были открываться или в полость рта, или непосредственно у его верхнего края. Пинеальное от-


R
Om
Ol1
Ol2
Ol3
O
PO
D
Br
C
f.Br
a
Om
Ol1
Ol2
Ol3
O
PO
V
Br
б
в

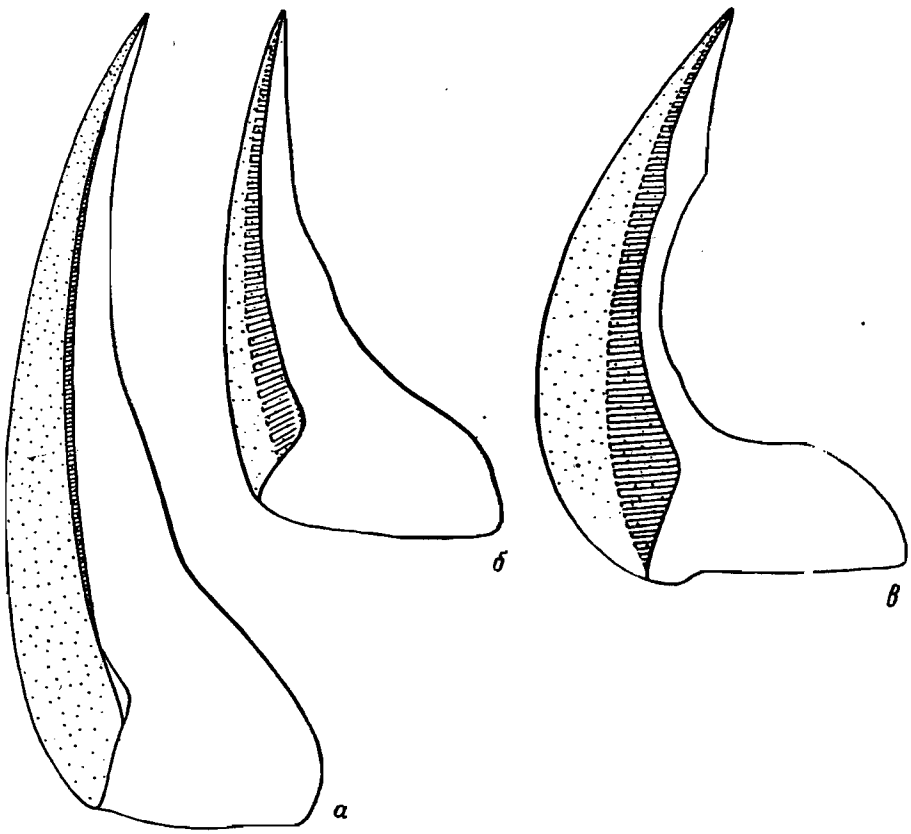



Рис. 9. Бранхиальные пластинки *Drepanaspis* (Gross, 1937).
*а — D. lipperti, б — D. gemuendenensis, в — D. schrieli* (эволюция в ряду *в — б — а*).

верстие, или пятно, не изображено, так как не было найдено на доступных экземплярах и фотографиях.

Наружные жаберные отверстия открываются на дорзальной стороне латерально от корнуальных пластинок, где кончается дорзальная стенка бранхиальной пластинки и обнажается внутренняя поверхность вентральной стенки ее. Отсюда общий жаберный проток идет вперед и прикрывается снизу вентральной стенкой бранхиальной пластинки, а сверху у более древних видов *Drepanaspis schrieli* и *D. gemuendenensis* — ее дорзальной стенкой и у *D. lipperti* и псаммостеид — тессерами (рис. 9).

Таким образом, в сравнении с *Pteraspis* у бентического *Drepanaspis* наряду с дорзо-вентрально уплощенным телом наблюдается перемещение на дорзальную сторону основных отверстий — ротового, орбитального и жаберного, что связано с образом жизни и встречается в той или иной форме и у других бентических позвоночных, в частности у многих

Рис. 8. Реконструкция *Drepanaspis gemuendenensis* (Обручев, 1945)
*а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона, *в* — вид сбоку. *Br* — бранхиальная, *C* — корнуальная. *D* — дорзальная пластинка, *f. Br* — жаберное отверстие, *O* — орбитальная, $Ol_1$—$Ol_3$ — боковые ротовые пластинки, *Om* — средняя ротовая, *PBr* — пребранхиальная, *R* — ростральная, V — вентральная пластинка.

представителей Heterostraci курейской фауны нижнего девона Северной Сибири.

В 1963 г. вышла работа В. Гросса, изучившего большое количество экземпляров *Drepanaspis gemuendenensis* и составившего на основании их подробное описание и новую реконструкцию этого вида. Эта реконструкция (рис. 10), опирающаяся на точное и детальное изучение панциря и всех его составных частей, во многом изменяет наши представления о строении *Drepanaspis*. Так, хвост оказался относительно длиннее, чем на всех предыдущих реконструкциях, и почти совершенно равнолопастным, более высоким и в задней части представляющим чередование пяти продольных полос более крупных чешуй и четырех разделяющих их клиньев более мелких чешуй. Обнаружена полулунная пинеальная пластинка, лежащая в передней выемке дорзальной пластинки и отделенная от ростральной рядом тессер. Помимо образующих передний край вентрального панциря пластинок и тессер, найдены еще собственно ротовые, с утолщенным свободным краем, образующие передний (нижний) край рта, которые были отмечены Киером (1928) и изображены Паттеном (1932) и Гейнцем (1935). В дальнейшем описании отдельных элементов панциря учитываются данные Гросса.

На дорзальной стороне лежат два крупных непарных элемента: ростральная и дорзальная пластинки.

Ростральная пластинка (rostrale, *R*) имеет поперечно-вытянутую округло-шестиугольную форму. Две передние стороны ее образуют очень тупой угол, около 155°, две задние — около 110°. Латеральные и задние края не закруглены так плавно, как обычно изображается (в том числе и на рисунке Гросса), а слегка волнистые, с углублениями, соответствующими прилегающим тессерам. Наибольшая ширина пластинки находится на уровне задне-латеральных углов, а не у переднего края, как изображено на других реконструкциях, особенно у Паттена (рис. 6*а*) и Гейнца (рис. 7). В основу рис. 8*а* взят экземпляр Траквера (1903, табл. III), но форма ростральной пластинки, видимо, варьирует (ср. табл. III). Между передне-боковыми и заднебоковыми углами края пластинки вогнуты более сильно, чем на рисунке Гросса.

На реконструкции Траквера (рис. 1*а*) и всех ее видоизменениях (рис. 3, 4) ростральная пластинка непосредственно прилегает к переднему краю дорзальной. Между тем выпуклость заднего края ростральной пластинки совершенно не соответствует более крутой вогнутости переднего края дорзальной пластинки и не могла входить в последнюю. Между обеими пластинками располагались пинеальная пластинка и иногда ряд тессер впереди нее (рис. 10*а*). Реконструкции Паттена (рис. 6*а*) и Гейнца (рис. 7) более точно передают строение этой области.

Ростральная пластинка *Drepanaspis* по всем соотношениям с пинеальной, дорзальной и орбитальными пластинками гомологична ростральной пластинке *Pteraspis*, хотя частью и отделена от перечисленных пластинок неширокими поясами тессер. Центр окостенения находился у переднего края (рис. 6*а*), так же как у *Pteraspis* (см. White, 1950, рис. 18; Denison, 1960, рис. 13а), и пластинка росла назад и в стороны, вперед она расти не могла, так как здесь располагался край рта. Это положение центра окостенения показывает, что никакого рострa, подобного нарисованному у Стеншё (Stensiö, 1958, рис. 132), здесь быть не могло.

Прероструальные пластинки. Из-под переднего края (кроме его середины) ростральной пластинки выглядывают одна или две

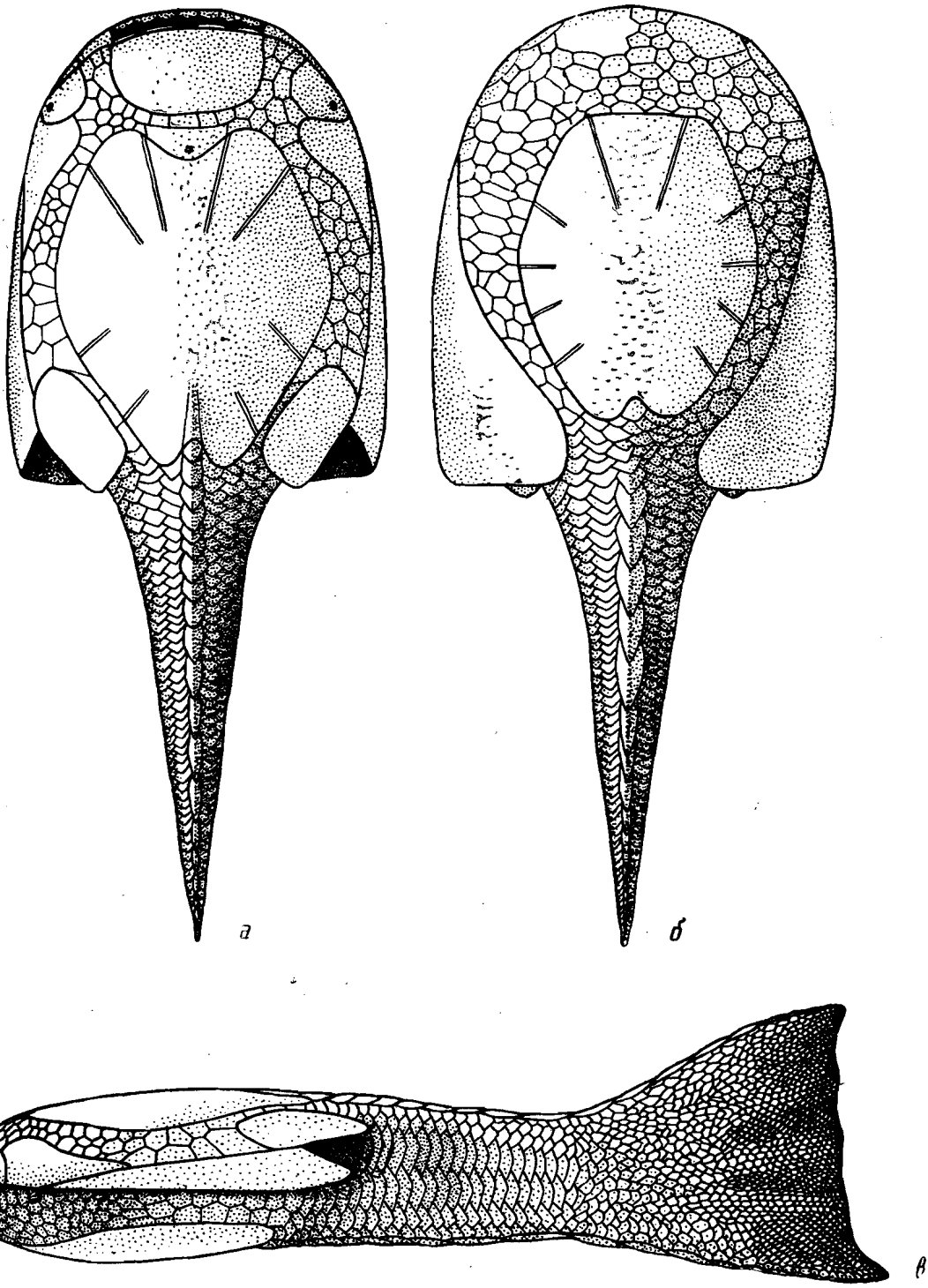



Рис. 10. Реконструкция *Drepanaspis gemuendenensis* (Gross, 1963).
*а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона; *в* — вид сбоку.

пары прерострального пластинок, форма и величина которых неизвестны, так как видны только их передние края, покрытые кожными зубами. Эти пластинки (labialia, Patten, 1932; praerostralia, Stensiö, 1958) изображены только на некоторых реконструкциях (рис. 6*а*, 8*а*, 10*а*). Вероятно, они образовывали дорзальный край рта и служили антагонистами оральных пластинок.

Пинеальная пластинка (pineale) была найдена только Гроссом и отсутствует на всех остальных реконструкциях, кроме рисунка Гейнца (рис. 7). Она имеет треугольную форму и помещается в передней вырезке дорзальной пластинки. Она может быть отделена от ростральной пластинки рядом тессер (рис. 10*а*) или может непосредственно примыкать к последней. На ее внутренней поверхности имеется пинеальная ямка (Gross, 1963, стр. 137), а на наружной крупный кожный зуб расположен над пинеальной ямкой в центре окостенения.

Ширина дорзальной пластинки (dorsale, *D*) немного меньше длины, наибольшая ширина примерно посередине длины. Передний край глубоко вырезан. Латеральные края равномерно выпуклые, в задней части слабо вогнутые, вследствие чего задний конец уже переднего. Задний край несет более узкую, но глубокую вырезку, в которой помещается передняя коньковая чешуя. Над последней дорзальная пластинка образует сводообразное поднятие, представляющее собой медиальный гребень, в ископаемом состоянии часто смятый в складку (табл. III). Местами заметно концентрическое расположение кожных зубов, в периферической части отчетливо видны линии нарастания (табл. III).

В основу реконструкции рис. 8*а* лег экземпляр, изображенный на табл. III, а также фотография Траквера (1903, табл. III). На реконструкции Траквера (рис. 1*а*, *mv*) дорзальная пластинка почти круглая, передняя вырезка слишком мелкая, вместо задней изображено отверстие клоаки. На рисунке Паттена (рис. 6*а*) дорзальная пластинка, наоборот, слишком удлинена. Так как экземпляр табл. III испытал скорее продольное, чем поперечное растяжение, то истинные пропорции дорзальной пластинки должны приближаться к принятым на рис. 8*а*, но передний край, видимо, не так глубоко вырезан, как на последней (ср. рис. 10*а*).

Дорзальная пластинка *Drepanaspis* гомологична не всей дорзальной пластинке *Pteraspis*, а только ее центральному полю. Периферии дорзальной пластинки *Pteraspis* соответствуют пояса тессер, окружающие дорзальную пластинку *Drepanaspis*. Это видно из того, что у *Drepanaspis* дорзальная пластинка вышла из контакта с передними и латеральными пластинками дорзальной стороны панциря. В отличие от *Pteraspis*, дорзальная пластинка которого росла главным образом вперед и центр окостенения находился на границе ее задней трети (Fahlbusch, 1957, прил. 3 к стр. 24) или даже четверти (Denison, 1960, рис. 126), дорзальная пластинка *Drepanaspis* росла почти равномерно во все стороны и центр окостенения ее находился примерно на середине длины.

Боковые края панциря образуют четыре пары пластинок: орбитальные, посторбитальные, корнуальные и бранхиальные, отделенные от медиальных полосами тессер.

Орбитальные пластинки (orbitalia, *O*) — небольшие треугольные пластинки, лежащие на дорзальной стороне, загибаясь задней частью латерального края на боковую поверхность панциря. Маленькие орбиты лежат ближе к латеральному краю. На реконструкции Траквера (рис. 1*а*, 3, 4*а*) эта пластинка изображена слишком прямо-

угольной. На экземплярах табл. III и у Траквера (1903, табл. III) видна ее треугольная форма, как нарисовано и у Паттена (рис. 6*а*). На всех реконструкциях орбитальная пластинка не заходит на вентральную сторону; на рисунке Стетсона (рис. 5) в этом месте изображена поперечно вытянутая пластинка, отношения которой неизвестны. Между тем на табл. I слева видно, что орбитальная пластинка, так же как и посторбитальная, немного загибается на вентральную сторону. На реконструкции Гросса (рис. 10*б*) это не показано. Орбитальная пластинка *Drepanaspis* гомологична только передней части орбитальной пластинки *Pteraspis* (рис. 11). Задней части последней отвечает посторбитальная пластинка (postorbitale, *PO*). На дорзальной стороне последняя имеет форму вытянутого треугольника. Центр окостенения находится у передне-латерального угла, от него расходится несколько радиальных борозд, а кожные зубы располагаются волнистыми концентрическими линиями параллельно задне-медиальному краю, представляющему ломаную линию, граничащую с многочисленными тессерами. Передний край почти прямой. Там, где посторбитальная пластинка загибается на вентральную сторону, в нее спереди неглубоким клином входит орбитальная, а сзади очень глубоким клином — бранхиальная. На вентральную сторону посторбитальная пластинка загибается узким длинным треугольником, лежащим медиально от бранхиальной и орбитальной пластинок.

По своему положению посторбитальная пластинка соответствует задней части орбитальной пластинки *Pteraspis* (рис. 11), также вклинивающейся между дорзальной и бранхиальной пластинками. Вентральная часть посторбитальной пластинки, вероятно, соответствует латеральной пластинке *Protopteraspis* (рис. 12), охватывающей медиально бранхиальную и орбитальную пластинки. Может быть, и у *Drepanaspis* эта часть посторбитальной пластинки представляет собою отдельную латеральную пластинку, но шов, отделяющий ее от посторбитальной, незаметен.

Посторбитальная пластинка на дорзальной стороне примерно так же изображается и на других реконструкциях (рис. 1*а*, 3, 4, 6, 7, 10), вентральная же часть ее или не изображается вовсе (рис. 1*б*, 4, 5, 10), или дается в виде узкой полоски, не охватывающей передний конец бранхиальной пластинки (рис. 6*б*). Описанные взаимоотношения боковых пластинок видны на табл. I (слева).

Корнуальная пластинка (cornuale, *C*) граничит своим латеральным краем впереди с бранхиальной пластинкой, позади ограничивает жаберное отверстие. Остальные края граничат по ломаным линиям с тессерами, отделяющими корнуальную пластинку от дорзальной. На существующих реконструкциях эта пластинка имеет овальную форму, удлиненную (рис. 1*а*, 3, 4*а*) или укороченную (рис. 6), причем на последнем рисунке она выдается назад, прикрывая жаберное отверстие, вместо того, чтобы образовывать его медиальный край. Такое положение она заняла, вероятно, в результате смещения корнуальной пластинки на экземплярах, бывших в распоряжении Паттена. Почти четырехугольная форма пластинки, принятая на рис. 8*а*, заимствована у экземпляра Траквера (1905, табл. 1). На других экземплярах она имеет более овальную форму. Видимо, ее форма довольно изменчива. Выдавалась ли она углом на заднем крае панциря (рис. 10) или плавно переходила в хвост — неясно.

Бранхиальная пластинка (branchiale, *Br*) состоит из трех частей — дорзального и вентрального крыльев, прикрывающих выводящий жаберный поток, и латерального гребня, образующего край пан-

циря и играющего роль несущей поверхности при плавании. В эволюции рода *Drepanaspis* наблюдается редукция дорзального крыла (рис. 9), которое у псаммостеид полностью отсутствует (рис. 13). Впереди бранхиальная пластинка входит клином в посторбитальную, к заднему концу она расширяется и образует задний край панциря. Дорзальное крыло и латеральное ребро не доходят до самого заднего края пластинки, оставляя здесь треугольную выемку для жаберного отверстия. Центр окостенения находится у заднего латерального угла пластинки, кожные зубы расположены косыми поперечными рядами на вентральной стороне (табл. IV), на дорзальной они образуют продоль-

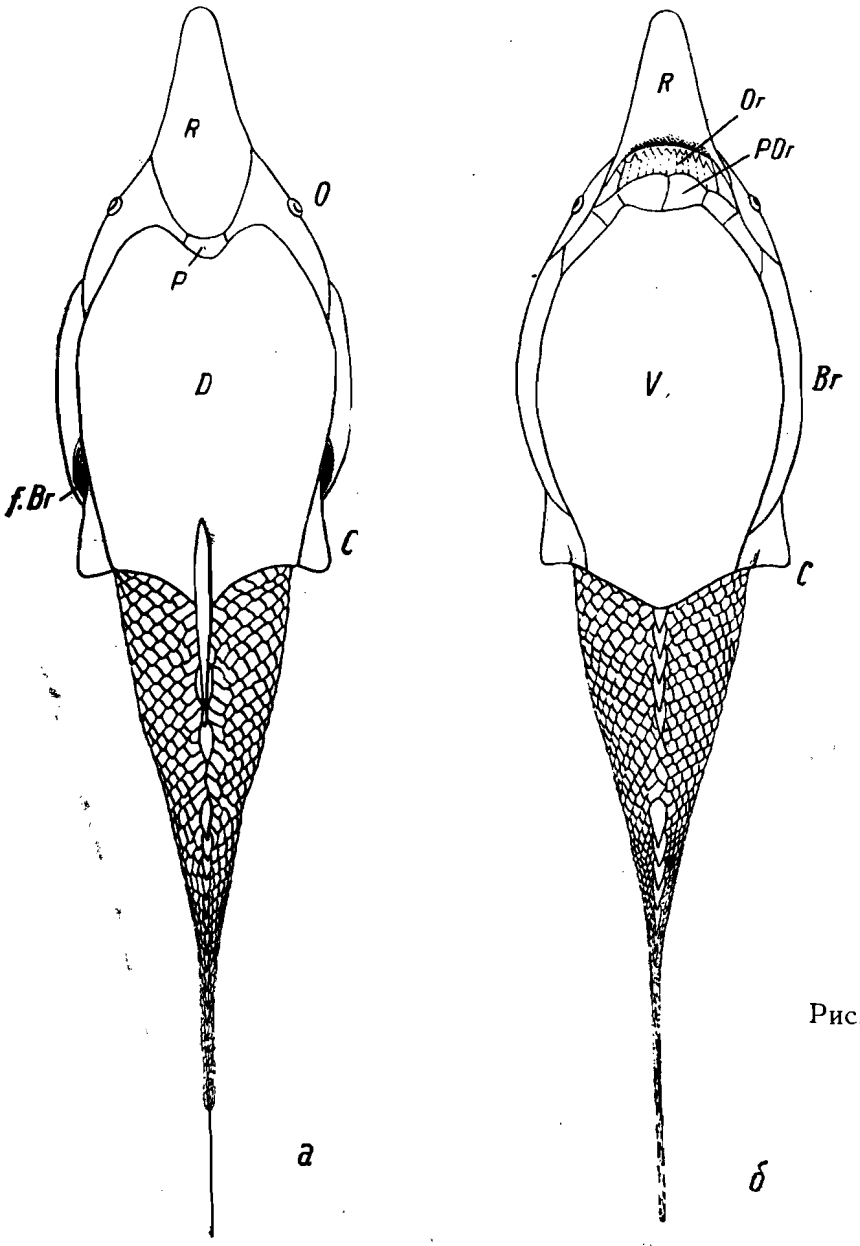



Рис. 11.

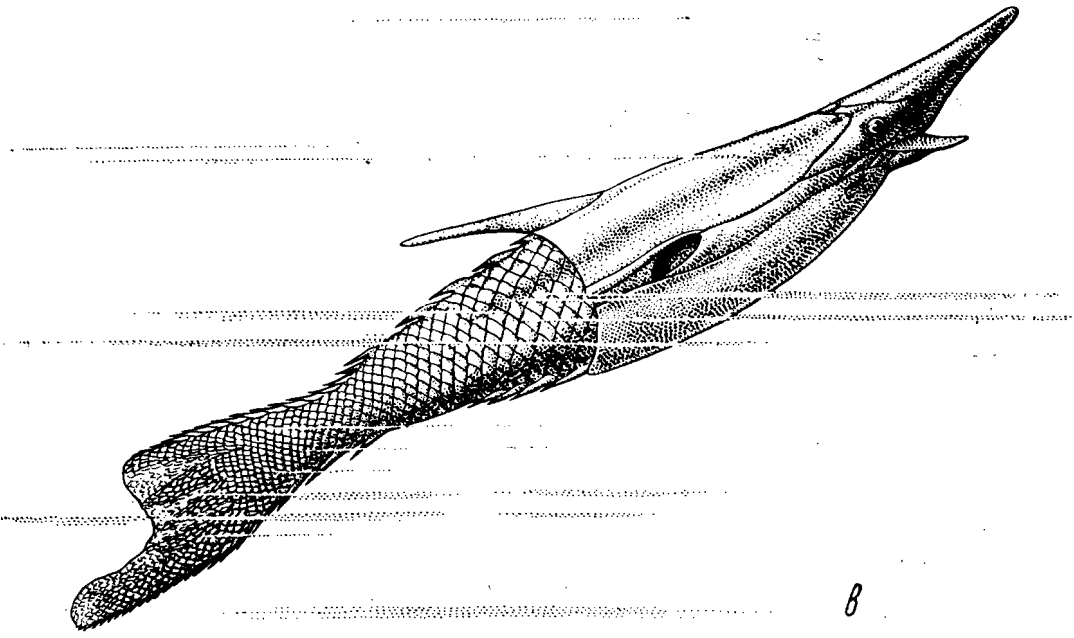



Рис. 11. Реконструкция *Pteraspis rostrata toombsi* (White, 1935).
*а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона, *в* — вид сбоку, *Br* — бранхиальная, *C* — корнуальная, *D* — дорзальная пластинка, *f. Br* — жаберное отверстие, *O* — орбитальная пластинка, *Or* — оральные, *P* — пинеальная, *POr* — посторальные, *R* — ростральная, *V* — вентральная пластинка

ные ряды и часто сливаются в гребешки (Traquair, 1903, табл. 4). Дорзальное крыло пластинки на многих экземплярах (табл. III; Traquair, 1903, табл. III, IV; 1905, табл. I) подразделено как будто на ряд мелких ромбических пластинок, вероятно вследствие давления при фоссилизации.

Бранхиальная пластинка на большинстве реконструкций имеет такую же форму, как на нашей (рис. 1, 3, 4, 5, 10); на рисунке Паттена (рис. 6) она слишком расширена сзади и повернута задним медиальным углом вперед. Экземпляры табл. IV и Траквера (1903, табл. II; 1905, табл. II, фиг. 2; табл. III) ясно показывают, что реконструкция Паттена в этом отношении ошибочна.

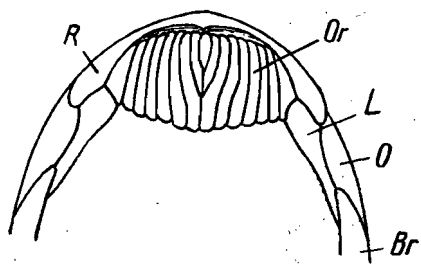



Рис. 12. Строение ротовой области *Protopteraspis vogti*, ×2 (Kiaer, 1928).
*Br* — бранхиальная, *L* — латеральная, *O* — орбитальная, *Or* — оральная, *R* — ростральная пластинка.

У *Pteraspis* (рис. 11) бранхиальная пластинка была короче, не достигая заднего края панциря, и не несла продольного латерального гребня, служа исключительно для прикрытия жаберного протока. Функцию несущей поверхности несла корнуальная пластинка, у некоторых форм образовывавшая большие боковые рога (cornua). У *Drepanaspis* вследствие удлинения бранхиальной пластинки назад, корнуальная от-

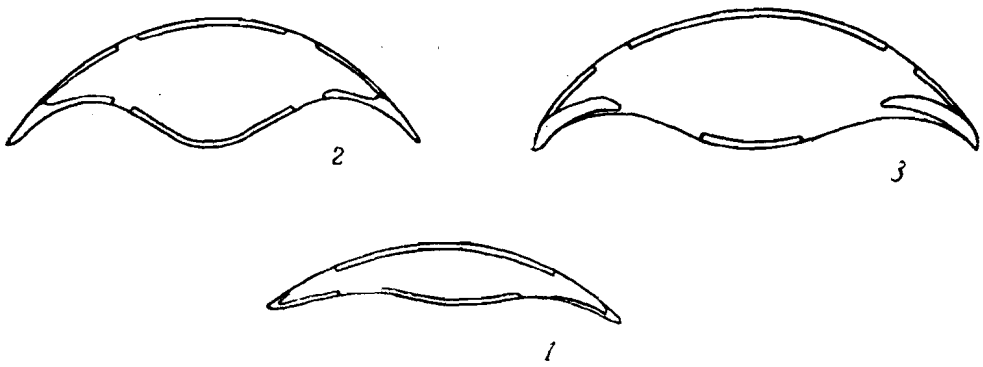



Рис. 13. Поперечные разрезы (Tarlo, 1961).
*1 — Drepanaspis gemuendenensis, 2 — Psammolepis venyukovi, 3 — Psammosteus megalopteryx.*

теснена от латерального края панциря и только образует медиальный край жаберного отверстия. У некоторых птераспид (*Glossoidaspis*) наблюдается совершенно такое же изменение, указывающее, может быть, на их близость к предкам *Drepanaspis* (рис. 14). У псаммостеид продольный гребень бранхиальной пластинки прогрессивно развивается в качестве несущей поверхности и органа опоры.

На вентральной стороне, кроме загибающихся сюда уже описанных орбитальных, посторбитальных и бранхиальных пластинок, расположены большая вентральная и на переднем крае панциря посторальные, оральные и маргинальные пластинки.

Вентральная пластинка (ventrale, *V*) немного больше в длину, чем в ширину, наибольшая ширина ее находится немного впереди середины длины. Передний край длинный, слегка вогнутый или прямой. Боковые края выпуклые, в задней части чуть вогнутые. Задний конец уже переднего и несет глубокую узкую вырезку, достигающую $^1/_3$ длины пластинки. В этой вырезке помещается небольшая клиновидная пластинка.

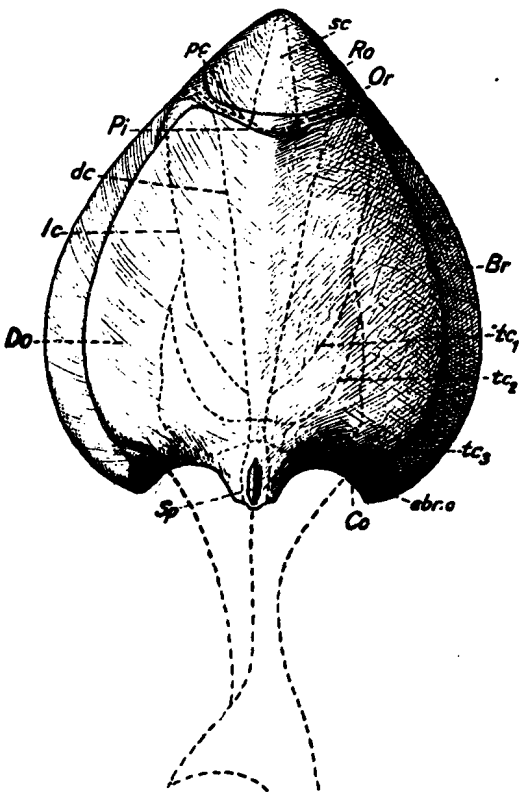



Рис. 14. Реконструкция дорзальной стороны *Glossoidaspis arnelli* (Brotzen, 1936).
*Br* — бранхиальная, *Co* — корнуальная, *Do* — дорзальная, *Or* — орбитальная, *Pi* — пинеальная, *Ro* — ростральная пластинка, *Sp* — дорзальный шип, *dc* — дорзальный канал, *ebr. o* — жаберное отверстие, *lc* — латеральный, *pc* — пинеальный, *sc* — надглазничный канал, $tc_1$ — поперечные комиссуры.

На вентральной пластинке заметны линии нарастания, концентрические относительно центра окостенения, примерно совпадающего с геометрическим центром пластинки.

На рис. 8*б* реконструкция вентральной пластинки сильно отличается от всех других. На последних вентральная пластинка значительно уже, передний конец ее узкий, закругленный (рис. 1*а*, 4*б*), несет небольшую вырезку (рис. 6) или более широкий, с прямым передним краем (рис. 5). Наибольшая ширина — позади середины длины, вогнутости боковых краев в задней части нет, задняя вырезка совсем маленькая, в ней помещается небольшая пластинка (рис. 1*а*, 10) или в нее заходят тессеры (рис. 6).

В обоснование нашей реконструкции можно привести следующие наблюдения. Передний край вентральной пластинки явственно длинный и слегка вогнутый на экземплярах табл. I и табл. IV. На экземпляре табл. III, где вентральная пластинка видна под дорзальной, ее передний конец не закругленный, как может показаться, а имеет скошенный влево прямой край. На фотографиях в работах Траквера (Traquair, 1903, 1905) также можно видеть прямой или слегка вогнутый, но никогда не закругленный передний край. Значительная вырезка заднего конца и занимающая ее пластинка хорошо видны на табл. I, менее четко на табл. IV, а на табл. III эта вырезка отчетливо проступает в виде щели сквозь дорзальную пластинку справа от ее срединной складки. На экземплярах Траквера (1903, табл. II, IV; 1905, табл. I) также можно различить эту вырезку.

Вентральная пластинка *Drepanaspis* похожа по общей форме на такую же пластинку *Pteraspis*, но последняя более длинная (рис. 11), а задний край ее выпуклый и не несет вырезки. У ранних псаммостеид задняя вырезка сильно увеличивается, а у более поздних исчезает. Так же как дорзальная пластинка, вентральная соответствует не всей вентральной пластинке *Pteraspis*, а только ее центральной части. Периферической части отвечают пояса тессер, отделяющие вентральную пластинку от бранхиальной и посторальных.

Наибольшее различие между существующими реконструкциями отмечается в трактовке пластинок, образующих нижний край рта. Траквер, считавший этот край верхним, изобразил здесь две пары ростральных пластинок (рис. 1, *r*) и одну пару пластинок, лежащих впереди орбитальных (*el*). Вудворд и Стеншё, удалив ротовую щель с дорзальной стороны, примкнули к ростральной пластинке две пары безымянных пластинок, а пластинку *el* Стеншё отнес к орбитальным (рис. 3, *О*). Киер (Kiaer, 1928) указал на гомологию ростральных пластинок Траквера с оральными пластинками *Pteraspis* и на наличие между парными одной непарной пластинки. Гейнц, повторивший реконструкцию Траквера, назвал эти пластинки оральными (рис. 4, *О*). Паттен нарисовал пять пар, по-видимому подвижных, пластинок (рис. 6), к которым сзади на вентральной стороне примыкает еще пара крупных пластинок, разделенных полосой тессер. Гейнц (рис. 7) изобразил эти пять пар пластинок более короткими. Передний край вентральной стороны на рисунке Стетсона (рис. 5) составляют одна непарная, расширяющаяся впереди пластинка, подразделенная в передней части сагиттальным швом, одна пара крупных пластинок и три пары более мелких, перпендикулярных к краю панциря. Мелкие пластинки, образующие нижний край рта, отсутствуют. Нет их и на нашей реконструкции (рис. 8*а*). Однако Гросс (1963, стр. 139) показал, что у *Drepanaspis* имеется два ряда пластинок на вентральном крае рта (рис. 10*а*).

Собственно оральные пластинки, числом 5—8, образующие нижний край рта, утолщены и снабжены крупными кожными зубами на передних концах. Это — нижнечелюстные пластинки, служившие для захвата пищи. Они гомологичны оральным пластинкам птераспид (рис. 11 и 12). Позади них расположена пара крупных пластинок (рис. 5, 6, 8 $Ol_1$, 10*б*), которые Гросс называет комплексными и между которыми находится несколько тессер, иногда срастающихся в две или одну пластинку (рис. 5, 8, *Om*). Это — гомологи посторальных пластинок (рис. 11), имеющихся у многих птераспид. Пластинки $Ol_2$ и $Ol_3$ нашей реконструкции (рис. 8*б*), или *1* и *2* на рисунке Паттена, лежат латерально от края рта и образуют здесь край панциря. Гросс называет их медиальной и латеральной парой маргинальных пластинок. В результате сдавливания панциря при фоссилизации они отгибаются (табл. III), образуя как бы продолжение ряда оральных пластинок (рис. 6).

Между крупными пластинками располагается мозаика мелких пластинок, тессер, равномерно покрытых кожными зубами, среди которых часто, но не всегда выделяется более крупный центральный. Число и форма тессер изменчивы. На табл. I и табл. III хорошо видна форма тессер. Можно различать следующие пояса тессер: на дорзальной стороне — препинеальный пояс (иногда отсутствует), под которым находился пинеальный канал боковой линии, и два латеральных, в которых проходили латеральный и супраорбитальный каналы; на вентральной стороне — посторальный, под которым проходил, вероятно, частично посторальный канал боковой линии, и два вентролатеральных, в которых проходили вентролатеральные и частью инфраорбитальные каналы боковой линии.

Позади дорзальной и вентральной пластинок тессеры переходят в хвостовые чешуи, располагающиеся уже не мозаично, а черепицеобразно, налегая друг на друга. Задний край чешуй образует ряд удлиненных кожных зубов, имеющий вид бахромы, а на чешуях, лежащих более каудально, и все кожные зубы несколько удлинены и расположены правильными рядами, параллельными задним свободным краям чешуй (табл. II). Каудально чешуи становятся все мельче, в то же время несколько удлиняясь; вдоль верхнего и нижнего края хвоста чешуи крупнее. По данным Гросса (1963, стр. 143), вдоль хвостового плавника идут еще три сужающиеся к концу полосы более крупных чешуй, разделенных более широкими выклинивающимися впереди полосами мелких чешуй (рис. 10*в*). Чешуи корня хвоста частью очень крупные и расположены не в шахматном порядке, а образуют продольные ряды (Traquair, 1905, табл. II, фиг. 2). Эти крупные чешуи не были учтены на реконструкции Траквера (рис. 1), что было отмечено еще им самим (Traquair, 1903, стр. 731). Они несколько преувеличены на рисунке Паттена (рис. 6), а на реконструкции Стетсона (рис. 5) корень хвоста покрыт не чешуями, а тессерами. Они нанесены точно на реконструкции Гросса (рис. 10).

По дорзальному и вентральному ребрам хвоста идут длинные коньковые чешуи. На дорзальной стороне они начинаются непосредственно за дорзальной пластинкой; передняя из них частью покрывается этой пластинкой и соответствует, вероятно, дорзальному шипу *Pteraspis*. В этом месте Траквер нанес анальное отверстие (рис. 1*а*). На вентральной стороне между пластинкой, лежащей в задней вырезке вентральной пластинки, и коньковыми чешуями лежит несколько коротких чешуй (табл. I) или тессер (табл. II). Здесь должно было находиться анальное отверстие (рис. 6), однако на экземплярах Гор-

ного музея и фотографиях в работах предыдущих авторов его найти не удалось, почему оно не нанесено и на реконструкции (рис. 8*б*). Не нанесено оно и на рисунке Гросса (рис. 10*б*), хотя этот автор также считает, что оно должно было находиться именно в этом месте. Коньковые чешуи лежат более полого и не так многочисленны, как на рисунках Траквера (рис. 1) и Абеля (рис. 2). Правильнее они изображены на реконструкции Стетсона (рис. 5), тогда как у Паттена (рис. 6) они нарисованы со слишком широким основанием и резким гребнем. Кожные зубы коньковых чешуй удлиненные и более крупные, чем на боковых чешуях (табл. II). Морфологически коньковые чешуи представляют собой непарный ряд чешуй, сильно удлиненных и изогнутых в поперечном направлении сообразно со своим положением на ребре хвоста. Их часто называли фулькрами, однако они гомологичны не фулькрам ганоидов, покрывающим передние лучи непарных плавников, а непарным жучкам, лежащим на дорзальном или вентральном ребре между плавниками. Новое название «коньковые чешуи» — буквальный перевод принятых в иностранной литературе терминов (ridge-scales, First-Schuppen, écailles faîtières).

## 2. Сравнительное описание элементов наружного скелета псаммостеид

В противоположность *Drepanaspis* все псаммостеиды известны только по разрозненным пластинкам и чешуям, и только в трех случаях часть пластинок найдена во взаимной связи. Поэтому мы сначала сравним отдельные элементы наружного скелета псаммостеид с соответствующими пластинками *Drepanaspis*, а затем уже перейдем к попыткам реконструкции некоторых видов.

Пластинки и чешуи, найденные у псаммостеид, описанных в настоящей работе, показаны в табл. 1.

Дорзальная пластинка *Schizosteus* отличается от такой же пластинки *Drepanaspis* более широкой формой: отношение длины к ширине ($l:w$) у *Dr. gemuendenensis* 1,2, у *Sch. splendens* 1,0 (рис. 27), у *Sch. asatkini* 0,8. Вогнутость переднего края менее глубокая, задний край не вогнутый, а выпуклый

У *Tartuosteus* дорзальная пластинка круглая, плоская, без тессер (рис. 60).

У *Pycnosteus* и *Ganosteus* дорзальная пластинка широкая ($l:w = 0{,}8$—$0{,}9$), у второго — несколько сердцевидная (рис. 84 и 105). Они без тессер, центр роста у всех четырех родов — в середине длины.

Дорзальная пластинка *Psammolepis* (рис. 138) по форме похожа на таковую *Schizosteus splendens*, но более узкая: у *Psl. paradoxa* $l:w = 1{,}1$, у *Psl. venyukovi* $l:w = 1{,}2$. Задний край несет небольшой выступ. Вогнутость переднего края очень неглубокая. Почти вся поверхность пластинки покрыта чешуеобразными тессерами, только в передней половине ее остается небольшое поле, покрытое кожными зубами, образующими линии нарастания вокруг центра в задней половине поля. У *Psl. paradoxa* длина этого поля равна 0,24 общей длины, ширина — 0,2 общей ширины пластинки (Heintz, 1957, стр. 156). Это поле много больше у *Psl. proia* (0,4 длины и 0,46 ширины).

У *Psammosteus* дорзальная пластинка удлинена. У *Ps. megalopteryx* молодой экземпляр (табл. LXXIX, фиг. 2) имеет $l:w = 1{,}7$, более старый (табл. LXXX, фиг. 2) — $l:w = 1{,}4$; у *Ps. bergi* $l:w = 1{,}3$ (рис. 185). По данным Л. Б. Тарло (1961), у шотландских экземпляров *Ps. megalopteryx* форма очень изменчива — $l:w = 1{,}25 - 1{,}8$. Передний

Таблица 1

| Псаммостеиды | | *R* | *Pi* | *D* | *O* | *PO* | *C* | *Br* | *Mm* | *V* | *T* | *Sf* | *Sq* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
| *Schizosteus* | *heterolepis* | | | | + | + | | + | | | + | + | + |
| | *toriensis* | | | | | | | + | | | | + | |
| | *splendens* | + | | + | | | | + | | + | | + | + |
| | *striatus* | + | | + | | + | | + | | + | + | + | + |
| | *asatkini* | | | + | | | | + | | + | | + | + |
| *Tartuosteus* | *giganteus* | | | | | | | + | | + | | + | |
| | *maximus* | | | + | | | + | + | | + | + | + | + |
| | *(?) luhai* | | | + | | | | + | | | | | |
| | *(?) ornatus* | | | | | | | + | | | | | |
| *Pycnosteus* | *palaeformis* | | | | | | | + | | + | | + | |
| | *pauli* | | | + | | | | + | | + | | + | |
| | *tuberculatus* | | | + | + | | + | + | + | + | + | + | + |
| *Ganosteus* | *artus* | | | | | | | + | | + | | | |
| | *stellatus* | | | + | | | + | + | | + | + | + | + |
| *Psammolepis* | *proia* | | | + | | | + | + | | + | | | |
| | *abavica* | | + | + | | | | + | | + | + | + | |
| | *paradoxa* | + | | + | + | | | + | | + | + | + | + |
| | *alata* | | | + | | | | + | | + | | + | |
| | *heteraster* | | | | | | | + | | | | | |
| | *venyukovi* | + | | + | | + | | + | | + | | + | + |
| | *undulata* | | | + | | | | + | | | | + | |
| | (?) sp. | | + | + | + | | | + | | | | | |
| *Psammosteus* | *bergi* | | | + | | | | + | | | | + | |
| | sp. 1 | | | | | | | + | | | | | |
| | *praecursor* | | | | | | | + | | + | | + | + |
| | *maeandrinus* | | + | | | | | + | | | | + | + |
| | *levis* | | | | | | | + | | | | + | |
| | *livonicus* | | | | | | | + | | | | + | |

*Продолжение табл. 1*

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Psammosteus* | *cuneatus* | | | | | | | + | | | | | |
| | *bystrowi* | | | | | | | + | | | | | |
| | *asper* | | | + | | | | + | | | | | |
| | *pectinatus* | | | | | | | + | | | | | |
| | *tchernovi* | | | | | | | + | | | | | |
| | *megalopteryx* | | | + | | | | + | | | | + | + |
| | *falcatus* | | | | | | | + | | | + | | |
| | *tenuis* | | | | | | | + | | | | | |
| *Karelosteus* | *weberi* | | | | | | | + | | | | | |

*R* — ростральная, *Pi* — пинеальная, *D* — дорзальная, *O* — орбитальная, *PO* — посторбитальная, *C* — корнуальная, *Br* — бранхиальная, *Mm* — медиальная маргинальная и *V* — вентральная пластинки; *T* — тессера; *Sf* — коньковая чешуя; *Sq* — чешуя.

край вогнутый, задний выпуклый. Вся поверхность пластинки покрыта мелкими тессерами концентрического строения.

У всех перечисленных родов псаммостеид дорзальная пластинка плоская или слабо выпуклая.

Каналы боковой линии встречаются на участках дорзальных пластинок, лишенных кожных зубов или тессер, в виде открытых сверху борозд или плоских валиков (табл. LXIV, фиг. 2). Они могут иметь также вид валиков на поверхности тессер, выделяющихся линейным расположением (табл. LXXX, фиг. 2).

Каналы боковой линии известны у *Psammolepis* (*Psl. proia*, рис. 123, *Psl. paradoxa*, рис. 140 и *Psl. undulata*, рис. 173) и *Psammosteus* (*Ps. bergi*, рис. 185, 186 и *Ps. megalopteryx*, рис. 195). У всех названных форм имеется пара медиальных дорзальных каналов и три дорзальные поперечные комиссуры. Кроме того, у *Ps. bergi* и *Ps. megalopteryx* имеются латеральные дорзальные и, возможно, пинеальные каналы. Основным отличием системы каналов боковой линии *Psammolepis* и *Psammosteus* является, таким образом, присутствие латеральных дорзальных каналов у последнего. У *Psammolepis* латеральные каналы проходят, вероятно, в пределах зоны тессер вне дорзальной пластинки. Эта зона у *Psammosteus* должна была быть поэтому гораздо у́же, чем у *Psammolepis*.

Система каналов боковой линии дорзальной пластинки *Psammosteus* такая же, как у птераспид. Каналы боковой линии псаммостеид отличаются заметной асимметрией. Например, медиальные дорзальные каналы *Ps. bergi* не располагаются строго по продольной оси пластинки (рис. 185). Асимметрия каналов дорзальной пластинки *Ps. megalopteryx* также ярко выражена (рис. 195).

Вероятно, следует согласиться с мнением Л. Тарло (1964—1965), что радиальные валики, описанные Д. В. Обручевым (1940а) и В. Гроссом (1963) на дорзальных пластинках *Schizosteus* и *Drepanaspis* в ка-

честве каналов боковой линии, в действительности связаны с явлениями роста, так как они слишком симметрично расположены и, главное, находятся на внутренней поверхности пластинок. Настоящие каналы боковой линии располагаются на внешней поверхности пластинок между дентиновым и губчатым слоем (Обручев, 1961, стр. 109).

Ростральная пластинка известна лишь у четырех представителей псаммостеид. У *Schizosteus striatus* (рис. 35*а*) ее форма почти идентична с формой ростральной пластинки у *Drepanaspis* ($l : w = 0{,}7$), а центр окостенения явственно лежит у переднего края. У *S. splendens* (рис. 26*б*) ростральная пластинка молодой особи более широкая, с возрастом удлиняется и становится чуть длиннее ($l : w = 0{,}8$), чем у *Drepanaspis* (рис. 26*а*). Задний и латеральные края покрыты тессерами. Ростральная пластинка *Psammolepis venyukovi* (рис. 158) и *Psl. paradoxa* (рис. 137) сильно вытянута в ширину, $l : w = 0{,}5$; в задней половине у первого вида имеется один прерывистый ряд тессер.

Отсутствие достоверных находок ростральных пластинок других родов псаммостеид может объясняться тонкостью и непрочностью их и не обязательно ведет к выводу, сделанному Стеншё (Stensiö, 1958, стр. 249), будто у псаммостеид ростральная пластинка полностью отсутствовала.

Между дорзальной и ростральной пластинками располагается пинеальная пластинка. У *Drepanaspis*, как мы видели, она треугольная, поперечно-вытянутая и лежит в вырезке дорзальной пластинки.

У *Psammolepis abavica* пинеальная пластинка имела, по-видимому, ромбическую форму (табл. XXXVIII, фиг. 3, рис. 129); на внутренней стороне ее, немного ближе к переднему концу, расположена большая пинеальная ямка, направленная наклонно назад, так что задняя стенка ее круче, чем передняя. Наружная поверхность плоская, положение пинеальной ямки на ней никак не отражается; $l : w = 1{,}3$. У *Psl.* (?) sp. $l : w = 0{,}8$ (табл. LXII, фиг. 1; рис. 177).

У *Psammosteus cf. maeandrinus* пинеальная пластинка (табл. LXXXVI, фиг. 2) уменьшилась почти до диаметра пинеальной ямки, вертикальные стенки ее покрыты кожными зубами, свидетельствующими о том, что пинеальная пластинка была окружена впячиванием кожи.

Орбитальная пластинка известна у *Schizosteus heterolepis* (табл. VI, фиг. 1; рис. 21) и *Psammolepis* (?) sp. (табл. LX, фиг. 4), представляя собой выпуклую треугольную пластинку с маленькой орбитой (меньше, чем пинеальная ямка у вышеуказанных видов). У орбитальных пластинок *Psammolepis paradoxa* (табл. XLI, фиг. 3) и *Pycnosteus tuberculatus* (рис. 85) обломаны края, но по своей величине и по величине орбиты они не отличаются от орбитальных пластинок *Schizosteus* или *Drepanaspis*. Орбитальное отверстие у них всех находится на перегибе пластинки.

Таким образом, и в данном случае утверждение Стеншё (Stensiö, 1958, стр. 249) об исчезновении орбитальных пластинок у псаммостеид оказывается ошибочным.

Посторбитальная пластинка известна лишь у двух видов *Schizosteus* и одного вида *Psammolepis*. У *Sch. heterolepis* (табл. VI, фиг. 2; рис. 22) она, как и у *Drepanaspis*, шире у переднего конца и сужается к заднему, но, по-видимому, не так сильно, как у последнего (задний конец не сохранился). У *Sch. striatus* (табл. XIV, фиг. 2; рис. 36) пластинка также отличается от пластинки *Drepanaspis* меньшей вытянутостью заднего конца.

Посторбитальная пластинка *Psl. venyukovi*, сохранившаяся вместе с бранхиальной (рис. 156, 157), сильно отличается от пластинок *Drepanaspis* и *Schizosteus* своим широким задним, достигающим почти до корнуальной пластинки концом и крупными краевыми тессерами. Это связано с общим увеличением поперечных размеров у *Psammolepis*.

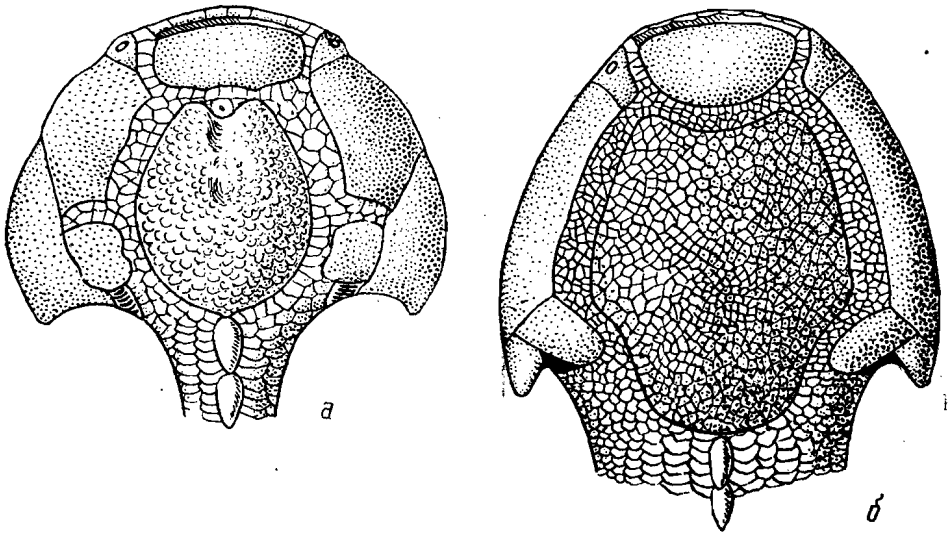



Рис. 15. Реконструкция дорзальной стороны (Tarlo, 1961).
*а — Psammolepis venyukovi, б — Psammosteus megalopteryx.*

По данным Л. Б. Тарло (Tarlo, 1961), у *Psammosteus megalopteryx* посторбитальная пластинка сильно вытянута назад и, вытесняя бранхиальную, образует почти полностью боковые края панциря (рис. 15*б*). Нет оснований сомневаться в том, что у всех родов псаммостеид имелась посторбитальная пластинка, образовывавшая вместе с орбитальной и бранхиальной твердый латеральный край панциря.

Корнуальная пластинка известна у *Tartuosteus maximus*, *Pycnosteus tuberculatus*, *Ganosteus stellatus* и *Psammolepis proia*. Она короче, чем у *Drepanaspis* ($l : w = 0{,}9 — 1{,}2$), трапециевидная или угловато-округлая; передний и боковые края ее покрывались тессерами, задний был покрыт кожными зубами и образовывал край жаберного отверстия (рис. 113). Утверждение о редукции cornuale у псаммостеид (Stensiö, 1958, стр. 249), таким образом, ошибочно.

Бранхиальная пластинка получает у псаммостеид сильное и разнообразное развитие, благодаря своей массивности особенно хорошо сохраняется и имеет большое значение для характеристики родов и видов. От некоторых видов только бранхиальные пластинки и известны. Так, два вида *Drepanaspis* описаны по бранхиальным пластинкам. Гросс (Gross, 1937) отметил постепенную редукцию дорзального крыла бранхиальной пластинки у видов *Drepanaspis*, начиная с самого древнего *D. schrieli* до самого молодого *D. lipperti* (рис. 9). При этом, однако, бранхиальная пластинка становилась относительно более длинной и прямой, то есть изменялась в направлении, обратном наблюдаемому у псаммостеид. В. Гросс (Gross, 1937, стр. 10) и Д. В. Обручев (1940а) считали, что от *D. lipperti* уже недалеко до *Schizosteus striatus*, однако более полный материал показывает, что бранхиальные пластин-

ки *Schizosteus* имеют чисто псаммостеидное строение. У них не только совершенно нет дорзального крыла, о котором напоминает лишь утолщение на месте перехода латерального ребра в дорзальную поверхность, но исчезли и все следы связи с выводящим жаберным протоком. Вентральное их крыло сильно увеличилось в ширину, латеральный гребень также стал шире и достиг заднего края пластинки, вдоль которого распространились кожные зубы. Словом, произошла полная смена функций — вместо желоба, прикрывавшего жаберный проток, перед нами несущая плоскость, своим сопротивлением помогавшая животному держаться в воде.

Молодые особи *Schizosteus striatus* имеют бранхиальные пластинки сравнительно более удлиненной формы ($l : w = 1{,}9$; рис. 33*г*), у более крупных форм увеличивается ширина ($l : w = 1{,}3$; рис. 33*а*). Бранхиальная пластинка более взрослых особей дана на реконструкции рис. 34. Молодые особи *Sch. splendens* (рис. 25*б*) еще близки по пропорциям к *Sch. striatus* ($l : w = 1{,}3$), однако у взрослых (рис. 25*а*) ширина уже превосходит длину ($l : w = 0{,}7$). Рост происходил почти исключительно в ширину. Таким образом, молодые формы *Schizosteus* ближе к *Drepanaspis*, чем взрослые.

Форма бранхиальной пластинки *Tartuosteus giganteus* (рис. 50) еще близка к таковой у *Schizosteus splendens* ($l : w = 0{,}8 - 0{,}9$), однако относительная ширина свободного латерального гребня у первой увеличилась за счет уменьшения ширины покрытой мягкими тканями медиальной части дорзальной стороны пластинки ($w_1 : w_2 = 1{,}3$ вместо 0,7). У более позднего *T. maximus* (рис. 56) эти изменения прогрессируют еще дальше ($l : w = 0{,}7$; $w_1 : w_2 = 1{,}5$), а латеральный угол, который у *Drepanaspis* больше 90°, у *Schizosteus splendens* равен примерно 75°, у *Tartuosteus giganteus* — приблизительно 50°, а у *T. maximus* — уже около 45°.

*Psammolepis* сохраняет более умеренно расширенные бранхиальные пластинки. Так, у самого раннего вида — *Psl. proia* (рис. 124) длина почти равна ширине ($l : w = 0{,}9$), а ширина свободного гребня равна ширине медиальной части ($w_1 : w_2 = 1{,}0$). У более поздних *Psl. paradoxa* и *Psl. venyukovi* длина даже сильно превосходит ширину ($l : w = 1{,}5$) и ширина гребня меньше ширины медиальной части ($w_1 : w_2 = 0{,}6$). Таким образом, эти виды *Psammolepis* по пропорциям бранхиальной пластинки очень близки к молодым особям *Schizosteus*. Однако другие виды *Psammolepis* имеют более широкие бранхиальные пластинки. Так, у *Psl. undulata* (рис. 166—168) $l : w = w_1 : w_2 = 0{,}9$, а у *Psl. heteraster* (рис. 154) $l : w = 0{,}9$, а $w_1 : w_2 = 1{,}0$. Наиболее отклоняется по форме *Psl. alata*, у которой задняя половина бранхиальной пластинки очень вытянута в ширину (рис. 147—149), но пропорции ее те же ($l : w = 0{,}8—1{,}2$; $w_1 : w_2 = 1{,}0$).

По мере увеличения ширины бранхиальных пластинок увеличивается и их изгиб — вентральная сторона становится все более вогнутой, а дорзальная — выпуклой, то есть латеральное ребро загибается вниз и, по-видимому, приходит в соприкосновение с субстратом, получая новую функцию — поддерживающего органа. Латеральный край пластинок испытывает прижизненное стирание, и полости губчатой ткани заполняются вторичным дентином. Широкое распространение этого явления у всех псаммостеид доказывает его большое биологическое значение.

*Schizosteus* и *Psammolepis* представляют основную линию псаммостеид, ведущую к *Psammosteus*. Бранхиальные пластинки следующих форм принадлежат отклоняющимся видам. У *Pycnosteus* ширина бран-

хиальных пластинок значительно превосходит длину: $l:w$ равно у *P. palaeformis* 0,9, у *P. pauli* 0,7—0,9, у *P. tuberculatus* 0,4—0,5. Здесь резко проявилась общая тенденция развития псаммостеид в направлении увеличения ширины бранхиальных пластинок. При этом, однако, ширина свободной части не становится больше ширины медиальной, покрытой части дорзальной стороны, а остается в пределах $w_1 : w_2 = 0{,}5—1{,}0$. Форма бранхиальной пластинки у раннего вида *P. palaeformis* (рис. 79) еще сохраняет обычный для псаммостеид выпуклый латеральный и прямой задний край, однако уже у *P. pauli* (рис. 83) латеральный край становится вогнутым, а задний — выпуклым, а у *P. tuberculatus*, в отличие от всех других псаммостеид, это выражено очень резко (рис. 95). Изгиб в вентральную сторону также увеличивается.

Бранхиальные пластинки близко родственного *Pycnosteus* рода *Ganosteus* у раннего вида *G. artus* (рис. 98) имеют форму, похожую на форму пластинки *P. palaeformis* (основание не сохранилось). У более позднего *G. stellatus* очень вытягивается, загибаясь назад, задне-латеральный угол, задний край становится вогнутым, а латеральный — прямым (табл. XXXIV, фиг. 1; рис. 107—111).

Наиболее отличается по форме и строению бранхиальных пластинок *Psammosteus bergi*. По пропорциям ($l:w = 0{,}4$) эти пластинки не отличимы от бранхиальных пластинок *Ps. praecursor* и *Ps. maeandrinus*. Ширина свободной части дорзальной стороны, в противоположность *Pycnosteus*, также увеличилась — $w_1 : w_2 = 1{,}3—1{,}5$. Появилась новая черта — в то время как у всех остальных родов псаммостеид на вентральной стороне бранхиальной пластинки только узкая полоса, шириной 1—2 см, вдоль основания лишена кожных зубов, у *Ps. bergi* эта полоса расширилась до 1/3 всей ширины пластинки (рис. 182). Однако самая своеобразная черта *Ps. bergi* — изгиб бранхиальной пластинки не в вентральную сторону, как решительно у всех псаммостеид, а в дорзальную, что и явилось причиной первоначального ошибочного определения ее как корнуальной пластинки птераспид (Обручев, 1943а). Орнамент бранхиальной пластинки, состоящий из параллельных латеральному краю гребешков, казалось, говорил в пользу такого определения. Однако и у некоторых других псаммостеид также наблюдается превращение кожных зубов в гребешки (*Schizosteus striatus*, *Psammosteus maeandrinus*). Пока от *Ps. bergi* не известно других частей панциря (кроме дорзальной пластинки), невозможно себе представить, с каким приспособлением было связано такое странное положение бранхиальных пластинок.

Бранхиальные пластинки других ранних видов *Psammosteus* приближаются по форме и пропорциям ($l:w = 0{,}3—0{,}4$) к *Ps. bergi*. У *Ps. maeandrinus* (рис. 194) соотношение свободной и покрытой частей дорзальной стороны такое же ($w_1 : w_2 = 1{,}5$), тогда как у других видов оно изменяется в обратном наравлении — ширина свободной части резко уменьшается и становится вдвое меньше базальной части. Одновременно и на вентральной стороне свободное от кожных зубов основание увеличивается так, что обе стороны становятся одинаковыми. Это связано с двумя обстоятельствами: 1) бранхиальные пластинки только своими концами выдавались за пределы туловища, а в основном покрывали его вентральную поверхность, 2) их вентральная сторона была покрыта тессерами, обычно отпадавшими при захоронении, но изредка сохраняющимися (табл. LXXVI, фиг. 2; табл. LXXVII, фиг. 1а; табл. LXXVIII, фиг. 1). У поздних видов, например, у *Ps. falcatus*, длина свободной части еще сокращается, а латеральный конец загибается назад (рис. 198). Пропорции бранхиальных пластинок у *Psam-*

*mosteus* испытывают большие изменения с возрастом: с одной стороны, нарастает базальная часть, увеличиваясь в длину и ширину, с другой — стираются латеральный край и конец свободной части, иногда до основания (рис. 197). Изгиб в вентральную сторону у бранхиальных пластинок *Psammosteus* хорошо выражен и, возможно, эти пластинки служили для опоры на дно, на что указывает их стирание. Если бы не промежуточные стадии, в этих пластинках *Psammosteus* нельзя было бы узнать бранхиальные пластинки *Drepanaspis* — настолько они изменились в ходе эволюции. Недаром они так по-разному назывались — плавательными лопатками (Eichwald, 1860), плавниками (Trautschold, 1880), придатками селахий (Traquair, 1890), ихтиодорулитами (Woodward, 1891a, b), плавниковыми шипами и боковыми щитами (Gürich, 1891), шипами, сидящими вдоль нижнего края туловища или позади головы (Woodward, 1895), постеро-латеральными пластинками (Traquair, 1890, 1900a, 1902, 1903, 1905), плавниковыми шипами и боковыми частями спинных щитов (Rohon, 1901), шипами (Woodward, 1911), плавниками (Преображенский, 1911), корнуальными пластинками (Kiaer, 1915; Heintz, 1932). Впервые постеро-латеральные пластинки *Drepanaspis* гомологизовал с бранхиальными пластинками *Pteraspis* Стеншё (Stensiö, 1927), а Гросс (Gross, 1930, 1933a, 1937) гомологизовал с ними «серповидные пластинки» *Psammolepis* и *Psammosteus*.

Медиальная маргинальная пластинка известна, кроме *Drepanaspis*, еще у *Pycnosteus tuberculatus* (табл. XXVIII, фиг. 3; рис. 87), у которого она была узкая.

Вентральные пластинки *Schizosteus* похожи на таковые у *Drepanaspis* (рис. 8б), однако вырезка заднего края стала шире и глубже, достигая центра окостенения (рис. 28, 38, 39). Пластинка сильно выпуклая.

У *Tartuosteus* глубокая, но узкая задняя вырезка, вентральная пластинка его (рис. 48, 49, 63—66) более удлинена, чем у *Drepanaspis* или *Schizosteus*, а передний край прямой или слабо выпуклый. У *Tartuosteus* очень выражено сильное стирание всей центральной части очень выпуклой вентральной пластинки, и здесь развита, путем заполнения дентином полостей губчатой ткани, массивная спонгиоза. Задняя вырезка часто заполнена несколькими тессерообразными пластинками, которые могут срастаться с вентральной пластинкой, так что вырезка практически исчезает.

Крайнего развития задняя вырезка достигает у *Pycnosteus*, где она и широка, занимая почти все дно вентральной пластинки, и длинна, достигая двух третей длины последней (рис. 81а, 83, 88). Массивная спонгиоза развита вдоль краев вырезки. Впереди конца вырезки пластинка очень круто и высоко поднимается (рис. 96).

Форма вентральной пластинки *Ganosteus*, насколько ее можно восстановить по найденным фрагментам, примерно такая же, как у *Pycnosteus* (рис. 103, 115).

На вентральной пластинке *Psammolepis proia* (рис. 121) передняя часть занята полем с более или менее концентрическим расположением кожных зубов. Задний край этого поля несет вырезку, соответствующую вырезке вентральной пластинки *Schizosteus*. Остальная, бóльшая часть пластинки покрыта чешуеобразными тессерами. Только непокрытое тессерами поле можно гомологизовать с вентральной пластинкой *Schizosteus*, тогда как две трети длины пластинки *Psammolepis proia* представляют собой новообразование.

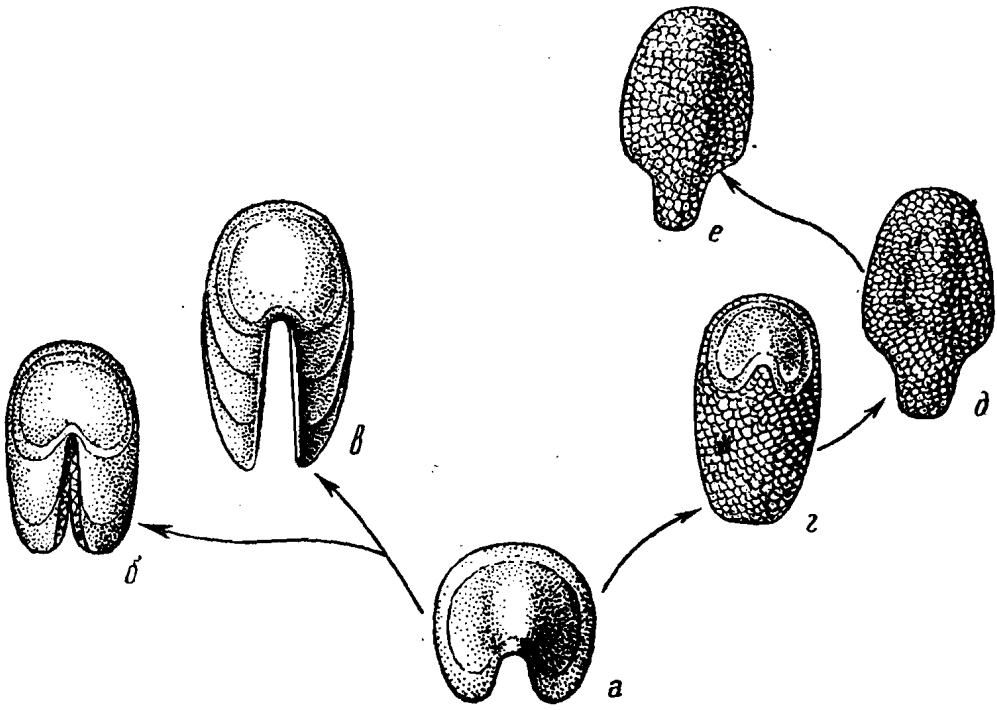



Рис. 16. Изменения вентральной пластинки псаммостеид в течение эволюции (Tarlo, 1962).

*а — Schizosteus, б — Tartuosteus, в — Pycnosteus, г — Psammolepis paradoxa, д — Psl. undulata, е — Psammosteus praecursor.*

У более позднего вида — *Psammolepis undulata*, по данным Тарло, вся вентральная пластинка занята тессерами и покрытое кожными зубами поле исчезло. Таким образом, развитие поверхностно лежащей вентральной пластинки полностью вытеснено из онтогенеза, и вся она растет в более глубоком слое кожи, а в поверхностном развиваются тессеры, прирастающие к ней. Задний конец пластинки у *Psl. undulata* сужен (рис. 16*д*). Сходной формы пластинка (табл. LXVIII, фиг. 1) найдена в аматских слоях на р. Оредеж. На ней на осталось кожных зубов, поэтому ее видовая и даже родовая принадлежность (*Psammolepis* или *Psammosteus*) не может быть пока установлена. Поэтому основанная на ней реконструкция *Psammosteus praecursor* (см. рис. 18) недостоверна. Кроме того, вентральная пластинка на этой реконструкции ошибочно изображена задним концом вперед. Найденная вместе с ней другая пластинка (табл. LXVIII, фиг. 2) имеет такую же выпуклую переднюю часть, но кзади суживается много меньше. Она может принадлежать тому же виду, что и первая, так как форма пластинок у псаммостеид очень изменчива (Tarlo, 1961, стр. 196), но может относиться даже и к другому из двух возможных родов. Однако единственная достоверно известная вентральная пластинка *Psammosteus* (Tarlo, 1961, стр. 196 и рис. 5b) — небольшая, узкая и плоская; она занимает только незначительную часть вентральной поверхности панциря (рис. 181). Поэтому можно думать, что описанные выше две пластинки принадлежат *Psammolepis*.

Оральные пластинки у псаммостеид неизвестны, но без сомнения имелись и рано или поздно будут найдены среди мелких пластинок разных видов.

Чешуи у *Schizosteus splendens* (табл. XI, фиг. 2—7; рис. 29) похожи на чешуи *Drepanaspis*. Они крупные, ромбической или почти квадратной формы. Передние края покрывались передними чешуями по неширокой полосе, лишенной кожных зубов. Кожные зубы ромбической или вытянутой формы, образуют ряды параллельно задним краям, вдоль последних ряд вытянутых кожных зубов образует подобие бахромы.

У других видов *Schizosteus*, в соответствии с формой их кожных зубов, и на чешуях кожные зубы могут приобретать или более округлую форму, располагаясь менее правильными рядами (табл. VI, фиг. 6, 7), или вытягиваться параллельно переднему краю (табл. XVIII, фиг. 2). Бахрома задних краев при этом отсутствует (табл. XVIII, фиг. 1).

Форма чешуй не претерпевает каких-либо изменений у других родов псаммостеид, только у *Psammolepis*, и особенно у *Psammosteus*, чешуи мельче (табл. XLIV, фиг. 3—5; рис. 145; табл. LXXX, фиг. 3а), а кожные зубы сохраняют характер, свойственный данному виду, благодаря чему их и можно определить (не всегда). Так, у *Tartuosteus* они мелкие, ромбические (табл. XXIV, фиг. 1—3), у *Psammolepis* округлые (табл. XLIV, фиг. 3), у *Pycnosteus* имеют характерные для этого рода величину и форму (табл. XXX, фиг. 4).

Коньковые чешуи имеют у псаммостеид такую же вытянутую выпукло-вогнутую форму, как у *Drepanaspis* (табл. XLV, фиг. 1—3). Передний край также лишен кожных зубов, но на заднем конце кожные зубы далеко заходят на внутреннюю поверхность (табл. XLIV, фиг. 2а; табл. XLV, фиг. 2*б*). Кожные зубы, как правило, имеют вытянутую вдоль чешуи форму (табл. LXVIII, фиг. 3—4), вследствие чего коньковые чешуи у всех видов похожи друг на друга и лишь редко могут быть определены. Передние коньковые чешуи, как и у *Drepanaspis*, короче (табл. XLV, фиг. 1; рис. 91), дальше назад они удлиняются (табл. XLV, фиг. 2; рис. 93, 161), а к концу хвоста становятся короче и мельче. Вентральные чешуи обычно стерты на конце (табл. XXIII, фиг. 2).

Кожные зубы имеют большое значение для систематики, так как только по сходству кожных зубов можно установить принадлежность отдельных пластинок к одному виду. Подробно они описываются в систематической части, здесь же можно сделать только несколько общих замечаний.

У более древних родов и видов кожные зубы имеют сравнительно простую форму — куполовидную, с более или менее крутыми склонами, с острой или тупой вершинкой и короткими зубчиками, часто продолжающимися на коронку в виде тонких ребрышек или морщинок и взбегающими иногда до самой вершинки (*Schizosteus*, табл. XIX, фиг. 2; *Psammolepis*, табл. XLI, фиг. 1; *Tartuosteus*, табл. XX, фиг. 3). У *Pycnosteus* и *Ganosteus* кожные зубы крупные и сложные, с длинными, дихотомирующими зубчиками (табл. XXVIII, фиг. 2), у *Ganosteus*, кроме того, дифференцированные по величине — очень крупные окружены мелкими (табл. XXXII, фиг. 2). У представителей разных родов кожные зубы на бранхиальных пластинках вытягиваются или срастаются в гребешки (*Schizosteus striatus*, табл. XII, фиг. 2, 3; *Psammosteus bergi*, табл. LXIII, фиг. 1; *Ps. maeandrinus*, табл. LXXI, фиг. 1; *Ps. falcatus*, табл. XC, фиг. 1). В роде *Psammosteus* кожные зубы достигают большого разнообразия, от сравнительно простых у *Ps. praecursor* (табл. LXIX, фиг. 2) до очень сложно-лапчатых у *Ps. falcatus* (табл LXXXIX, фиг. 4) или *Ps. tenuis* (табл. XCI, фиг. 1).

При всем разнообразии кожных зубов в их форме и расположении замечаются некоторые закономерности. Исходной формой можно считать округлую (табл. V, фиг. 1—2; табл. XXVII, фиг. 2; табл. XXXIII, фиг. 2; табл. XLIII, фиг. 1; табл. XLIII, фиг. 3; табл. LI, фиг. 2). Однако в чистом виде округлая форма встречается сравнительно редко, обычно же, при тесном расположении кожных зубов, они приобретают многоугольную (табл. XLVIII, фиг. 3; табл. LVIII, фиг. 3; табл. LIX, фиг. 1; табл. VIII, фиг. 1*а*) или почти квадратную (табл. V, фиг. 6) форму, часто с одной—двумя вогнутыми сторонами (табл. XXVIII, фиг. 2; табл. IX, фиг. 1*б*; табл. LXI, фиг. 1). Из такой формы часто получается тип, который можно назвать веерообразным, с двумя вогнутыми сторонами и одной выпуклой (табл. XI, фиг. 1; табл. XIII, фиг. 2; табл. XXII, фиг. 3; табл. LXIX, фиг. 2*б*), часто встречающийся на тессерах (табл. LXVI, фиг. 1*б*, 2*б*; табл. LXXXV, фиг. 2). Острый угол, лежащий против выпуклой стороны, при этом направлен к центру окостенения пластинки или тессеры. При вытягивании таких кожных зубов в тангенциальном направлении получается алебардообразная и бобовидная форма, особенно часто встречающаяся на тессерах (табл. IX, фиг. 2; табл. XVIII, фиг. 1; табл. XXII, фиг. 3; табл. XXXVIII, фиг. 1*а*; табл. LXVI; табл. LXXXVI, фиг. 2*б*; табл. LXX, фиг. 1; табл. LXXIV, фиг. 2*б*; табл. LXXVIII, фиг. 3; табл. LXXXV, фиг. 2). При вытягивании веерообразного типа радиально получается ромбический тип, особенно характерный для чешуй (табл. LXXXV, фиг. 1; табл. V, фиг. 6; табл. XV, фиг. 3; табл. XVI, фиг. 3; табл. XL, фиг. 3; табл. XLV; табл. XLVI, фиг. 2; табл. LXXXV, фиг. 1; табл. XCII, фиг. 1*б*). При дальнейшем удлинении получаются короткие гребешки, обычные на коньковых чешуях (табл. VI, фиг. 8; табл. XVII, фиг. 2; табл. XXVII, фиг. 1—3; табл. XXX, фиг. 3; табл. LXXXVI, фиг. 1; табл. LXXXI, фиг. 1*а*).

На бранхиальных пластинках *Psammosteus* зубчики кожных зубов развиваются несимметрично, они длиннее с проксимальной стороны, а кожные зубы часто сливаются в гребешки; в результате получаются самые разнообразные неправильные формы (табл. LXVII, фиг. 3—5; табл. LXIX, фиг. 1, 2*б*; табл. LXXI; табл. LXXII, фиг. 3; табл. LXXV, фиг. 1*б*; табл. LXXXI; табл. LXXXII; табл. LXXXIII; табл. LXXXIV, фиг. 3; табл. LXXXVII; табл. LXXXIX, фиг. 4, 5; табл. XC; табл. XCI; табл. XCIII; табл. XCIV). При этом образуются ряды, более или менее поперечные (обычно выпуклые дистально) по отношению к длинной оси бранхиальной пластинки, но, вероятно, продольные по отношению к телу рыбы. Тому же принципу обтекаемости подчинен продольный профиль кожных зубов вообще — обычно у них одна сторона положе, другая круче, так что вершинка коронки приближена к одному концу, при этом всегда заднему по отношению к телу рыбы. Особенно заметно это у *Psammosteus* с его сильной асимметрией кожных зубов (например, табл. LXXXII, фиг. 1*а*; табл. XCIII, фиг. 1) и на коньковых чешуях (табл. LXVIII, фиг. 4; табл. LXXXIV, фиг. 2).

### 3. Реконструкции псаммостеид и характеристика родов

1. Род *Schizosteus*. Реконструкция *Sch. splendens*, сделанная Э. Марк-Курик (рис. 30), показывает, что этот вид сильно отличается от *Drepanaspis* шириной передней части тела, достигнутой в основном за счет увеличения поперечных размеров бранхиальной пластинки, имеющей уже вполне псаммостеидную форму. Характерна для *Schizo-*

*steus* форма вентральной пластинки, закругленной спереди и глубоко вырезанной сзади. Дорзальная пластинка лишена заметных вырезок спереди и сзади, в отличие от *Drepanaspis*. Молодая особь (рис. 31) имела также широкое тело, хотя бранхиальные пластинки ее были узкие.

Другие виды *Schizosteus*, особенно *Sch. striatus* (рис. 45) и его молодые особи (рис. 46), имели менее вытянутые в ширину бранхиальные пластинки и были больше похожи на *Drepanaspis*, хотя и несли уже все признаки, отличающие псаммостеид от дрепанаспид.

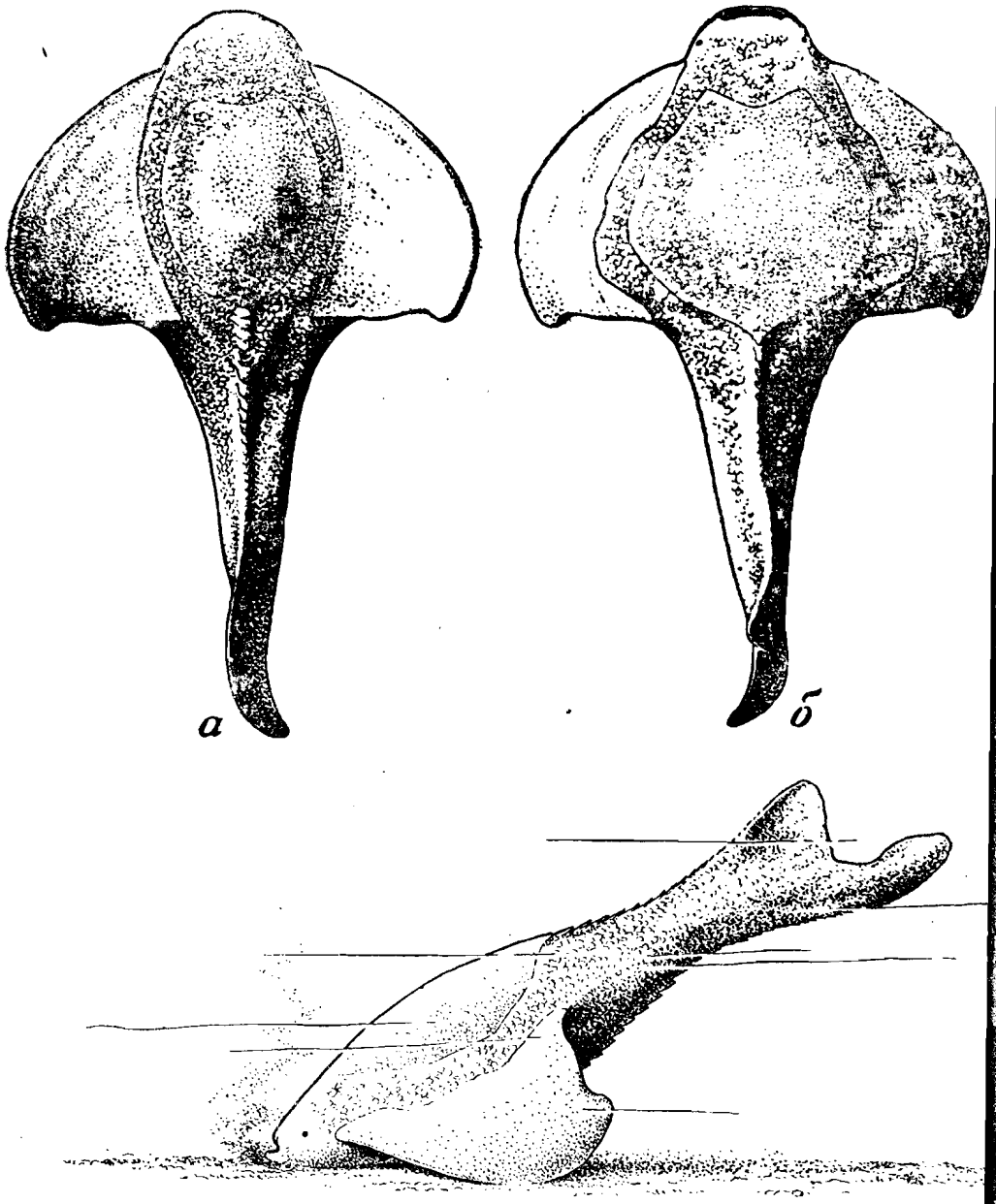



Рис. 17. Реконструкция *Psammolepis paradoxa* (Обручев, 1944а).
*а* — вентральная, *б* — дорзальная сторона, *в* — сбоку.

2. Род *Psammolepis*. Реконструкция *Psl. paradoxa* (рис. 17), опубликованная Д. В. Обручевым (1944а) по имевшемуся тогда скудному материалу, довольно верно передает общие пропорции этого животного, но неверно изображает отношения крупных пластинок — бранхиальные пластинки слишком велики сравнительно со средними и заходят слишком далеко вперед, не оставляя совершенно места для посторбитальных. Форма дорзальной пластинки, как показал А. Гейнц (Heintz, 1957), передана не совсем верно (ср. рис. 138), а вентральная была известна только в своей средней части, и ее реконструкция гипотетична; реконструкция вентральной стороны дана Э. Марк-Курик (рис. 146).

Реконструкция дорзальной стороны *Psl. venyukovi* (рис. 164) сделана Э. Марк-Курик по более полному материалу (она несколько уточнена по сравнению с реконструкцией 1958 г.). На ней, соответственно с шириной ростральной пластинки, рот оказался более широким, совсем как у *Drepanaspis*. Крупные размеры имеет посторбитальная пластинка, сравнительно с *Drepanaspis* заходящая дальше назад, до середины длины бранхиальной. Почти вся поверхность дорзальной пластинки занята тессерами, а форма ее приближается к таковой у *Drepanaspis*, за исключением отсутствующей здесь задней вырезки. Молодая особь (рис. 165) напоминает молодую особь *Sch. striatus*. Сделаны схематические реконструкции *Psl. proia* (рис. 127) и *Psl. undulata* (рис. 175). Кожные зубы *Psammolepis* округлые, выпуклые, с короткими зубчиками.

3. Род *Tartuosteus* (рис. 55, 74) по ширине тела превосходит *Schizosteus* и *Psammolepis*, его бранхиальные пластинки сильно вытягиваются в стороны. Вентральная пластинка сильно выпуклая, с длинной узкой вырезкой сзади, без тессер. Дорзальная — плоская, круглая, также без тессер. Поперечный разрез панциря *T. giganteus* (рис. 55*б*) похож на поперечный разрез *Pycnosteus* (рис. 81*б*). Род характеризуется мелкими уплощенными и недифференцированными кожными зубами. Виды *T. giganteus* и *T. maximus* — самые крупные представители псаммостеид. Молодые особи (рис. 75) имели широкое тело, хотя бранхиальные пластинки были узкие.

4. Род *Pycnosteus* по форме вентральной пластинки похож на *Tartuosteus*, но у него она еще глубже и задняя вырезка длиннее и шире (рис. 81*а*, 83, 95*б*); бранхиальные пластинки у *P. pauli* и *P. tuberculatus* еще шире (рис. 83, 95). Реконструкции поперечного разреза *Pycnosteus* показывают это эксцессивное развитие (рис. 81*б*, 95*в*). Характерна для более поздних видов *P. pauli* и *P. tuberculatus* также вогнутость латерального края бранхиальной пластинки. Тессер на вентральной пластинке нет. Молодая особь (рис. 97) имела узкие бранхиальные пластинки.

*Pycnosteus* отличается от других псаммостеид, кроме *Ganosteus*, крупными кожными зубами, сравнительно простыми, с короткими зубчиками у *P. palaeformis* (табл. XXV, фиг. 1), с удлиненными, но мало разветвленными зубчиками у *P. pauli* (табл. XXVII, фиг. 1) и сложными, с дихотомирующими зубчиками-лучами у *P. tuberculatus* (табл. XXVIII, фиг. 2).

5. Род *Ganosteus* близок к *Pycnosteus* по форме кожных зубов, которые у него достигают исключительно крупных размеров и сложности дихотомирующих зубчиков-лучей. Такие крупные кожные зубы обычно окружены кольцом мелких, более простых (табл. XXXII, фиг. 2; табл. XXXIII, фиг. 2).

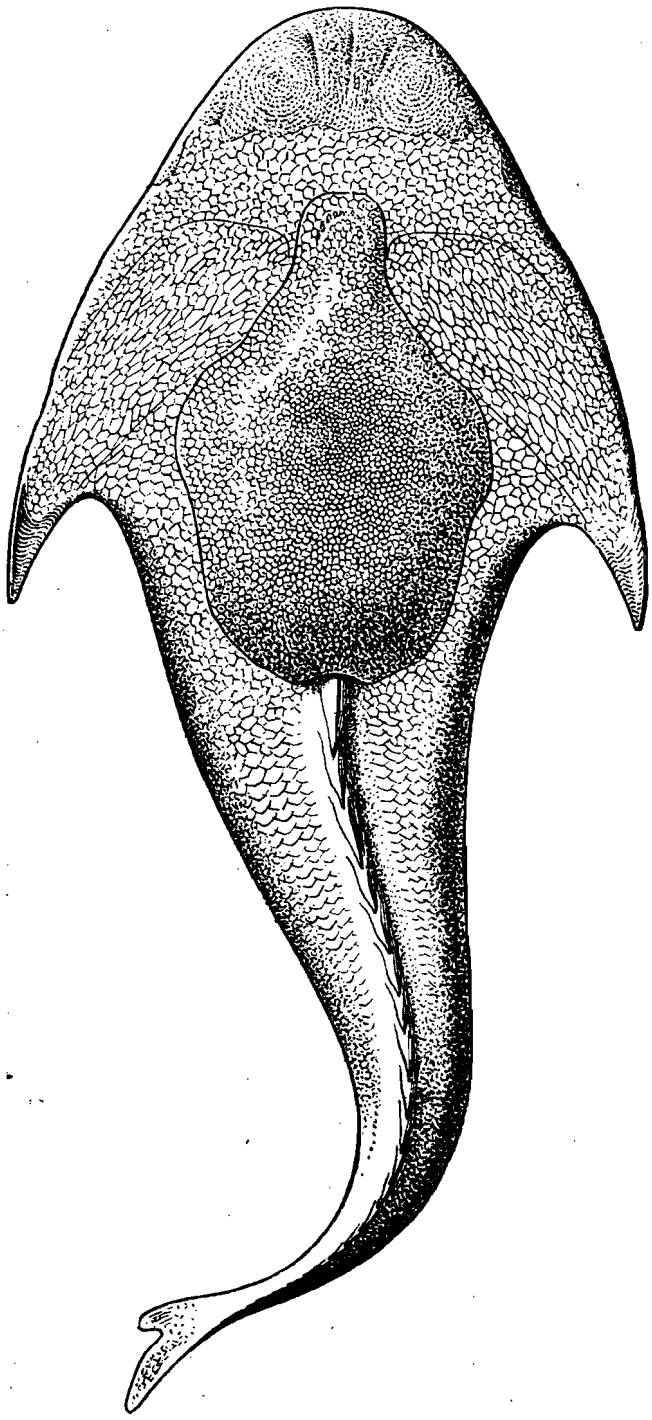


Рис. 18. Реконструкция вентральной стороны *Psammosteus praecursor* (Обручев, 1947).

Форма бранхиальных пластинок у раннего вида *G. artus* близка к таковой у одновременного вида *Pycnosteus palaeformis* (рис. 98), а у более позднего *G. stellatus* она вытянута в длину, с загнутым назад задне-латеральным углом (рис. 107—111), то есть развивается в сторону, противоположную направлению развития других псаммостеид. Тессер на вентральной пластинке нет. Тело *Ganosteus* было, видимо, круглое (рис. 119). Молодые особи (рис. 100, 120) имели более узкие бранхиальные пластинки.

6. Род *Psammosteus* отличается самым большим укорочением бранхиальных пластинок, превращающихся в вытянутые поперечно костыли, которые, однако, только сравнительно небольшой дистальной частью выдавались наружу (кроме *Ps. maeandrinus*), а на значительном протяжении были покрыты мягкими частями тела дорзально и тессерами вентрально. Эти свободные дистальные концы подвергались сильному прижизненному стиранию, иногда почти нацело. У *Ps. bergi* бранхиальные пластинки загнуты в дорзальную сторону, в отличие от всех других псаммостеид. Кожные зубы, как правило, слиты в гребешки, но иногда в проксимальной части они не сливаются.

Дорзальная пластинка имеет более удлиненную форму, чем у других псаммостеид, и все элементы наружного скелета тоньше. Реконструкция вентральной стороны (рис. 18) неверна в двух существенных признаках: вентральная пластинка обращена передним выпуклым концом назад, а бранхиальная заходит слишком далеко вперед. Более вероятно и более согласуется с реконструкцией *Ps. megalopteryx* (рис. 181) соотношение пластинок, показанное на рис. 180. Однако нет уверенности, что вентральная пластинка принадлежит тому же виду (*Ps. praecursor*), что и бранхиальные.

Реконструкции дорзальной стороны, выполненные Л. Б. Тарло (рис. 15*б*) и Э. Марк-Курик (рис. 190), показывают, что форма тела у *Psammosteus* менее широкая, чем у предыдущих родов, боковые края образуют главным образом посторбитальные пластинки, а бранхиальные лишь немного выдаются на задне-боковых углах панциря.

### 4. Явления роста и стирания в панцире псаммостеид

На пластинках наружного скелета псаммостеид можно наблюдать некоторые особенности строения, позволяющие судить о закономерностях их постэмбрионального развития.

1. Как у всех позвоночных, положение центра роста (окостенения) у псаммостеид можно установить по расположению скульптурных элементов на наружной поверхности пластинок (кожных зубов, бугорков, гребешков, ямок) и по направлению каналов кровеносных сосудов, проникающих с внутренней поверхности пластинок в слой губчатой ткани. В результате периферического роста любых пластинок их скульптурные элементы располагаются концентрически вокруг центра роста, образуя в то же время часто и радиальные ряды. Те и другие, однако, не всегда бывают четко выражены (например, у *Drepanaspis*). Каналы кровеносных сосудов расходятся радиально от центра роста (ср. Bystrow, 1935).

У позвоночных, имеющих каналы боковой линии, последние обычно проходят через центр роста. Реже они включаются в покровные кости на поздних стадиях развития и тогда располагаются на периферии костей. В центре роста располагаются и разветвления каналов боковой линии. Эти каналы позволяют делать заключения о характере роста у циатаспид и птераспид (ср. Обручев, 1945), однако у псаммостеид они наблюдаются редко.

Центр роста и форма последовательных стадий роста пластинок восстанавливаются также по концентрическим линиям нарастания и радиальным бороздам, наблюдаемым часто на наружной поверхности пластинок псаммостеид.

2. Центр роста дорзальной пластинки у птераспид расположен на границе задней трети длины ее (см., например, Fahlbusch, 1957, прил. 3, стр. 24), перед вырезкой для дорзального шипа. Он хорошо обозначен как линиями нарастания, так и сходящимися здесь дорзальными и поперечными каналами боковой линии. У *Drepanaspis gemuendenensis* центр роста, судя по расположению радиальных борозд (Gross, 1933*c*, табл. 4, фиг. 1; 1963, рис. 10А), находится ближе к геометрическому центру пластинки. У *Schizosteus asatkini* и *Sch. splendens* он совпадает с последним (рис. 47, 27), так же как у *Tartuosteus maximus* (рис. 60), *Pycnosteus tuberculatus* (рис. 84) и *Ganosteus stellatus* (рис. 105); у *Psammolepis paradoxa* (рис. 138) и *Psl. venyukovi* (рис. 159) он перемещается на границу передней трети или четверти

длины дорзальной пластинки, а у *Psammosteus megalopteryx* (табл. LXXX, фиг. 2) снова оказывается в геометрическом центре последней. Таким образом, намечающаяся в линии *Pteraspis — Drepanaspis — Schizosteus — Psammolepis* тенденция к перемещению центра роста вперед нарушена у последнего представителя эволюционного ряда псаммостеид.

Центр роста вентральной пластинки у *Pteraspis* находится также в задней трети длины (White, 1935, рис. 35—39), у *Drepanaspis* — в геометрическом центре пластинки (рис. 8*б*), у *Schizosteus* и *Tartuosteus* (рис. 38, 48) — перед концом вырезки, у *Pycnosteus* (рис. 88) в связи с удлинением вырезки — на границе передней трети длины, у *Psammolepis* — в передней четверти, у *Psammosteus* — по-видимому, в геометрическом центре.

Таким образом, если у птераспид дорзальная и вентральная пластинки в течение периода роста увеличивались в ростральном направлении, у дрепанаспид и псаммостеид они росли или в каудальном направлении, или равномерно в ростральном и каудальном.

Расположение центра роста остальных пластинок — постоянное у всех рассматриваемых Heterostraci. Так, на ростральной пластинке он лежит у переднего конца у птераспид (см. Fahlbusch, 1957, прил. 3), у дрепанаспид (Gross, 1963, стр. 136) и псаммостеид (рис. 26, 158) — у переднего края. На орбитальных пластинках — медиально или позади орбит (Gross, 1963, стр. 138), на посторбитальных — посередине латерального изгиба (рис. 8*а*, 36, 157). На бранхиальных — у заднего латерального угла, становящегося дистальным концом у вытянутых в ширину бранхиальных пластинок. На чешуях и коньковых чешуях — у заднего конца (табл. XV, фиг. 4; табл. XVIII, фиг. 1; табл. XXXIII, фиг. 6; табл. LXXX, фиг. 3*а*; табл. LXXXV, фиг. 1).

3. Линии нарастания лучше выражены обычно на периферии пластинок (табл. III; табл. IV; табл. XIX, фиг. 1; табл. XIX, фиг. 2; табл. XV, фиг. 1; табл. XVI, фиг. 2). Они представлены большей частью неглубокими концентрическими бороздками, не отражающимися заметно на расположении кожных зубов (табл. XIX, фиг. 2; табл. XV, фиг. 1; табл. LXXIX, фиг. 1). Иногда они принимают форму резких бороздок, разделяющих два соседних концентрических ряда кожных зубов (табл. XIX, фиг. 2 вверху; табл. VI, фиг. 2; табл. XVI, фиг. 2; табл. XLII, фиг. 2). В более редких случаях линии нарастания отражаются на величине и форме кожных зубов. Наиболее резко такой случай представлен на бранхиальной пластинке *Psammolepis undulata* (табл. LVIII, фиг. 1), где имеются настоящие периодические полосы нарастания. Последние выражаются в том, что к концу периода роста размеры кожных зубов постепенно уменьшаются, после чего, по-видимому, нарастание рядов кожных зубов на медиальном крае свободной части бранхиальной пластинки совсем прекращалось. При возобновлении роста размеры кожных зубов сразу увеличивались, в результате чего возникала резкая граница между двумя полосами нарастания. Таких полос на фрагменте (табл. LVIII, фиг. 1) можно насчитать около девяти, разной ширины и неодинаково резко выраженных. На дорзальной поверхности того же образца (табл. LVII, фиг. 1) таких полос не заметно.

В проксимальной части бранхиальной пластинки *Psammosteus maeandrinus* (табл. LXXI, фиг. 1*а*, *в*) такие полосы нарастания выражаются преимущественно сменой продольно к оси пластинки направленных гребешков поперечными в начале новой полосы, после чего эти гребешки, загибаясь, снова переходят в продольные.

На бранхиальной пластинке *Ps. falcatus* (табл. LXXXVII, фиг. 1) уменьшение размеров кожных зубов к концу периода роста сопровождается упрощением их формы.

4. Наряду с периодическим уменьшением величины кожных зубов, отражающим замедление темпа роста, у псаммостеид можно наблюдать и общее уменьшение размеров кожных зубов на протяжении всего постэмбрионального периода роста (табл. XV, фиг. 2; табл. XII, фиг. 3; табл. XXIX, фиг. 1; табл. XXXVI, фиг. 1*б*). Особенно резко это явление выражено на бранхиальных пластинках *Psammosteus* (табл. LXVII, фиг. 1; табл. LXIX, фиг. 2*б*, *в*; табл. LXXI, фиг. 1*б*, *в*; табл. LXXII, фиг. 3; табл. LXXIII, фиг. 1*б*, 2*б*; табл. LXXIX, фиг. 1; табл. LXXXVII, фиг. 2).

Поэтому на медиальных пластинках псаммостеид самые крупные кожные зубы располагаются в середине, а на бранхиальных пластинках — по латеральному и заднему краям и на задне-латеральном углу (на дистальном конце у *Psammosteus*). Эта особенность размещения кожных зубов на бранхиальных пластинках *Psammolepis* была отмечена Гроссом (Gross, 1930, 1933a). Причина этого явления кроется, очевидно, в свойственном всем организмам замедлении темпов роста с возрастом (Шмальгаузен, 1935, стр. 17).

5. Радиальные борозды, часто позволяющие найти центр роста, от которого они расходятся, представляют собой неглубокие желобообразные углубления, в которых обычно кожные зубы сохраняются лучше, чем на выпуклых пространствах между ними, где кожные зубы часто более или менее стерты (табл. III; табл. XV, фиг. 2; табл. XIX, фиг. 1, 2; табл. LVIII, фиг. 1; табл. LXXVII, фиг. 1). На дорзальной и вентральной пластинках эти борозды более или менее прямолинейно расходятся во все стороны от центра. На бранхиальных пластинках они расходятся из заднего латерального угла и, изгибаясь, пересекаются с линиями нарастания под острыми углами различной величины. В. Гросс (Gross, 1930, стр. 6) описывал на бранхиальных пластинках *Psammolepis paradoxa* «две системы борозд». Из этих систем одна является системой линий нарастания, в то время как происхождение второй, радиальной, неизвестно.

6. По линиям нарастания можно восстанавливать очертания пластинок более ранних стадий роста особей. При этом выясняются определенные закономерности этого роста. Так, дорзальная пластинка *Schizosteus splendens* (рис. 27) сохраняла примерно одну и ту же форму на протяжении всего периода роста и росла равномерно во все стороны. У *Psammolepis venyukovi* (табл. LII, фиг. 2; рис. 160*а*), наоборот, на ранних стадиях роста дорзальная пластинка имела другую, расширяющуюся вперед форму без передней вырезки и росла главным образом в каудальном направлении.

Вентральная пластинка у *Schizosteus striatus* (рис. 40*а*) и у *Pycnosteus* (Марк, 1956, рис. 1*б*) на ранних стадиях роста была относительно гораздо более широкой и короткой, с очень неглубокой задней вырезкой, и росла преимущественно назад, как бы обтекая заднюю вырезку с двух сторон.

Линии нарастания крупных экземпляров, а также имеющиеся экземпляры более молодых особей *Schizosteus striatus* и *S. splendens* показывают, что на ранних стадиях роста бранхиальные пластинки были относительно у́же и длиннее (рис. 31, 46), приближаясь по форме к бранхиальным пластинкам *Drepanaspis*. Здесь, таким образом, можно говорить о рекапитуляции в онтогенезе потомков дефинитивных признаков предков. Такие же изменения пропорций с возрастом наблю-

даются и у более поздних родов псаммостеид, у *Tartuosteus* и *Psammolepis* (рис. 75, 165). Наоборот, у *Psammosteus* бранхиальные пластинки молодых особей короче, чем у взрослых (табл. LXXIV, фиг. 2; табл. LXXX, фиг. 1) и только с дальнейшим ростом их основание удлиняется (табл. LXXIX, фиг. 1; табл. LXXXVIII, фиг. 1).

7. Предполагалось, что кожные кости псаммостеид отличались от костей наружного скелета большинства позвоночных двумя отрицательными особенностями: они увеличивались в толщину только путем наложения новых слоев на внутренней поверхности, но не на наружной, и раз образовавшиеся кожные зубы, по-видимому, уже не сменялись более крупными, не замуровывались в кость, резорбируясь и покрываясь новыми генерациями кожных зубов, и не происходило резорбции и перестройки губчатой ткани (Gross, 1930, стр. 12; 1935, стр. 16; Обручев, 1941, стр. 14; Быстров, 1955, стр. 508).

У псаммостеид залегание кожных зубов в два или больше слоев наблюдается в случаях залечивания прижизненных повреждений или прижизненного стирания наружной поверхности пластинок. Это явление описал Гросс под названием «Dentinwucherung» (Gross, 1930, стр. 11; табл. I, фиг. 7; 1935, табл. III, фиг. 1, 3; Быстров, 1955, рис. 32, 33; Heintz, 1957, табл. 19, рис. 3). При этом на месте царапин или потертостей появляются кожные зубы неправильной формы, обычно упрощенной по сравнению с нормальными для данного вида кожными зубами, часто более крупные и сидящие не на слое аспидина, а на неправильной массе дентина, замуровывающего поврежденные нормальные кожные зубы. Такое налегание новых кожных зубов видно на бранхиальной пластинке *Tartuosteus* (?) *ornatus* (табл. XCII, фиг. 1*б*) или *Psammosteus falcatus* (табл. LXXXVII, фиг. 1*б*), где в левом верхнем углу фотографии видны более выпуклые и простые кожные зубы, частью покрывающие нормальные. Очень хорошо такое разрастание дентина видно на краю бранхиальной пластинки *Ganosteus stellatus* (табл. XXXII, фиг. 1), где оно представляет беспорядочную массу неправильных мелких кожных зубов, наползающую на нормальные кожные зубы со стертыми верхушками.

Очевидно, подобное же явление описал у *Tesseraspis tesselata* Уиллс (Wills, 1935, стр. 437, табл. V, фиг. 2), считавший кожные зубы, погруженные в аспидин, замещающими, перенося тем самым на кожные зубы Heterostraci представление о смене ротовых зубов у акул и других позвоночных. Надо, однако, помнить, что замещающие зубы позвоночных образуются в мягких тканях, хотя бы и в глубине челюстных альвеол, в то время как «замещающие» кожные зубы *Tesseraspis* наглухо замурованы в аспидине.

Такое же залечивание стертых мест можно наблюдать и на тессерах *Psammolepis paradoxa*, где они были прекрасно описаны Гроссом (Gross, 1935, стр. 14; табл. III; фиг. 3): «Разрастания дентина пронизаны каналами кровеносных сосудов, от которых расходятся длинные волнистые дентинные канальцы. Часто кровеносные сосуды расширяются в небольшие сети наподобие ретикулярной спонгиозы и образуют тогда дентиновые бугорки, которые могут принимать любые мыслимые положения».

Вероятно, к этой же категории относятся случаи, когда на месте отсутствующих (отпавших?) тессер возникают зачаточные тессеры, состоящие из центрального кожного зуба и одного—двух колец кожных зубов вокруг него и сидящие непосредственно на губчатой ткани пластинки, а не на аспидиновой подушке тессеры (табл. LXXVI, фиг. 2; табл. LXXVIII, фиг. 3; табл. LXXXIV, фиг. 3). При этом, однако, форма

кожных зубов остается нормальной, только центральный может быть крупнее обычного.

Т. Орвиг (Ørvig, 1961, стр. 529—532) описал у *Psephaspis williamsi* «blisters» (волдыри) кожных зубов второй генерации, расположенные местами на кожных зубах первой генерации, покрывающих концентрическими рядами поверхность пластинки. Он считает, что эти образования возникают в порядке нормальной смены кожных зубов, подобно «blisters» остеолепид. Однако кожные зубы на этих «blisters» расположены, как на тессерах, концентрически и, следовательно, растут, как тессеры (Ørvig, 1961, рис. 9). Отсюда следует, что если бы «blisters» заняли всю поверхность пластинки для смены кожных зубов первой генерации, то на месте пластинки типа *Schizosteus* оказалась бы пластинка типа *Psammosteus*, и нижнедевонский *Psephaspis* в течение онтогенеза прошел бы всю эволюцию псаммостеид. Т. Орвиг не делал шлифов пластинок *Psephaspis*, поэтому неизвестно, находятся ли эти «blisters» на потертых местах, как описанные А. Гейнцем у *Psl. paradoxa* (Heintz, 1957, табл. 19), или на неповрежденных.

Несомненно нормальную смену кожных зубов описала Л. И. Новицкая у *Pycnosteus tuberculatus* и *Ganosteus stellatus*, у которых одна—две генерации мелких нестертых кожных зубов покрываются генерацией крупных, сидящих непосредственно на первых или отделенных от них балками аспидина, но не вторичным дентином (см. ниже, стр. 263). У других видов такой нормальной смены кожных зубов пока не удалось обнаружить.

Явления резорбции в верхних слоях пластинок псаммостеид обнаружили Л. Тарло (Tarlo, 1963) и Л. И. Новицкая (см. стр. 267). Таким образом, аспидин обладает признаками, сближающими его с настоящей костью, но совершенно своеобразна свойственная ему способность пломбирования губчатой кости дентином, встречающаяся в случаях, так сказать, физиологического, а не патологического их повреждения. Еще И. А. Преображенский (1911, стр. 1, 27) писал о «полоске эмали» на краю задней вырезки брюшной пластинки *Pycnosteus palaeformis* и *P. imperfectus*. Гросс (Gross, 1930, стр. 10—11; 1935, стр. 13) подробно описал и изобразил (1930, табл. 1, фиг. 10, 11; 1935, табл. 3, фиг. 2) это образование под названием массивной губчатой ткани (Massivspongiosa), как ни странно звучит такое сочетание слов. Во всех местах, где панцирь псаммостеид постоянно соприкасается с субстратом (середина брюшной пластинки, наружный край или дистальный конец бранхиальной пластинки), там не только исчезает эпидермис, который должен был покрывать наружную поверхность пластинок, но и начинают стираться сперва кожные зубы, а потом и губчатая ткань пластинок. Как далеко может зайти это стирание, мы видим на примере бранхиальных пластинок *Psammosteus megalopteryx*, где иногда дистальная часть пластинки стирается почти до основания (рис. 197). Это стирание, вскрывая полости губчатой ткани, вело бы к неприятным последствиям, если бы не компенсировалось образованием «массивной губчатой ткани», т. е. пломбировкой дентином полостей губчатой ткани. В описании Гросса (1935, стр. 13) это образование имеет следующий вид:

Дентинные канальцы очень длинны. Их направление всегда применяется к форме полостей губчатой ткани. В виде плотного пучка входят они через узкие отверстия полостей в последние, расширяются в них, достигая стенок, где они расходятся и при этом большей частью крючком загибаются назад. Это расположение доказывает, что уплотнение губчатой ткани наступило только после окончания ее образования. Уплотнение начиналось на наружном крае и подвигалось в медиальном

направлении, так что на шлифах, проведенных поперек наружного края бранхиальной пластинки, всегда встречается пограничная зона между пустотелой нормальной губчатой тканью и массивной. Здесь находятся полости, заполненные дентином только до половины или еще меньше. Незаполненное пространство приобретает тогда форму полости пульпы.

Таким образом получается совершенно плотная и очень твердая ткань, приспособленная к своей функции — выдерживать сильное трение, защищая организм от повреждений. То обстоятельство, что даже такая прочная ткань все же стиралась, показывает, что испытывавшееся ею трение было очень велико, а это, в свою очередь, проливает свет на способ передвижения псаммостеид.

Такое же образование массивной губчатой ткани описано в щитах *Aspidosteus* (Обручев, 1941, стр. 12), где, однако, имеются некоторые особенности. Именно щиты *Aspidosteus* не несут кожных зубов и не имеют, таким образом, свойственного всем прочим гетеростракам верхнего, дентинного, слоя кости. Вместо этого верхняя часть губчатой ткани имеет каналы с суженным дополнительным отложением костных пластинок просветом; верхний слой полостей каналов заполнен пучками дентинных канальцев. При этом явление уплотнения губчатой ткани наблюдается не только на стирающейся середине щита, но и по всей его поверхности. Таким образом, у *Aspidosteus* образование массивной губчатой ткани окончательно приобрело характер нормального субститута кожных зубов, не связанного со стиранием верхнего слоя кости.

## III. БИОЛОГИЯ ПСАММОСТЕИД

Из строения псаммостеид и места и характера захоронения их остатков можно сделать некоторые, хотя и довольно скудные выводы относительно их образа жизни и среды обитания.

*Drepanaspis gemuendenensis*, единственный вид, находимый в виде полных скелетов, обладал дорзо-вентрально уплощенным туловищем. Брюшная сторона была, возможно, более плоской, чем спинная, так как последняя и на сплющенных экземплярах сохраняет некоторую выпуклость (табл. III) и больше деформируется. Однако передняя часть брюшной стороны была, несомненно, достаточно выпуклой (рис. 8*в*, 10*в*) для того, чтобы животное, лишенное парных плавников, могло подниматься со дна, на котором и близ которого проходила вся его жизнь, судя по уплощенной форме туловища, сдвинутым на спинную сторону орбитам, ротовой щели и жаберным отверстиям. Бранхиальные пластинки, помимо того что образовывали бока панциря и прикрывали выводные жаберные протоки, служили также как боковые несущие плоскости.

Хвост у *Drepanaspis* короткий, но с высоким корнем и плавником, так что он мог сообщать достаточный импульс движению медлительного животного. Животные, снабженные панцирем, защищаясь от врагов, обычно полагаются на него, а не на быстроту передвижения.

*D. gemuendenensis* сохраняется в виде полных, хотя и сплющенных скелетов в гунсрюкских битуминозных пиритизованных сланцах. Наряду со взрослыми особями встречаются и молодые (Gross, 1963, стр. 149). Эти животные захоронялись, несомненно, на месте обитания и жили, следовательно, в спокойной воде лагуны.

Широкая ротовая щель, окаймленная пластинками, утолщенными на переднем крае и несущими сравнительно крупные кожные зубы, служила, вероятно, для захвата малоподвижных и лишенных толстой раковины или скорлупы обитателей илистого дна.

Л. Долло (Dollo, 1910, стр. 394—400) посвятил несколько страниц экологическому анализу *Drepanaspis*. Он доказывал, что *Drepanaspis*, подобно современному электрическому скату *Benthobatis*, был приспособлен к «бентической депрессиформной афотической жизни» и жил, всегда зарывшись в ил. Основанием для такого представления служили три черты его строения: плоское туловище, «рипидицеркный гетероцеркный усеченный хвост» и атрофия глаз. При этом *Drepanaspis* не был все же абиссальным, так как он нес панцирь, редуцирующийся у пелагических и абиссальных рыб; *Benthobatis* также, вероятно, не абиссальная форма.

Последние два из перечисленных признаков были основаны на ошибочной ориентировке спинной и брюшной сторон *Drepanaspis*, принятой

Траквером. Теперь мы знаем, что у *Drepanaspis* есть орбиты такой же величины, как у всех других Heterostraci, и нет оснований считать его более слепым, чем последних. Хвост у *Drepanaspis* практически равнолопастный. Зарывание его в ил не исключено, и отсутствие следов прижизненного стирания поверхности панциря, наблюдаемого у псаммостеид, может быть объяснено тонкозернистостью полужидкого ила на дне гунсрюкской лагуны. Однако недавно стали известны действительно слепые и, видимо, действительно зарывавшиеся представители гетеростраков — *Eglonaspis* и *Pelurgaspis* из курейской фауны, так что для *Drepanaspis* зарывание уже не является неизбежным выводом из анализа его строения.

Псаммостеиды среднего и верхнего девона должны были сильно отличаться от *Drepanaspis* по своему образу жизни. Хотя их остатки и встречаются в отложениях лагунного типа, например в наровских и снетогорских слоях, но даже и там они связаны с более песчанистыми породами. В основном же они приурочены к отложениям дельтового типа, обычно к базальным частям косослоистых пачек песчаников, где они никогда не встречаются в виде цельных панцирей. Даже находки двух-трех связанных друг с другом пластинок или чешуй крайне редки. Обычный характер сохранности — отдельные пластинки или их фрагменты, часто окатанные. Остатки псаммостеид являются, следовательно, аллохтонными, принесенными в область отложения реками в виде отдельных элементов скелета или в виде распадающихся трупов. Средой обитания псаммостеид были реки, обладавшие достаточно быстрым течением, так как в их дельтах отлагались пески, а не тонкозернистые илы, как в дельтах современных равнинных рек.

В связи с переходом к обитанию в реках псаммостеиды приобрели некоторые особенности строения, отличающие их от дрепанаспид. Самое заметное изменение — увеличение поперечных размеров бранхиальных пластинок как в части, лежащей на вентральной стороне туловища, так и особенно в их свободной части, разрастающейся в стороны и загибающейся вниз. У *Pycnosteus* и *Tartuosteus* поперечное сечение туловища на две трети составлено бранхиальными пластинками (рис. 55*б* и 81*б*). Наряду с этим происходит увеличение выпуклости вентральной поверхности туловища, в особенности в его передней части, где эта поверхность круто поднимается к ротовой области. При горизонтальном положении туловища и хвоста это вело к значительному поднятию рта и глаз над поверхностью дна (рис. 96). Может быть, таким путем рот и глаза были защищены от песка, перекатывавшегося быстрым течением по дну. Аналогичное устройство у некоторых гетеростраков курейской фауны, обитавших на илистом морском дне, предохраняло глаза, рот и жаберные отверстия от погружения в ил. Широкие загнутые вниз боковые крылья, образованные бранхиальными пластинками, поддерживали тело при движении в воде и не давали ему опрокинуться при стоянии на дне. У всех псаммостеид имеются ясные следы прижизненного стирания латерального края и дистального конца бранхиальных пластинок, особенно сильного с вентральной стороны (стр. 59), показывающие, что эти рыбы пользовались бранхиальными пластинками для опоры на дно. При этом они, однако, не могли принимать такое положение, как показано на рис. 17*в*, так как передняя выпуклая часть вентральной стороны не несет следов стирания, а бранхиальная пластинка никогда не заходила так далеко вперед, как изображено на рис. 17 (см. более точные реконструкции рис. 146, 164).

Дистальные концы бранхиальных пластинок могли служить опорой при поворотах в соответствующую сторону, наподобие того, как

А. Гейнц (Heintz, 1929, рис. 37) представлял себе передвижение арктолепид.

Особенно сильно стирались концы бранхиальных пластинок у *Psammosteus*, у которого эти пластинки уже почти утратили функцию несущих плоскостей и свободно торчали в стороны только своими концами, стиравшимися иногда полностью (см. стр. 59). Вероятно, они служили уже исключительно для опоры при поворотах рыбы. Может быть с этим связано то любопытное обстоятельство, что латеральный край бранхиальных пластинок у *Psammosteus* стирался преимущественно со спинной стороны.

Ротовые пластинки псаммостеид еще не обнаружены в имеющемся материале, не выяснено также и положение ротового отверстия. Однако форма ростральной пластинки, такой же широкой, как у *Drepanaspis*, показывает, что у них, так же как у этого последнего, не имелось ростра и рот, по всей вероятности верхний, был расположен перед ростральной пластинкой. Способ питания был, вероятно, такой же, как у *Drepanaspis*.

Панцирь псаммостеид, видимо, хорошо защищал их от врагов, каковыми могли быть только две группы живших одновременно с ними рыб — кистеперые и артродиры. Первые включали особенно крупных и зубастых хищников — *Glyptolepis*, *Holoptychius*, *Laccognathus*, *Panderichthys*, *Eusthenopteron*, *Eusthenodon*, *Platycephalichthys*. Остеолепиды не представляли опасности по своим небольшим размерам. Гигантские артродиры, *Homostius* и *Heterostius*, по-видимому, были неповоротливыми и мирными рыбами без мощных хватательных челюстей. Coccosteidae по своему вооружению не шли в счет по сравнению с кистеперыми, а Dinichthyidae, крупные и обладавшие довольно острыми клювовидными челюстями, жили в верхнедевонских морях и редко могли встречаться с псаммостеидами.

Следы нападения кистеперых можно обнаружить довольно часто на панцире псаммостеид в виде следов зубов прежде всего на дорзальных пластинках, а также укусов и царапин на бранхиальных пластинках и коньковых чешуях разных средне- и верхнедевонских форм. Особенно много следов укусов найдено на наружных и передних углах бранхиальных пластинок. У *Psammolepis abavica* и *Psl. paradoxa* (табл. XXXVIII, фиг. 2; табл. XLIV, фиг. 1) откушенные наружные углы имеют вогнутую форму и покрыты вторичными кожными зубами. У пластинки *Psl. venyukovi* (табл. LII, фиг. 1*а*) след укуса зигзагообразный, наружный угол, видимо, оторван. На вентральной стороне этой же пластинки, возле переднего угла (табл. LII, фиг. 1*б*), также след укуса, покрытый вторичными кожными зубами. Ими покрыт и след укуса на вентральной стороне бранхиальной пластинки *Psammosteus livonicus* (табл. XCIV, фиг. 2). Пример следа зуба кистеперой рыбы на дорзальной пластинке *Psl. venyukovi* приведен на табл. LII, фиг. 3. Повреждение имеет вид удлиненного углубления на внешней стороне пластинки позади центра роста. На внутренней стороне видны осколки и отверстие, закрытое губчатой тканью. Царапины обнаружены на бранхиальных пластинках (у *Psammolepis abavica*, *Tartuosteus* (?) *ornatus*; табл. XXXVIII, фиг. 2; табл. XXXIX, фиг. 1; табл. XCII, фиг. 1*б*) и на коньковых чешуях (у *Pycnosteus tuberculatus*, табл. XXX, фиг. 2; у *P. pauli*, табл. XXVII, фиг. 3). У последнего вида вторичные кожные зубы округлые, как и нормальные кожные зубы других частей скелета.

## IV. ЭВОЛЮЦИЯ ПСАММОСТЕИД

Общее направление эволюции отряда псаммостеид не вызывает сомнений и связано с переходом от жизни в спокойных водах лагун к жизни в реках с довольно быстрым течением. Особенно ярко изменение строения сказалось на бранхиальных пластинках. В. Гросс (Gross, 1930) первый гомологизовал «серповидные пластинки» (Sichelplatten) *Psammolepis* с бранхиальными пластинками *Drepanaspis* и наметил их эволюцию в сторону сокращения длины основания и разрастания в ширину. Эти изменения в форме связаны с двукратной сменой функции пластинок. Бранхиальные пластинки, покрывавшие у птераспид выводные протоки жаберных мешков и образовывавшие бока панциря, у дрепанаспид развивают латеральные кили, заменяющие в качестве несущих плоскостей корнуальные пластинки птераспид, которые лежат у дрепанаспид медиально от жаберных отверстий, не выдаваясь в стороны.

Уже у поздних видов *Drepanaspis* дорзальное крыло branchiale редуцируется, так что функция несущих плоскостей выступает на первый план, а жаберные протоки со спинной стороны прикрываются тессерами. У псаммостеид рост бранхиальных пластинок в ширину сопровождается сокращением их длины, так что у *Psammolepis venyukovi* они образуют только заднюю половину латерального края панциря, где их место начинает занимать посторбитальная пластинка. У *Psammosteus megalopteryx*, по Л. Б. Тарло, бранхиальные пластинки образуют только задне-латеральные углы панциря. Одновременно с разрастанием в стороны бранхиальные пластинки загибаются вниз и входят в контакт с субстратом, служа опорой при стоянии и передвижении против течения и не давая последнему перевернуть тяжелопанцирное животное. Таким образом, к функциям несущих плоскостей прибавляется функция опоры. Эти две функции бранхиальные пластинки несут у всех псаммолепид и пикностеид, тогда как у рода *Psammosteus*, у которого сокращение длины бранхиальных пластинок достигает максимума, последние уже почти полностью превращаются в опорные костыли, и лишь их неорнаментированная проксимальная, иногда расширенная часть, включенная в вентральный панцирь, способствует расширению вентральной поверхности тела.

Другое изменение в строении псаммостеид можно назвать прогрессивной тессеризацией. У птераспид голова и туловище покрыты панцирем, состоящим из сравнительно немногочисленных плотно прилегающих друг к другу пластинок, увеличивающихся путем нарастания концентрических зон роста вокруг центра окостенения. При этом дорзальная и вентральная пластинки покрывали дорзо-латеральный и вентро-латеральный каналы боковой линии только по окончании роста

особи. Это видно из того факта, что эти каналы параллельны друг другу и длинной оси панциря, а не сближаются к центрам окостенения дорзальной и вентральной пластинок, как сближаются дорзальный канал и поперечные комиссуры. Следовательно, у птераспид зоны между пластинками оставались непокрытыми панцирем до окончания роста и были уязвимы для врагов.

У дрепанаспид этот дефект был устранен тем, что дорзальная и вентральная пластинки вообще перестали покрывать латеральные каналы, и между ними и пластинками, образующими края панциря, появились зоны тессер, расширявшиеся по мере роста особи за счет увеличения размеров тессер путем концентрического (цикломорного) роста и за счет образования новых тессер между возникшими раньше (Обручев, 1945). В. Гросс (Gross, 1963) показал, что молодые экземпляры *Drepanaspis* действительно имеют очень узкие зоны тессер или не имеют их вовсе и очень похожи на птераспид. Это сходство лишний раз показывает неправильность точки зрения

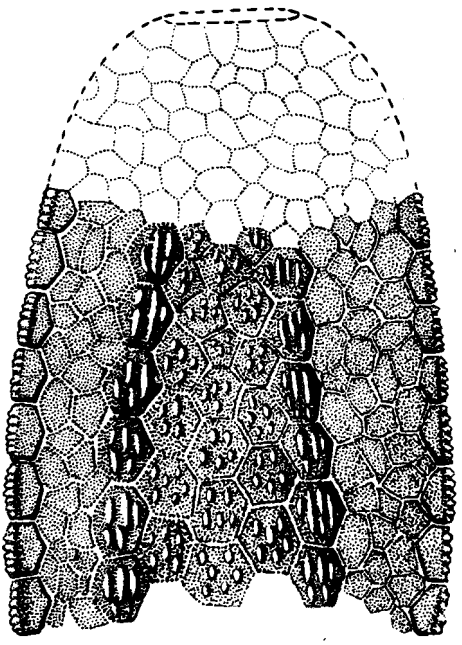


Рис. 19. Реконструкция дорзальной стороны панциря *Tesseraspis tesselata* Wills (Tarlo, 1962).

Л. Б. Тарло (Tarlo, 1962), утверждающего, что «линия псаммостеид» произошла не от птераспид, а непосредственно от форм, весь наружный скелет которых состоял из тессер (*Tesseraspis* и др.). Это примитивное представление об эволюции, как о прямолинейном процессе, не желает считаться с тем, что независимое появление в двух разных линиях развития двух совершенно гомологичных (состав, расположение и способ роста пластинок) планов строения наружного скелета, как у птераспид и дрепанаспид, выходит за пределы всякой мыслимой конвергенции и противоречит самому понятию гомологии. Данный Тарло диагноз сем. Tesseraspididae: «Панцирь состоит из дискретных тессер, дифференцированных на отдельные зоны, предвосхищающие дорзальную и вентральную средние и бранхиальные пластинки и поля тессер более поздних форм», допускает возможность преадаптации и ортогенеза и не отвечает наблюдаемым фактам. Всё, что известно о строении *Tesseraspis* (рис. 19), сводится к вероятному наличию у него нескольких продольных зон тессер разной толщины и с разным орнаментом: два краевых и два средних ряда толстых тессер с грубым орнаментом, разделенных тремя полосами более тонких тессер с более тонким орнаментом (Wills, 1935, стр. 436). О «предвосхищении» здесь лучше не заикаться.

Против возможности происхождения псаммостеид от дрепанаспид были выдвинуты возражения на том основании, что в эмсе Польши (Далешице) одновременно с *Drepanaspis* уже существовали настоящие

псаммостеиды, из чего следует, что псаммостеиды должны были развиваться в двух независимых линиях — морской, представленной *Drepanaspis*, и пресноводной в лице далешицких и балтийских псаммостеид, по крайней мере с дозигенских времен (Tarlo, 1957).

Однако из того факта, что *Drepanaspis* и далешицкие псаммостеиды существовали одновременно, с неизбежностью следует только вывод, что предками псаммостеид были еще не известные более древние дрепанаспиды раннезигенского или позднежединского времени. Вопреки утверждениям Л. Б. Тарло (Tarlo, 1957, стр. 228), единственное существенное различие между дрепанаспидами и псаммостеидами заключается в увеличении поперечных размеров бранхиальных пластинок. В этом отношении общий предок дрепанаспид и псаммостеид должен был быть много ближе к первым, чем ко вторым. Это видно хотя бы из того, что у молодых особей видов *Schizosteus* бранхиальные пластинки гораздо у́же, чем у старых. Вместе с тем этот предок должен был обитать в морской среде, так как все ранние Heterostraci связаны с морем, и только в раннем девоне две их группы — птераспиды и псаммостеиды перешли в пресные воды. Как уже сказано, с этим переходом, видимо, и связаны изменения функции и формы бранхиальных пластинок.

Таким образом, намечая общее направление эволюции псаммостеид, мы вправе искать исходные формы их строения через дрепанаспид среди птераспид.

«Прогрессивная тессеризация» у более поздних псаммостеид в сравнении с *Drepanaspis* и *Schizosteus* проявлялась в постепенном захвате тессерами поверхности больших пластинок. Это происходит не путем прирастания тессер к краям пластинок, а путем подрастания пластинок (точнее, губчатого и базального слоев последних) под тессеры и, следовательно, путем постепенного выпадения образования концентрических зон кожных зубов вне тессер. В конечном счете вся поверхность средних пластинок оказывается (у *Psammosteus*) покрытой тессерами, и только дистальная часть бранхиальных пластинок непосредственно несет кожные зубы (остальные пластинки у *Psammosteus* неизвестны). Интересны дальнейшие преобразования тессер у *Ps. falcatus*, где крупный кожный зуб и окружающие его кольца мелких сидят непосредственно на губчатом слое средней пластинки (табл. LXXXVIII, фиг. 2), так что собственный губчатый слой тессеры не развивается (аналогичное явление имеет место у *Ganosteus*, табл. XXXII, фиг. 2), а отдельные тессеры превращаются в цоколь крупного кожного зуба, покрытый кольцами мелких (табл. LXXXIX, фиг. 1—3).

Третий элемент панциря псаммостеид, в изменениях которого сказывается их эволюция, — вентральная пластинка. Эти изменения наглядно изобразил Л. Б. Тарло (рис. 16). Вентральная пластинка, имеющая не очень глубокую вырезку сзади у *Schizosteus* (и *Drepanaspis*), увеличивается в длину у *Tartuosteus* и *Pycnosteus* за счет нарастания ее задней части и удлинения вырезки, которая у *Tartuosteus* может быть заполнена мелкими сросшимися пластинками (т. е. тессерами). Это — одна линия развития, представителей которой Тарло выделил в сем. Pycnosteidae. В другой линии происходили описанный выше процесс захвата сперва задней части, а затем всей вентральной пластинки (*Psammolepis* и *Psammosteus*, разделенные, по Тарло, на два семейства).

Наконец, последняя черта организации псаммостеид, изменения которой в общей эволюции группы ясны, — это усложнение формы кожных зубов, у которых простые зубчики превращаются в разветвленные отростки. С этим часто связано и увеличение размеров самих кожных зубов. Этот процесс происходит независимо в разных линиях.

Если же говорить о конкретных филогенетических отношениях родов и видов изучаемой группы, то здесь еще далеко не все выяснено, так как для многих видов и даже родов не все существенные элементы наружного скелета известны, хотя вся сумма знаний о псаммостеидах неизмеримо выросла за последние годы. Можно отметить, что от неизвестных дрепанаспидовидных предков происходит *Schizosteus*, а от ранних представителей последнего рода, с одной стороны, *Tartuosteus* и *Pycnosteus* — *Ganosteus*, с другой — *Psammolepis* и *Psammosteus*. Однако «перекрест специализации» приводит к тому, что каждый из этих родов представляет собой особую линию. Так, у *Tartuosteus* сильно удлиняются вентральная пластинка и ее задняя вырезка и растет в ширину бранхиальная пластинка, но кожные зубы остаются мелкими и простыми. У *Pycnosteus* при аналогичных изменениях вентральной и бранхиальной пластинок кожные зубы сильно усложняются и увеличиваются в размерах, причем последовательность этих изменений совпадает с последовательностью в геологическом времени ряда *P. palaeformis* — *P. pauli* — *P. tuberculatus*. У *Ganosteus* еще сильнее усложняются и дифференцируются кожные зубы, но бранхиальная пластинка сохраняет удлиненную форму. У *Psammolepis* сравнительно длинная бранхиальная пластинка и простые кожные зубы сочетаются с тессеризацией средних пластинок, а у *Psammosteus* бранхиальные пластинки особенно сильно укорачиваются, тессеризация полная, а кожные зубы сильно усложнены и часто превращены в гребешки. Раннее появление *Psammosteus* (*Ps. bergi* в буртниекское время) показывает, что этот род должен был произойти от ранних представителей *Psammolepis*, а не через *Psl. undulata*, как на рис. 16.

## V. ВЕРТИКАЛЬНОЕ И ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОСТАТКОВ ПСАММОСТЕИД И УСЛОВИЯ ИХ ЗАХОРОНЕНИЯ

Сравнительно с тем, что было известно в 1943 году, когда был впервые написан очерк распространения остатков псаммостеид, известная область их распространения сильно расширилась. Помимо Главного девонского поля и Тимана, остатки псаммостеид были найдены в кернах многих буровых скважин на Русской платформе и в нескольких местонахождениях Приуралья, Донбасса и Северной Земли. Необходимо отметить, что остатки из кернов по своей незначительной величине обычно неопределимы даже до рода. Наконец, сомнительные остатки дрепанаспид найдены в курейской свите Сибирской платформы ($D_1^2$) и псаммостеид — там же в разведочнинской свите ($D_2^1$). Ниже дается очерк распространения остатков псаммостеид по горизонтам снизу вверх (см. также табл. 2).

1. Пярнуский горизонт. Остатки псаммостеид найдены только в обнажениях на р. Пярну в нижней части горизонта (в торийских песчаниках) мощностью 2—10 м, представленной желтовато-бурыми слюдистыми косослоистыми песчаниками, содержащими споры и макроскопические остатки растений (псилофитов *Asteroxylon* и *Aneurophyton*) (Марк, 1958) и отложенными, несомненно, текучей водой в русле реки (принимая во внимание очень ограниченное горизонтальное распространение подлинных торийских песчаников с ихтиофауной). «Остатки псаммостеид, найденные в линзах относительно грубого песчаника, представляют собой довольно сильно окатанные хрупкие обломки черного цвета. Совершенно целыми сохранились только мелкие, но относительно толстые многоугольные пластинки (тессеры) и чешуи. Остатки рыб подвергались, видимо, довольно длительному транспорту» (Марк, там же). Остатки псаммостеид принадлежат очень небольшому числу форм: *Schizosteus heterolepis* и *S. toriensis*. Эти формы не встречены в других горизонтах, так что отождествление пярнуских слоев с нижнелужскими (арукюльскими), предложенное С. Н. Наумовой и С. В. Тихомировым (1953), составом ихтиофауны не подтверждается. К тому же и литологически пярнуские слои абсолютно ничего общего с арукюльскими не имеют (Верте и Марк, 1957).

2. Наровский горизонт. Наровский горизонт, выходящий на поверхность полосой вдоль северной границы развития девонских осадков, от Балтийского моря до ст. Кириши ж. д. Ленинград—Рыбинск, сложен доломитовыми мергелями с прослоями доломитов, известковистых глин и песчаников. К верхней части горизонта увеличивается содержание глинистого и песчанистого материала и интенсивность окраски, сероватой и зеленоватой внизу, пестрой с преобладанием фиолетовой и красной вверху. Большое содержание CaO и MgO, присутствие

NaCl и псевдоморфоз по каменной соли, гипсов и ангидритов (в особенности в Московской синеклизе) и трещины усыхания указывают на лагунный характер и усыхание наровского бассейна. Мощность наровских слоев, достигающая на севере 25—35 м, уменьшается в восточном направлении, где они выклиниваются, и увеличивается до 100—190 м на юге и юго-западе (Александрова и Петрова, 1957). За исключением рыб, наровский горизонт беден органическими остатками — трохилиски *Sycidium volborthi* Karp., брахиоподы *Lingula bicarinata* Kut. (в верхней части), остракоды *Leperditia geographica* Hecker, *Semilukiella indicens* Zasp. и *Mica trapezoides* Zasp., филлоподы *Asmussia membranacea* (Pacht) и *Pseudestheria pogrebovi* (Lutkevich). «Остатки рыб очень редки в мергелях и попадаются главным образом в косослоистых песчаниках с гальками и кусками глины, вклинивающихся, большей частью уже в верхней части горизонта, между мергелистыми слоями. Они всегда представляют отдельные чешуйки и щитки, обычно обломанные и часто окатанные» (Обручев, 1933а).

Однако в нескольких местонахождениях остатки рыб и, в частности, псаммостеид имеют сравнительно хорошую сохранность. Так, в классическом местонахождении в песчаниках на р. Славянке у дер. Марьина (близ Павловска), откуда остатки рыб описывали еще Л. Агассис и Э. Эйхвальд, наряду с мелкими обломками встречаются и крупные фрагменты пластинок и целые чешуи *Schizosteus splendens* (коллекция А. Фольборта); у д. Поречье на р. Луге (обн. 184, Обручев, 1933а) добыто много пластинок *Sch. striatus*, хотя все же ни одной цельной. Еще лучшей сохранности остатки собраны в верхней части наровского горизонта на притоке Нарвы ручье Городенке. «Последние встречаются в твердом плитчатом красновато-буром алевролите в виде почти или совершенно целых пластинок и чешуй, которые лишь несколько деформированы. Об особенно благоприятных условиях сохранения говорят как многочисленные находки весьма тонких пластинок молодых особей *Schizosteus*, так и находка образца с хвостом *Sch. striatus*, на котором чешуи лежат примерно в их первоначальном положении. Остатки рыб имеют одинаковую окраску с породой. Исходя из отсутствия окатанности, можно полагать, что захоронение их происходило недалеко от места обитания рыб» (Марк). Из обнажения на Городенке добыт также *Sch. splendens*. Этими двумя видами *Schizosteus* исчерпывается видовой состав псаммостеид наровского горизонта.

Надо помнить, что сохранение остатков псаммостеид даже в виде цельных тонких пластинок не только не исключает, но даже предполагает перенос если не этих пластинок, то целых трупов или их частей, так как всегда это результат мацерации и распада трупа и рассеивания отдельных элементов скелета, возможных только в условиях подвижной воды. Об этом же говорит и приуроченность большинства остатков рыб к косослоистым песчаникам. Но даже и в мергелях, откуда известен только один случай находки части чешуйного покрова *Dipterus* (Обручев, 1933а, стр. 409), остатки рыб не являются автохтонными, так как рассеяние их и здесь нельзя объяснить деятельностью бентофауны, практически отсутствующей. «Таким образом, напрашивается предположение, что остатки рыб, живших главным образом в равнинных и устьевых частях рек, текших с «красного северного континента», приносились сюда и погребались в грубозернистых отложениях дельт и только в небольшой части в тонких осадках собственно лагуны» (Обручев, 1933а).

3. Тартуский (лужский) горизонт. Тартуский горизонт, сложенный в основном слабо сцементированными песчаниками, переслаивающимися с глинами, алевролитами и линзами доломита, пред-

Таблица 2

| Отдел | Ярус | Подъярус | Главное поле: Горизонт | Главное поле: Слои | Главное поле: | Река Ветлуга, ст. Шарья | Донбасс | Тиман | | Южный Урал, р. Уфа | Северная Земля | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Верхний девон | Франский | Верхний | | Надснежские Снежские | *Psammosteus tenuis Ps. falcatus* | | | Каменноручейские слои | *Psammosteus falcatus* | | | |
| | | Средний | | Бурегские Ильменские Порховские Дубниковские | *Psammosteus megalopteryx, Ps. pectinatus* | | | Надбазальтовая свита | *Psammosteus tchernovi Ps.* aff. *megalopteryx* | | | |
| | | Нижний | Швянтойский | Чудовские Псковские | | | *Psammolepis* cf. *undulata* | | | | Вавиловская свита | *Psammosteus bystrowi* |
| | | | | Снетогорские | *Psammosteus maeandrinus, Ps.* sp. 2, ? *Karelosteus weberi* | | | Косминские слои | *Psammosteus* cf. *praecursor Psammolepis* cf. *undulata Tartuosteus* (?) *ornatus* | | | |
| | | | | Аматские | *Psammosteus cuneatus, Ps. asper, Ps. levis, Ps. livonicus, Ps. praecursor, Ps.* sp. 2, *Psammolepis undulata, Psl. venyukovi, Ps.* sp. 1, *Psl.* (?) sp. | | | | | | | |
| | | | | Гауйские | *Psammolepis venyukovi, Psl. paradoxa, Psl. heteraster, Psl. alata, Ganosteus stellatus* | | | | | | | |

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Средний девон | Живетский | | Тартуский | Абавские | *Psammolepis abavica, Ganosteus stellatus* | *Pycnosteus palaeformis* | | | *Ganosteus stellatus* | |
| | | | | Буртниекские | *Psammosteus bergi, Ps.* sp. 1, *Ganosteus stellatus, Pycnosteus tuberculatus, Tartuosteus maximus* | | | | | |
| | | | | Арукюльские | *Psammolepis proia, Ganosteus stellatus, G. artus, Pycnosteus pauli, P. palaeformis, Tartuosteus giganteus, T.* (?) *luhai, Schizosteus asatkini* | | | | | |
| | | | Наровский | | *Schizosteus asatkini* ?, *Sch. striatus, Sch. splendens* | | | | | |
| | | | Пярнуский | | *Schizosteus heterolepis, Sch. toriensis* | | | | | |

ставляет собой отложения палеодельты, обрамлявшей юго-западную окраину материка Фенноскандии. Эта дельта образовывалась в условиях отсутствия наземной растительности на всей территории материка, за исключением узких прибрежных и приречных зон, что имело следствием засушливость климата, усиленную эрозию каледонид и отложение реками, часто менявшими свои русла, мощных красноцветов в широкой полосе вокруг всего «древнего красного континента» (см. Давиташвили, 1943, стр. 51—58).

Тартуский горизонт в настоящее время разделен на две части, которые удобнее рассматривать отдельно. К ним надо присоединить абавские слои неясного положения в пространстве и во времени.

3а. Арукюльские (нижнетартуские, нижнелужские) слои тянутся суживающейся полосой от Балтийского моря на северо-восток до р. Волхова (?). Они представлены «в основном красными и розовато-красными и в меньшей мере желтыми и белыми, мелкозернистыми, слюдистыми, слабо сцементированными, косослоистыми песчаниками и песками, чередующимися с красными глинами и мергелистыми глинами с прослоями голубых, серых и зеленовато-серых алевритов, с тонкими линзами светло-желтых доломитов, залегающих обычно на прослоях лилово-красных глин». В отличие от буртниекских слоев в тяжелой фракции много граната (2—36%) (Верте, 1955). Мощность слоев в Эстонии 70—100 м; за окраинами Главного поля в скважинах она 125—180 м.

Помимо остатков рыб, местами очень обильных, арукюльские слои бедны остатками фауны и флоры: брахиоподы *Lingula bicarinata* Kut., остракоды *Leperditia tartuensis* Öpik, *Drepanella orvikui* Öpik, *Kloedenella rubra* Öpik, *K. tähtverensis* Öpik и др. (Верте, 1955), в мергелях Старицкой скважины тентакулиты, трохилиски *Sycidium* sp. и обрывки обугленных растений (Александрова и Петрова, 1957).

Число видов псаммостеид в арукюльских слоях больше, чем в пярнуских и наровских. При этом ряд форм не может быть отнесен ни к одному из описываемых отсюда видов, но по скудости их остатков не дает возможности описывать их в качестве самостоятельных видов. Это показывает, что в действительности псаммостеиды были еще более обильны в это время. Пока описано восемь видов: *Schizosteus asatkini*, *Tartuosteus giganteus*, *T.* (?) *luhai*, *Pycnosteus palaeformis*, *P. pauli*, *Ganosteus artus*, *G. stellatus* (в верхней части), *Psammolepis proia*.

Один из этих видов — *Pycnosteus palaeformis* — найден и далеко за пределами Главного девонского поля, на глубине 2091—2104 м в скважине у ст. Шарья на р. Ветлуге.

Остатки псаммостеид, как и в нижележащих слоях, никогда не встречаются в виде цельных панцирей. Обычно они фрагментарны, но при раскопках нередко можно найти цельные или почти цельные пластинки, достигающие очень крупных размеров — до полуметра и даже больше в длину. Мелкие фрагменты могут встречаться спорадически во всей толще осадков. В грубозернистых песчаниках они часто окатаны. Однако более крупные и более или менее цельные пластинки приурочены обычно к основаниям серий косослоистых песчаников и часто соседствуют с кварцевой галькой и крупными катышками глин.

Вся обстановка захоронения остатков псаммостеид и других позвоночных арукюльских слоев с несомненностью свидетельствует о том, что ископаемые эти не автохтонные и что они были принесены реками из более высоких по течению плесов. При этом трупы рыб приносились в моменты резкого усиления скорости течения и количества воды после больших дождей, сменявших засушливый сезон, во время которого реки частью пересыхали и их население частью погибало. Трупы этих погиб-

ших рыб, мумифицированные во время засухи и не растащенные благодаря отсутствию наземных позвоночных и редкости наземных беспозвоночных, сносились бурными потоками, стекавшими в дождливый сезон с материка, лишенного наземной растительности (за исключением прибрежной полосы). Об аридности климата свидетельствуют признаки усыхания наровского бассейна (см. выше), а также красный цвет осадков и значительный процент полевых шпатов и слюды, особенно в наровских слоях (Филиппова, 1934). Впрочем, эта аридность в значительной части должна быть следствием пустынности материков, вызванной отсутствием на большей части их поверхности растительного покрова, умеряющего нагревание и повышающего относительную влажность (Давиташвили, 1943).

3б. Буртниекские (верхнетартуские, верхнелужские) слои выходят на поверхность к югу от арукюльских суживающейся полосой от берега Балтийского моря до р. Желчи к востоку от Чудского озера. Дальше к востоку они, по-видимому, представлены фаунистически не охарактеризованными ящерскими слоями.

Отложения буртниекских слоев представлены «в основном, светлыми: белыми, желтовато-серыми, розовато-серыми и в меньшей мере красными, розовато-красными и желтыми, кварцевыми, слюдистыми, слабо сцементированными, косослоистыми песчаниками и песками, переслаивающимися с незначительными по толщине пачками красных, лиловых и голубовато-серых глин и алевритов. Линзы доломита не встречаются» (Верте, 1955). В отличие от арукюльских слоев в тяжелой фракции очень мало граната — 0,5—1,5%. В заметном количестве встречается мелкая кварцевая галька, наблюдается увеличение крупности зерна песчаников. Следы размывов в виде конгломератов с глинистой галькой мощностью 3—30 м обнаружены в разрезах некоторых буровых скважин (Верте, 1955). Мощность слоев в Эстонии 80—105 м.

Никакой фауны, кроме рыб, слои не содержат. Из псаммостеид известны *Tartuosteus maximus*, *Pycnosteus tuberculatus*, *Ganosteus stellatus*, *Psammosteus bergi* и *Psammosteus* sp. 1. Здесь уже исчез род *Schizosteus* и появился род *Psammosteus*.

Один из буртниекских видов — *Ganosteus stellatus* — найден и далеко за пределами Главного поля, на Урале, в верхнем течении р. Уфы, в кварцевых песчаниках, залегающих на известняках живетского яруса и под терригенными осадками зилаирской свиты верхнего девона (Смирнов, 1948).

Увеличение крупности зерна и уменьшение мощности прослоев глин и отсутствие остатков беспозвоночных свидетельствуют, видимо, об отступании моря в буртниекское время. В восточной части Главного поля в это время начался перерыв в осадкообразовании, длившийся с середины буртниекского времени до конца гауйского. Ящерские слои, которые А. Верте (1955) параллелизует с хельмеской толщей нижней половины буртниекских слоев, представляют собой, по сообщению С. В. Тихомирова, кору выветривания на лужских слоях. Фаунистически ящерские слои и нижележащие глины не охарактеризованы, а ниже их имеется арукюльская ихтиофауна.

Условия захоронения остатков рыб в буртниекских слоях не отличаются от описанных выше для арукюльских.

3в. Абавские (переходные) слои установлены с достоверностью только в низовьях р. Абавы. Они представлены светлыми желтоватыми косослоистыми песчаниками, в верхней части чередующимися с глинами и алевритами. Фаунистически к ним близки некоторые обнажения нижнегауйских слоев в окрестности г. Цесиса. Мощность слоев

около 20 м. Из псаммостеид встречены только два вида: *Ganosteus stellatus* и *Psammolepis abavica*. Условия захоронения такие же, как в тартуском горизонте.[1]

4. Швянтойский горизонт отвечает началу верхнедевонской трансгрессии и разделяется на две толщи с близким составом ихтиофауны, но различные по литологии и распространению.

4а. Гауйские слои развиты только в трех прибалтийских республиках. Нижняя половина их сложена в основном песчаниками с прослоями глин и алевролитов; верхняя часть — чередованием пестроцветных глин, алевролитов и песчаников. В северной полосе распространения, в бассейне р. Гауя, на Курземском п-ове, в бассейне р. Абава и на юго-востоке Эстонии низы слоев сложены мелко- до крупнозернистыми белыми кварцевыми косослоистыми песками и песчаниками. В песчаниках часто встречается кварцевая, кварцитовая и другая галька. Характер налегания на буртниекские слои и присутствие гальки указывают на перерыв в осадконакоплении в начале франского века. В более южных частях развития гауйских слоев эти литологические признаки проявляются менее резко, песчаники нижней части разреза здесь мелкозернистые и не содержат гальки (Лиепиньш, 1963). Мощность слоев 55—90 м.

В гауйских слоях из беспозвоночных найдены только неопределенные остатки филлопод. Изредка встречаются остатки *Nematophyton* (= *Prototaxites*), найдены споры.

Среди псаммостеид уже отсутствуют роды *Schizosteus*, *Pycnosteus* и *Tartuosteus*. Изредка встречается еще *Ganosteus stellatus*. Почти все остатки принадлежат четырем видам *Psammolepis*: *Psl. paradoxa*, *Psl. venyukovi*, *Psl. heteraster*, *Psl. alata*, не найденным в нижележащих отложениях.

Условия захоронения остатков рыб такие же, как в последних.

Осадки гауйских слоев откладывались так же, как осадки тартуского горизонта, в палеодельте, имевшей, однако, более ограниченное распространение — только в пониженной части окраины Фенноскандии, в Балтийском прогибе. Восточнее, в Ленинградской и Псковской областях, в это время продолжался размыв нижележащих отложений, в частности ящерских слоев — коры выветривания лужских песчаников.

Состав и структура осадков, а также округленность и поверхность зерен кварца указывают на то, что обломочный материал долго находился в транспортирующей среде и был многократно переотложен. Слоистость отложений, гранулометрический состав и поверхность зерен кварца указывают на то, что последнее отложение обломочного материала происходило в водной среде. Перенос обломочного материала от места залегания материнской породы до места последнего осаждения происходил главным образом в водной среде. На периоды перерыва в транспортировке обломочного материала указывают регенерированные полевые шпаты. Как показало изучение косой слоистости, нижняя часть гауйских слоев сложена осадками периодических потоков. Наравне с физическим разрушением имело место и химическое разложение при теплом и влажном климате (Лауенкрапч, 1963).

В то время как характер наровских и арукюльских слоев позволяет говорить об относительной аридности климата, в течение буртниекского и гауйского времени происходила явная интенсификация перемыва обломочного материала, выражающаяся в общем побледнении

[1] По последним данным, абавские слои залегают в основании гауйских, а их смешанная ихтиофауна — результат переотложения (сообщение Л. А. Лярской).

окраски песчаников от красной до желтой и белой, в уменьшении содержания полевых шпатов и слюд (Филиппова, 1934). Это можно связать с увлажнением климата. Однако пустынность континента давала себя знать перерывами в водной транспортировке материала, заменявшейся эоловой его обработкой, и перерывами в осадконакоплении. С этими изменениями связаны значительные перемены в составе ихтиофауны.

4б. Аматские слои залегают всюду в основании «известнякового яруса» вдоль всей его границы от Балтийского моря до р. Сяси, перекрывая в Прибалтике гауйские слои, в Псковской и Ленинградской обл. размытую поверхность ящерских слоев, а в восточной части Ленинградской обл. (Волхов?, Сясь) ложась на известняки ордовика.

Аматские слои сложены чередованием песчаников и глин общей мощностью 15—35 м. В восточной части Главного поля, на р. Сяси, они начинаются конгломератом с галькой ордовикских пород, кварцевой галькой и окатанной ордовикской фауной, мощностью 28 см. В других обнажениях конгломерат замещен глинистым прослоем с галькой ордовикских пород (Геккер, Филиппова, Бархатова, 1932). На Луге и Оредеже красные мелкозернистые, косослоистые старицкие пески залегают на неровной поверхности ящерских, в карманах которой сосредоточены галька кварца, кварцита, песчаника и глины и окатанные остатки рыб и *Nematophyton* (= *Prototaxites*). В юго-восточной части Эстонии аматские слои начинаются галечником с галькой кварцитов и глин, а в Латвии — песчаником.

На Луге и Оредеже старицкие слои представлены красными косослоистыми, мелкозернистыми кварцевыми песками и песчаниками, местами сильно слюдистыми, в Латвии — белыми, желтоватыми и розовыми, с прослоями и линзами пестроцветных глин.

Верхняя часть аматских слоев (подснетогорские слои) обычно сложена белыми или зеленоватыми тонкозернистыми, иногда известковистыми песками, с тонкими прослоями и галькой зеленых и фиолетовых известковистых глин.

Иногда можно наблюдать резкую разницу между старицкими и подснетогорскими слоями не только в цвете, но и в слюдистости (отсутствующей в подснетогорских) и в характере косой слоистости, потоковой в первых, прибрежно-морской во вторых. Так, на 52-м километре шоссе к востоку от с. Ям-Тесово на р. Оредеже в стенке оврага косослоистые серии старицких слоев — длинные, разделенные горизонтальными границами, тогда как в подснетогорских слоях они короткие, разделенные вогнутыми границами.

Эта разница в признаках отражает разное происхождение. В то время как старицкие слои, подобно арукюльским, отложены потоками палеодельты, подснетогорские являются отложением наступающего моря, перемывающего дельтовые осадки.

Остатков беспозвоночных в аматских слоях, как правило, нет. Упоминаются фораминиферы и кораллы «верхнедевонского облика», найденные Е. С. Порецкой и Б. С. Соколовым в кровле ящерских слоев (Петров, 1953). В старицких слоях нередки находки окаменелых остатков *Nematophyton* (= *Prototaxites*). Однако в восточной части Главного поля фауна, характерная для снетогорских слоев, по-видимому, появляется раньше, чем в других районах, — в одном из обнажений на р. Сяси в прослое известняка были найдены брахиоподы (*Camarotoechia aldoga*) и пелециподы. Поэтому основание девона на р. Сяси и было отнесено к снетогорским слоям (Геккер, Филиппова и Бархатова, 1932). Между тем разрез на Сяси, состоящий из чередования песчаников и

глин мощностью около 3 м, венчаемого толщей светлого песка в 4,5 м, над которым выступает карнизом известняк, считающийся основанием псковских слоев, поразительно похож на многие разрезы аматских слоев более западных частей Главного поля. Нахождение здесь *Asterolepis radiata* вместе с *Bothriolepis* также характерно для аматских слоев (хотя совсем недавно, по сообщению В. И. Каратаюте-Талимаа, на Даугаве найден экземпляр *A. radiata* в снетогорских слоях). Наконец, аматские слои относятся к началу того же цикла, что и снетогорские, так что не удивительно, если несколько видов снетогорской фауны появляется уже в аматских слоях, в единственном прослое известняка. Поэтому возражение, что только нижние 0,85 м разреза, не содержащие снетогорской фауны, могут быть отнесены к подснетогорским слоям (Александрова и Петрова, 1957), не представляется убедительным.

Следствием отнесения «снетогорских» слоев р. Сяси к аматским должно быть отнесение нижней части псковских слоев того же разреза к снетогорским слоям. Это подтверждается нахождением в «нижнем карнизе» псковских слоев характерной формы низов снетогорских слоев — *Psammosteus maeandrinus*. Снетогорские слои Сяси в таком понимании содержат гораздо более богатую фауну беспозвоночных, чем снетогорские слои стратотипа на р. Великой и в других западных районах. Это, однако, легко объясняется сильной доломитизацией всех западных разрезов. Границу между снетогорскими и псковскими слоями на Сяси отбить невозможно и поэтому всю толщу осадков между аматскими и чудовскими слоями следует именовать снетогорско-псковской.

В аматских слоях встречаются два рода псаммостеид с десятью видами: *Psammolepis venyukovi*, *Psl. undulata*, *Psl.* sp. 1, *Psl.* (?) sp., *Psammosteus praecursor*, *Ps. livonicus*, *Ps.* sp. 2, *Ps. levis*, *Ps. asper*, *Ps. cuneatus*. Последние три вида найдены на р. Сяси в «псковских» слоях, поэтому можно предположить, что они принадлежат частью не аматским, а снетогорским слоям в предложенном выше смысле. Также возможно, что на Сяси *Ps. maeandrinus* встречается уже в аматских слоях.

Характер захоронения остатков рыб в аматских слоях тот же, что и в нижележащих. Наряду с многочисленными мелкими фрагментами иногда встречаются крупные и более или менее цельные пластинки. Особенно хорошего качества материал был добыт в старицких слоях у Ям-Тесово на Оредеже в 1929 г.; позднее хороших находок отсюда не получено. Псаммостеиды все так же связаны с континентом и захороняются в дельтовых осадках. В морских отложениях они встречаются только в самом основании снетогорских слоев.

Два отпечатка *Psammolepis* cf. *undulata* были найдены В. В. Пермяковым в 1958 г. в «буром девоне» Донбасса, на р. Мокрой Волновахе, в красно-буром конгломерате. Это определяет возраст «бурого девона» как нижнефранский, хотя раньше его относили к фамену (см. Пущаровский, 1948).

5. Снетогорские слои, состоящие из переслаивания известняков, глин и песчаников на востоке, из доломитовых мергелей и доломитов на западе, содержат в самых низах только один заведомый вид псаммостеид — *Psammosteus maeandrinus*. На Андомской горе (юго-восточный берег Онежского озера) вместе с ним найден *Karelosteus weberi*, голотип которого происходит с р. Святухи (левый приток Свири) из слоев, вероятно, того же возраста.

6. Косминские слои Северного Тимана (Малахов, 1940), синхроничные с аматскими—снетогорскими слоями Главного поля (совместное нахождение *Asterolepis radiata* и *Bothriolepis cellulosa*), содер-

жат три вида псаммостеид, два из которых идентичны аматским или очень близки к ним: *Psammolepis* cf. *undulata*, *Psammosteus* cf. *praecursor*. Третий вид был переописан как *Tartuosteus* (?) *ornatus* Rohon (Обручев, 1961), но, вероятно, относится к особому роду, который Л. Б. Тарло (1964—1965) называет *Rohonosteus*. В Прибалтике род *Tartuosteus* не переходит в верхний девон (см. выше).

А. А. Малахов так пишет о фациальном характере косминских слоев: «Начавшаяся трансгрессия верхнедевонского моря в области Среднего Тимана не раз приостанавливалась вследствие мелких колебаний суши. Наличие среди косминских слоев пропластков песчаников, неотличимых от умбинских, говорит нам о временном возврате прибрежных фаций, о возврате, следовательно, условий дюнного развевания. Большинство же косминских слоев — глины и плитчатые песчаники — были отложены в неглубоком морском бассейне или в мелких заливах и лагунах. В таких солоноватоводных лагунах в массе развивались *Estheria* и *Lingula*, здесь же в пересыхающих бассейнах происходила массовая гибель рыб. Мощное накопление осадков этого времени связано, с одной стороны, с частыми движениями береговой полосы, с другой — с эффузивной деятельностью, в результате которой получалось большое количество туфогенного и вулканогенного материала» (Малахов, 1940, стр. 20).

В этой картине не совсем верно обрисована судьба рыбного населения. Остатки рыб встречаются исключительно в виде обломков, большей частью мелких, образующих иногда настоящую костную брекчию. Они являются, следовательно, показателем не массовой гибели рыб, а лишь массового накопления их остатков. По аналогии с тем, что нам известно о среде обитания псаммостеид и большинства других позвоночных Главного девонского поля, мы можем думать, что и на Северном Тимане их остатки приносились реками и отлагались в дельтовой полосе вдоль края материка. В их накоплении в виде брекчий мог принимать участие и морской прибой. Остатки рыб на Северном Тимане приурочены к более грубозернистым осадкам, а не к тонким илам спокойных лагун или пересыхающих бассейнов.

*Psammosteus* aff. *praecursor* отмечен и на восточном склоне Северного Тимана, в керне Выучейской скважины, в нижнем течении р. Индиги, на глубинах 269,45—272,45 (песчанистый аргиллит), 272,45—276,90 (алевролит) и 294,55—295,55 м (песчанистый алевролит). Эта нижняя часть разреза может отвечать косминским слоям. Вместе с ним найден *Bothriolepis*.

7. Псковские и чудовские слои, отложенные во время максимума верхнедевонской трансгрессии, остатков псаммостеид не содержат, хотя остатки других рыб в них спорадически встречаются.

8. Дубниковские и порховские (нижне- и верхнешелонские) и ильменские слои представляют собой осадки двух регрессивных фаз, разделенных трансгрессивной свинордской. Остатки рыб приурочены к пестроцветным песчаным и песчано-глинистым осадкам, редко к глинам. «Как правило, пески слюдисты, часто косослоисты. Косая слоистость подчеркивается расположением листочков слюды и различием в окраске; она обычно характеризуется следующими признаками: 1) отсутствием кровли и почвы у косых серий, 2) серии косых слоев чаще бывают вогнуты и вогнутостью направлены к почве слоя, 3) мощность отдельных серий не бывает больше 0,50 м (образование таких песков по схеме Ю. А. Жежчужникова скорее всего можно отнести к прибрежному и эоловому типам). Иногда пески содержат прослои и линзы глины и глинистые гальки; последние встречаются в косо-

слоистых пачках песков вместе с остатками рыб. Кроме рыб, пески содержат трохилиски» (Геккер, Филиппова и Бархатова, 1932).

Остатки рыб встречаются также и в сцементированных известковистых песчаниках вместе с лунгулами (*Luingula punctata* Hall и *L. ligea* Hall), трохилисками (*Sycidium melo* Sandb.) и другими растительными остатками. Те же органические остатки встречаются в глинах.

Характер косой слоистости, сходной со слоистостью подснетогорских слоев, и обильные находки лингул свидетельствуют о прибрежно-морском происхождении шелонских и ильменских слоев. В связи с этим здесь иногда наблюдаются массовые скопления остатков рыб, часто хорошей сохранности, но никогда цельных. Псаммостеиды представлены одним видом — *Psammosteus megalopteryx*, остатки которого обильны в восточной части Главного поля, начиная с Сяси; на Шелони найден один экземпляр *Ps. pectinatus*, а дальше на запад они отсутствуют, так как там в это время существовала лагуна повышенной солености.

*Psammosteus* aff. *megalopteryx* отмечен в керне Выучейской скважины на восточном склоне Северного Тимана, в нижнем течении р. Индиги, на глубинах 217,2—217,9 (песчаник), 231,7—232,85, 240,7—241,9 (полимиктовый песчаник) и 243,1—243,6 м (алевролит). Вместе с ним найдены *Bothriolepis*, *Holoptychius*, *Dipterus* и др.

9. Вавиловская свита Северной Земли. Возраст *Psammosteus bystrowi*, найденного в вавиловской свите верхнего девона о-ва Октябрьской революции, точно не установлен. По характеру кожных зубов и толщине бранхиальной пластинки этот вид близок к *Ps. megalopteryx*, и его возраст может быть только нижнефранским. Вавиловская свита состоит из серых песчаников и конгломератов с прослоями известняков в верхах ее. Вместе с *Ps. bystrowi* найдены *Dipterus* sp. и *Holoptychius* sp., других остатков фауны или флоры нет. Отложения считаются лагунно-континентальными (Егиазаров, 1958, стр. 32).

10. Снежские и надснежские слои. Трансгрессивные бурегские слои не содержат остатков ихтиофауны, которые снова появляются в снежских и надснежских слоях. Здесь изучено одно местонахождение на Ловати, где крупные остатки рыб, в том числе *Psammosteus falcatus* и *Aspidosteus heckeri*, лежат в основании мощной косой серии, перекрывающей горизонтально-слоистые глины, которую можно интерпретировать как дельтовую (Обручев, 1940б). Остатки обоих этих видов встречаются как в восточной, так и в западной части (огрская свита, горизонт *е*) Главного поля.

Из снежских слоев указываются трохилиски и остракоды *Acantonodella terciocornuta* Zasp. и *Buregia bispinosa* Zasp., а из надснежских — трохилиски и остракоды *Lichwinella sculptilis* Zasp. и *Cavellina lovatica* Zasp. Мощность снежских и надснежских слоев 100—170 м (Александрова и Петрова, 1957).

На р. Мсте в несколько более высоких слоях найден *Psammosteus tenuis*.

Последние остатки *Ps. falcatus* встречаются непосредственно под ловатскими слоями на р. Большой Тудер. Выше последних, т. е. в фаменском ярусе, остатки псаммостеид не найдены, за исключением одного неопределимого обломка проксимальной (неорнаментированной) части бранхиальной пластинки в надчимаевских ? слоях на р. Малый Тудер.

11. Надбазальтовая свита Северного Тимана. *Psammosteus tchernovi*, найденный в районе Чешской губы на Северном Тимане в верхней или надбазальтовой свите девона, по А. А. Чернову, имеет примерно тот же возраст, что и *Ps. falcatus*, или несколько более

древний — по сообщению Л. С. Коссового возраст местонахождения по спорам определяется как верхи среднефранского подъяруса (аналог бурегских слоев ?). Выходы девона здесь «состоят преимущественно из песчаников рыхлых толстослоистых и косослоистых, с гнездами и линзовидными прослойками мелкогалечного конгломерата. Под песчаниками видны пятнистые глины и глинистые сланцы... Остатки рыб связаны с прослоями мелких галечников, несут явные следы дробления и перетирания, но не образуют скоплений типа костеносных брекчий» (Чернов, 1947, стр. 31—32). Кроме *Ps. tchernovi*, отсюда определены *Bothriolepis* и *Holoptychius*. В песчаниках найдены растительные остатки. Как мы видим, условия захоронения такие же, как во многих местонахождениях Главного поля, свидетельствующие о дельтовом выносе остатков рыб.

12. Каменноручейские слои Тимана. *Psammosteus falcatus* найден в двух местах на восточном склоне Тимана.

1. На Печерской Пижме, в каменноручейских слоях, сложенных «в основании зелеными, почти чисто глауконитовыми косослоистыми песчаниками с *Lingula* и крупными обломками костей панцирных рыб... Стратиграфически выше глауконитовые песчаники сменяются черной глиной с растительными остатками... Максимальная мощность... около 10 м, западнее они быстро выклиниваются, частично срезаясь эрозией» (Тихомиров, 1948, стр. 53). Каменноручейские слои венчают разрез девона на Среднем Тимане, «во время отложения на Южном Тимане ижемской свиты на Среднем Тимане был континентальный перерыв в осадконакоплении» (там же). Таким образом, остатки псаммостеид и здесь связаны с регрессией моря и с базальной частью косослоистых песчаников.

Кроме *Ps. falcatus*, здесь найден *Holoptychius*. С. В. Тихомиров коррелирует каменноручейские слои с ухтинской свитой Южного Тимана, однако они не могут быть выше верхнесирачойских, если последние сопоставляются с воронежскими, а эти, в свою очередь, с ловатскими. Мы уже видели выше, что остатки псаммостеид вообще и *Ps. falcatus* в частности не встречаются выше кровли надснежских слоев.

2. В Выучейской скважине, в нижнем течении р. Индиги, *Ps. falcatus* найден на глубинах 117,65—118,25 и 150,7—152,1 м, в обоих случаях в песчаниках. Другие остатки рыб отсюда — *Bothriolepis* sp. и *Archaeacanthus* (= *Devononchus*) cf. *tenuispinus*, *Glyptolepis* и неопределимые остеолепиды и дипнои. На первом уровне найдена *Lingula*. Таким образом, верхняя часть разреза здесь может отвечать каменноручейской свите.

## VI. ОПИСАНИЕ ПСАММОСТЕИД

### КЛАСС DIPLORHINA (PTERASPIDOMORPHI)
### ПОДКЛАСС HETEROSTRACI

### ОТРЯД PSAMMOSTEIDA
### СЕМЕЙСТВО PSAMMOSTEIDAE TRAQUAIR, 1896

### Род Schizosteus Obruchev, 1940

1844. *Cheirolepis* — Eichwald, *Microlepis* — Eichwald.
1845. *Psammosteus* — Agassiz (pars).
1933a. *Psammolepis* Agassiz — Gross, стр. 12 (pars).

Происхождение названия: schizo — расщеплять, osteon — кость (греч.); по расщепленной сзади вентральной пластинке.

Типовой вид. *Schizosteus asatkini* Obruchev, 1940.

Диагноз. Дорзальная пластинка иногда с краевыми тессерами. Вентральная пластинка овальная или почти круглая, без тессер, расщеплена глубокой вырезкой до центра роста. Ростральная пластинка относительно узкая и может иметь краевые тессеры. Посторбитальная пластинка в задней части узкая. Бранхиальная пластинка эврибазальная и сравнительно узкая или же широкая. Кожные зубы тесно посаженные, с короткими простыми зубчиками.

Геологический возраст и распространение. Средний девон, пярнуский горизонт Эстонии, наровский горизонт Эстонии, Ленинградской и Псковской областей, арукюльские слои Ленинградской области.

История изучения. В. Гросс (Gross, 1933a) отметил, что неизвестно, имели ли тессеры виды *Psammolepis gigantea*, *striata*, *heterolepis*, *impertecta*, и что виды без тессер должны относиться к *Pycnosteus* или к отдельному роду. Более полный материал позволил Обручеву (1940a) выделить новый род, к которому он отнес из перечисленных видов *striata* и, с некоторым сомнением, *heterolepis*, *splendens* и *imperfectus*. Последний оказался позже синонимом *Pycnosteus palaeformis* Preobr. Д. В. Обручев принял за типовой новый вид *Schizosteus asatkini*.

Характеристика и сравнение. К роду относятся псаммостеиды средней или небольшой величины. На средних пластинках тессеры отсутствуют, за исключением слаборазвитых краевых тессер, которые могут встречаться в задней части дорзальной пластинки. Тессер на средних пластинках нет и у *Pycnosteus*, *Ganosteus*, *Tartuosteus*. Вентральная пластинка *Schizosteus* почти такая же выпуклая, как у *Tartuosteus*; у *Pycnosteus* она более высокая, задняя вырезка у *Schizosteus*

глубокая и начинается у центра роста, у *Pycnosteus* она длиннее, у *Tartuosteus*, наоборот, короче и часто не доходит до центра роста. Бранхиальные пластинки в общем эврибазальные и относительно узкие, ближе всего к бранхиальным пластинкам *Psammolepis*, но встречаются и мало отличающиеся от пластинок *Tartuosteus* и более ранних представителей *Pycnosteus* (*Sch. splendens*). Ростральная пластинка *Schizosteus* относительно у́же, чем у *Psammolepis*. Так как ширина ростральной пластинки определяет, по-видимому, ширину рта, то рот у *Schizosteus* мог быть меньше, чем у *Psammolepis*. Глаза же, судя по редким находкам орбитальных пластинок, имели у *Schizosteus*, *Psammolepis* и *Pycnosteus* почти совершенно одинаковые размеры.

По характеру скульптуры *Schizosteus* ближе всего к *Tartuosteus* и *Psammolepis*. От сложной скульптуры *Pycnosteus*, *Ganosteus* и *Psammosteus* его скульптура отличается довольно сильно. У *Sch. heterolepis* обнаружен примитивный признак — мелкие радиально расположенные бугорочки на кожных зубах, образующие при слиянии ребрышки на боках зубов (стр. 82).

Объем рода. Кроме типового, четыре вида: *Sch. heterolepis* Preobrazhensky, *Sch. toriensis* Mark-Kurik n. sp., *Sch. splendens* (Eichwald) и *Sch. striatus* (Gross).

## *Schizosteus heterolepis* (Preobrazhensky, 1911)

Табл. V, фиг. 1—8; табл. VI, фиг. 1—8; рис. 20—23

1911. *Psammosteus heterolepis* n. sp. — Преображенский, стр. 29—31; рис. 7—9.
1930. *Pycnosteus* ? — Gross, стр. 13.
1933a. *Psammolepis heterolepis* Preobraschenski — Gross, стр. 12; табл. II, фиг. 16.
1940a. *Schizosteus* ? *heterolepis* — Обручев, стр. 766.

Происхождение названия: heteros — другой, разный, lepis — чешуя (греч.): разночешуйчатый, по неодинаковой величине кожных зубов (Преображенский, 1911, стр. 31).

Лектотип. Обломок бранхиальной пластинки, оригинал И. А. Преображенского (табл. V, фиг. 1), ГМ АНЭ, Pi 372. Р. Пярну у Тори, Эстония; средний девон, пярнуский горизонт.

Диагноз. Вид средней величины. Кожные зубы, достигающие местами очень больших размеров (5—14 на 1 см), куполовидные, у основания круглые, чуть удлиненные или асимметрично-многоугольные, высокие, тесно расположенные. На них иногда радиальные ряды мелких бугорков, часто сливающихся в ребрышки. Зубчики очень короткие. Между крупными кожными зубами нередки мелкие.

Геологический возраст и распространение. Средний девон, пярнуский горизонт, типовое местонахождение Тори на левом берегу р. Пярну, Ооре на правом берегу и обнажение против Ооресского маслозавода на левом берегу той же реки (Эстония). По-видимому, в Литве, в скв. Крекенава, на глубине 383,5—383,6 м.

История изучения. Вид установлен И. А. Преображенским в 1911 г. на основе четырех мелких обломков. В 1930 г. В. Гросс (стр. 133) считал, что *Psammosteus heterolepis*, так же как *Ps. imperfectus*, представляет, вероятно, остатки *Pycnosteus*. В 1933 г. он восстановил самостоятельность этого вида, отнеся его к роду *Psammolepis*. Д. В. Обручев в 1940 г. указал на возможную принадлежность вида к *Schizosteus*.

Описание. Лектотип (Pi 372) — фрагмент передней части левой бранхиальной пластинки, длина 2,2, ширина 2,5 см, толщина

у внешнего края 4—4,5 мм, у границы кожных зубов — 9 мм. Судя по этой границе, покрытая скульптурой поверхность на дорзальной стороне была довольно узкая (рис. 20). На дорзальной стороне диаметр кожных зубов 0,7—1,3 мм и уменьшается медиально. Между такими кожными зубами встречаются иногда очень мелкие. Кожные зубы куполовидные, у основания круглые, чуть вытянутые или асимметрично-многоугольные, довольно высокие (0,4—0,6 мм); их тесно расположенные верхушки тупые, зубчики очень короткие. Кожные зубы покрыты мелкими удлиненными радиально расположенными бугорочками, часто сливающимися в ребрышки, особенно около основания зуба. Не-

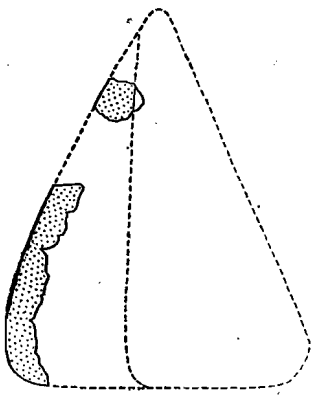


Рис. 20. Реконструкция бранхиальной пластинки *Schizosteus heterolepis*, × 1/4.

посредственно у основания кожные зубы лишены ребрышек. На вентральной стороне (табл. V, фиг. 1) у внешнего края два ряда очень крупных стертых кожных зубов до 1,5—2 мм в поперечнике. Дальше от этого края величина кожных зубов быстро уменьшается; число их 13—14 на 1 см, форма такая же, как на дорзальной стороне. Мелкие бугорочки здесь особенно отчетливы благодаря меньшей стертости кожных зубов. Высота зубов 0,4—0,5 мм.

Другой фрагмент левой пластинки (Pi 376) показывает форму латерального края и наружного угла. Его длина 10,8, ширина примерно 1,5 см, толщина у края 2, дальше от него 4 мм. Размеры пластинки, исходя из реконструкции (рис. 20); длина 20, ширина 15,5 см. Передняя часть куска плоская, задняя немного выпуклая дорзально. Наружный угол закруг-

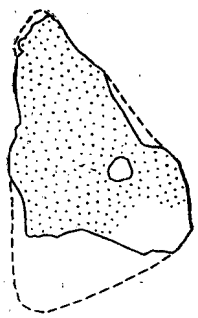


Рис. 21. Орбитальная пластинка *Schizosteus heterolepis*. Pi 377, × 1. Р. Пярну, Тори; пярнуский горизонт.

лен. Латеральный край слегка выпуклый и немного стертый. На вентральной стороне ряд хорошо выраженных линий нарастания, показывающих, что пластинка на начальных стадиях роста была довольно длинная и узкая. Кожные зубы (табл. V, фиг. 2, 3) в общем такие же, как у лектотипа, отличаясь хорошо выраженными ребрышками, количество которых, в зависимости от величины зубов, 11—17. На вентральной стороне между крупными кожными зубами очень часты мелкие (табл. V, фиг. 3). На дорзальной стороне около заднего края кожные зубы имеют вытянутую форму и направленные назад верхушки. Они покрыты тесно расположенными тонкими ребрышками (табл. V, фиг. 4).

Орбитальная пластинка (правая) Pi 377 (табл. VI, фиг. 1; рис. 21) примерно треугольная. У нее обломаны задний медиальный угол и частично латеральный край. Длина 3,5, ширина 2,3 см, толщина 2—3 мм. Продольно передняя часть слегка вогнута, задняя выпукла. Поперечно медиальная часть немного выпукла, латеральная довольно

сильно вогнута. Примерно на границе $^2/_3$ длины пластинки находится глазное отверстие длиной 3,7 и шириной 4,0 мм. Кожные зубы такие же, как на бранхиальной пластинке. У заднего латерального угла пластинка несколько стерта, и на этом месте имеется вторичный дентин. На внутренней поверхности базальный слой отсутствует у переднего угла и заднего латерального края. Небольшие борозды, расходящиеся радиально от краев орбитального отверстия, показывают, что образование пластинки началось вокруг этого отверстия.

У правой посторбитальной пластинки Pi 378 (табл. VI, фиг. 2) целиком сохранилась только часть латерального края. Длина 9,3, ширина 5,8 см, толщина 3—4, у латерального края 7 мм. Фрагмент продольно и поперечно слегка выпуклый. Латеральный край загибается довольно сильно вниз и стерт в задней части. Около него помещается центр роста. Судя по линиям нарастания, на молодых стадиях пластинка была впереди шире, сзади у́же; передний край образовывал с латеральным тупой угол, а медиальный и латеральный края, — по-видимому, острый. Кожные зубы такие же, как на бранхиальной пластинке, между крупными очень часты мелкие плоские асимметричные зубы.

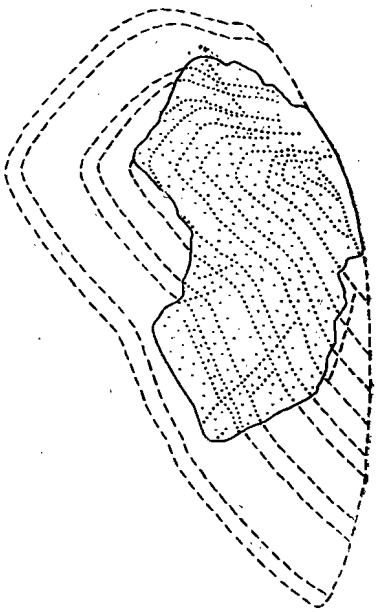


Рис. 22. Реконструкция посторбитальной пластинки *Schizosteus heterolepis*, × $^1/_2$.

Pi 720 (табл. VI, фиг. 3) длиной 6, шириной 4,2 см — фрагмент задней части пластинки (позади центра роста), показывающий, что латеральный край мог быть довольно толстым (до 8 мм) и стирался при жизни. Скульптура продолжалась на внутренней поверхности пластинки, образуя около латерального края полосу шириной 2—8 мм.

По двум описанным обломкам дана реконструкция посторбитальной пластинки (рис. 22).

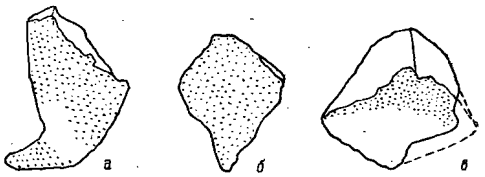



Рис. 23. Тессеры (*а*, *б*) и чешуя (*в*) *Schizosteus heterolepis*.
× 1. *а* — Pi 380, *б* — Pi 384, *в* — Pi 383. Р. Пярну, Тори; пярнуский горизонт.

Тессера Pi 380 (табл. VI, фиг. 4; рис. 23*а*) неправильно треугольная и почти плоская. Снаружи она стерта и частично состоит из вторичного дентина. Длина 2,3, ширина 1,5 см, толщина 3—3,5 мм. Неширокие (до 3 мм) поверхности швов на передних краях и на внутренней стороне вдоль заднего и боковых краев образуют с внешней поверхностью угол в 70°. Базальный слой отсутствует.

Тессера Pi 384 (табл. VI, фиг. 5; рис. 23*б*) почти ромбическая, длиной 1,9, шириной 1,4 см и толщиной 4—4,5 мм, слегка выпуклая. В ее

более узкой задней части гребень из крупных кожных зубов. На всех краях поверхности швов образуют с внешней поверхностью почти прямой угол. Скульптура такая же, как на бранхиальной пластинке.

Из чешуй две более мелкие имеют одинаковую скульптуру с крупными пластинками. У Pi 385 (табл. VI, фиг. 6) края немного обломаны. Ширина ее 1,6, длина 1 см, толщина до 2,5 мм. Поверхность, покрытая скульптурой, почти ромбическая. На передних краях поверхности швов шириной до 4 мм.

У ромбической Pi 383 (табл. VI, фиг. 7; рис. 23*в*) неполная ширина 1,8, длина 2 см, толщина в середине до 4, у краев 1 мм. Скульптура в задней части стерта, чешуя, вероятно, вентральная.

Своеобразна скульптура крупного фрагмента Pi 387 (табл. V, фиг. 5) длиной и высотой 2 см и толщиной 1,5 мм. Тесно расположенные кожные зубы слегка вытянутые, не куполовидные, а плоские и гладкие сверху, высотой 0,3—0,4 мм, с направленными назад иногда довольно острыми верхушками. На переднем крае и на боках зубов встречаются ребрышки, не доходящие до основания кожного зуба. Количество кожных зубов 12—14 на 1 см.

Еще больше отличается скульптура обломка, вероятно, крупной, но тонкой чешуи Pi 388 (табл. V, фиг. 6) длиной 2 см, толщиной 1 мм. Кожные зубы частью такие же, как на Pi 387, но большей частью ромбические, совсем плоские и располагаются рядами, расходящимися от заднего угла. У края (на снимке налево внизу) они более вытянутые. Внутри только у цельного края имеется узкая полоска со скульптурой, расширяющаяся назад.

Обломок коньковой чешуи Pi 381 имеет длину 2,5 и ширину до 2,3 см. Толщина в передней части обломка 3, в задней 5 мм. Выпуклость его 0,5 см. Передний край имеет неширокую полоску без кожных зубов, передняя часть внутренней поверхности на 1,8 см лишена их. Кожные зубы (табл. V, фиг. 7) ромбические, у переднего края веерообразные, с выраженными ребрышками. Этим она отличается от вероятного оригинала Преображенского (1911, стр. 30; Pi 375), у которого ребрышки менее резкие (табл. V, фиг. 8), а кожные зубы местами крупнее.

Обломок вентральной коньковой чешуи Pi 382, длиной 3,8, шириной до 2,8 см и толщиной у излома до 5 мм, почти плоский. Кожные зубы ромбические, сильно стертые. Задний кончик состоит из вторичного дентина. Почти вся внутренняя сторона (табл. VI, фиг. 8) покрыта сильно (особенно около краев) вытянутыми кожными зубами меньших размеров, с резкими ребрышками.

Сравнение. Главное отличие вида — скульптура. Величина кожных зубов достигает очень больших размеров, превышая местами даже величину кожных зубов *Pycnosteus palaeformis*. Высокая куполовидная форма зубов отличает *Sch. heterolepis* от других видов. Своеобразны встречающиеся местами на кожных зубах расположенные радиальными рядами мелкие бугорочки, при слиянии которых образуются ребрышки.

Длина орбитальной пластинки превышает ширину, так же как у *Pycnosteus tuberculatus* и *Psammolepis* sp. ? По форме и положению центра роста посторбитальной пластинки вид близок к *Sch. striatus*.

*Schizosteus toriensis* Mark-Kurik, n. sp.

Табл. VI, фиг. 9; табл. VII, фиг. 1—3; табл. VIII, фиг. 1—3; табл. IX, фиг. 1; рис. 24

1860. *Psammosteus undulatus* Agassiz (pars) — Eichwald, стр. 1517—1518.

Происхождение названия: по обнажению Тори на левом берегу р. Пярну.

Голотип. Правая бранхиальная пластинка (табл. VII, фиг. 1; рис. 24); коллекция Э. Марк и В. Паульманн, 1953; ГМ АНЭ, Pi 389. Р. Пярну у Тори, Эстония; средний девон, пярнуский горизонт.

Диагноз. Вид небольших размеров. Поверхность со скульптурой на дорзальной стороне бранхиальной пластинки очень узкая. В латеральной части пластинка массивная (до 9 мм). Кожные зубы разной величины, асимметрично-многоугольные, веерообразные или почти круглые, очень тесно расположенные, плоские, с весьма короткими зубчиками.

Геологический возраст и распространение. Пярнуский горизонт среднего девона. Кроме типового местонахождения, в Ооре и против Ооресского маслозавода на левом берегу р. Пярну, возможно в Литве в скважине Крекенава на глубине 383,5—383,6 м.

Описание. Материал скудный.

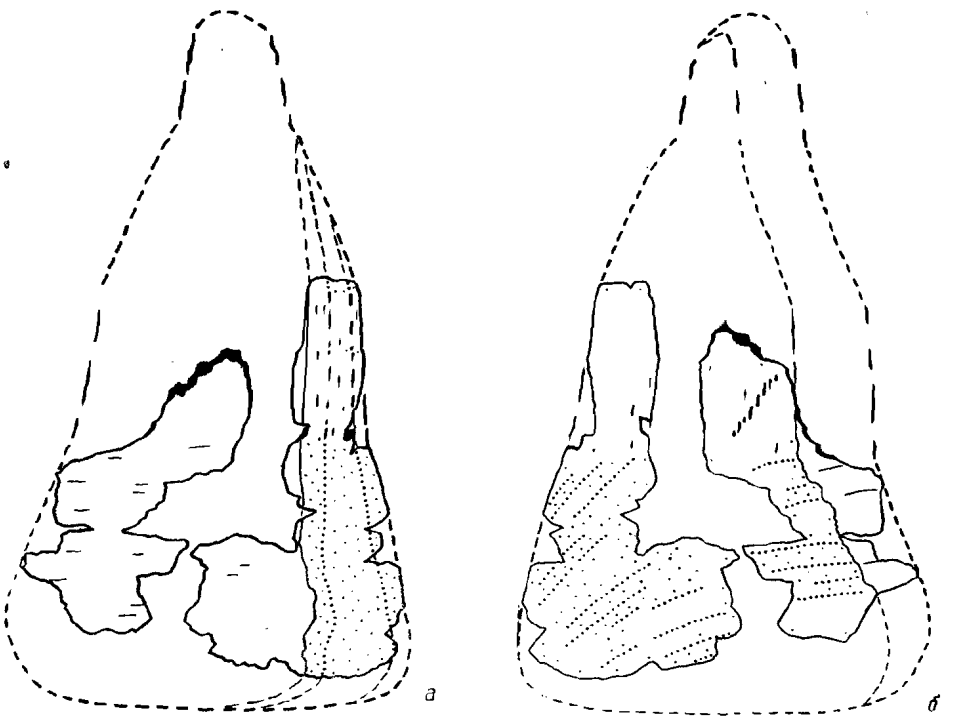



Рис. 24. Бранхиальная пластинка *Schizosteus toriensis*.
Pi 389 (голотип), × 1/2. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Р. Пярну. Тори; пярнуский горизонт.

Правая бранхиальная пластинка (голотип, Pi 389, табл. VII, фиг. 1) из двух фрагментов, положение которых относительно друг друга можно установить только приблизительно (рис. 24). Более крупный фрагмент из латеральной части имеет длину 7,8 и ширину 5,6 см. Другой обломок длиной 7 см — из медиальной части. Размеры пластинки по реконструкции: длина 14, ширина 10,5 см. Латеральная часть, покрытая скульптурой с обеих сторон, массивная, толщиной в среднем 8—9 мм. В остальной части толщина 3—4 мм,

у внутреннего края 1 мм. Пластинка плоская, внутренний край слегка вогнут вентрально. Латеральный край немного выпуклый и слегка стерт. На дорзальной стороне поверхность со скульптурой очень узкая, шириной до 2,7 см. Граница кожных зубов почти прямая и образует с латеральным краем угол в 13°. На вентральной стороне каемка без кожных зубов шириной 1,1—1,5 см. На дорзальной стороне, а также около внутреннего края вентральной хорошо выражены линии нарастания. На вентральной стороне дистальной части сильно выражены борозды, расходящиеся от наружного угла. Кожных зубов на 1 см 16—19, но может быть и больше — 25—29 (на Pi 390). У бокового края и переднего угла кожные зубы крупнее. Они асимметрично-многоугольные, вееро- и алебардообразные (табл. VII, фиг. 2), удлиненно-прямоугольные (табл. VII, фиг. 3). На дорзальной стороне они часто более удлиненные, на вентральной чаще круглые. Кожные зубы гладкие, плоские или немного выпуклые и сидят очень плотно. Зубчики очень мелкие, их 14—24, в зависимости от величины зуба. Характерную для вида скульптуру имеет фрагмент бранхиальной пластинки № 1/1255 из коллекции Э. Эйхвальда в Ленинградском университете (табл. VIII, фиг. 1*а*), на другой стороне которого (табл. VIII, фиг. 1*б*) кожные зубы более редкие, с относительно грубыми зубчиками с одной стороны. Более отчетливо выражены зубчики также на № 1/1262 (табл. VIII, фиг. 2). Несколько отличается скульптура фрагмента № 1/1254 (табл. VIII, фиг. 3). Кожные зубы имеют здесь удлиненную или асимметричную форму. Между крупными кожными зубами встречаются мелкие, неправильной формы.

Средние пластинки имеют такую же скульптуру, как бранхиальная. На одной из них (Pi 442) видны неполностью сохранившиеся небольшие прямоугольные тессеры размером 5 × 7 мм. Нет возможности установить, имеем ли мы дело с тессерами крупных средних пластинок или с краевыми тессерами более мелких пластинок (ростральной, посторбитальной). Один из оригиналов «*Psammosteus undulatus*» Эйхвальда (ЛГУ, № 1/1257, 1258; табл. IX, фиг. 1*а*) несет прекрасно выраженные тессеры такого же эксцентрического строения, как у *Psammolepis paradoxa*, величиной от 7 × 7 до 10 × 13 мм (табл. IX, фиг. 1*б*). Кожные зубы разной формы, но расположены плотно и имеют очень короткие зубчики; между крупными часто встречаются мелкие.

Скульптура чешуй не отличается от скульптуры бранхиальной пластинки. Края Pi 394 окатаны; длина 0,7, ширина 1,3 см, толщина 2 мм. Pi 393 также имеет окатанные края, длину 1, ширину 1,4 см, толщину 1,5 мм. Pi 392 (табл. VI, фиг. 9) — передняя часть небольшой коньковой чешуи, почти плоская, асимметричная, длиной 1, шириной 0,9 см, толщиной до 3 мм. Передний выпуклый край имеет каемку без кожных зубов шириной 4 мм, разделенную косо проходящим плоским валиком на две неравной величины шовные поверхности. На внутренней стороне у одного из боковых краев встречается несколько кожных зубов.

Сравнение. Вид отличается очень узкой, но массивной, покрытой с обеих сторон скульптурой дистальной частью бранхиальной пластинки, напоминающей бранхиальные пластинки молодых особей *Sch. striatus*. Однако последние имеют очень небольшую толщину. По форме кожных зубов *Sch. toriensis* ближе всего к *Sch. splendens*, но его кожные зубы более плоские, гладкие, тесно расположенные, с очень короткими мелкими зубчиками.

## *Schizosteus splendens* (Eichwald, 1844)

Табл. IX, фиг. 2; табл. X, фиг. 1—3; табл. XI, фиг. 1—7; табл. XII, фиг. 1; рис. 25—31

1844. *Cheirolepis splendens* — Эйхвальд, стр. 12.
1844. *Cheirolepis unilateralis* — Эйхвальд, стр. 12.
1844. *Cheirolepis uragus* — Эйхвальд, стр. 12.
1844. *Microlepis lepidus* — Эйхвальд, стр. 12.
? 1844. *Microlepis exilis* — Эйхвальд, стр. 12.
1844. Те же 5 видов — Eichwald, стр. 830.
1845. Те же 5 видов — Eichwald, стр. 676.
1845. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Agassiz, стр. 155.
1845. *Psammosteus arenatus* Agassiz — Agassiz, стр. 164; табл. 28a, фиг. A, 1.
1846. *Microlepis lepidus* — Eichwald, стр. 302; табл. 10, фиг. 20—21.
? 1846. *Microlepis exilis* — Eichwald, стр. 303; табл. 10, фиг. 22—23.
1846. *Cheirolepis splendens* — Eichwald, стр. 304; табл. 10, фиг. 24—25.
1846. *Cheirolepis unilateralis* — Eichwald, стр. 305; табл. 10, фиг. 26—27.
1857. *Asterolepis* ? — Pander, стр. 20—21.
1858. *Psammosteus maeandrinus* — Kade, стр. 11, 13.
1860. *Psammosteus undulatus* Agassiz (pars) — Eichwald, стр. 1517.
1860. *Cheirolepis splendens* — Eichwald, стр. 1573; табл. 57, фиг. 23.
1860. *Cheirolepis unilateralis* — Eichwald, стр. 1574; табл. 57, фиг. 14.
1860. *Cheirolepis uragus* aff. Agassiz (pars) — Eichwald, стр. 1575.
1860. *Microlepis lepidus* — Eichwald, стр. 1576; табл. 57, фиг. 13.
? 1860. *Microlepis exilis* — Eichwald, стр. 1576; табл. 57, фиг. 12.
1891a. *Cheirolepis splendens* Eichwald — Woodward, стр. 457.
? 1891a. *Cheirolepis unilateralis* Eichwald — Woodward, стр. 457.
? 1891a. *Microlepis exilis* Eichwald — Woodward, стр. 457.
1891a. *Microlepis lepida* Eichwald — Woodward, стр. 457.
1893. *Psammosteus* — Rohon, стр. 109.
1932. *Psammosteus undulatus* Agassiz — Обручев, стр. 175.
1933a. ? *Psammolepis striata* n. sp. — Gross, стр. 65—66.
1940a. *Schizosteus* (?) *splendens* (Eichwald) — Обручев, стр. 467.
1942. Psammosteid — Gross, стр. 377.

Происхождение названия: splendens — блестящий.

Лектотип. Фрагмент пластинки; коллекция Э. Эйхвальда, ЛГУ, № 1/1296. Р. Славянка, близ дер. Марьина, Ленинградская обл.; средний девон, наровский горизонт.

Диагноз. Крупный вид. Бранхиальная пластинка эврибазальная и широкая. Ростральная пластинка имеет краевые тессеры. Дорзальная пластинка сердцевидная, с относительно глубокой вырезкой на переднем крае и со слабо выраженными краевыми тессерами около заднего края. Овальная вентральная пластинка расщеплена до середины задней вырезкой. Невысокие кожные зубы разнообразной формы, но чаще всего вееро- и алебардообразные, круглые и асимметричные. Их зубчики довольно длинные и редкие.

Геологический возраст и распространение. Средний девон, верхняя часть наровского горизонта: р. Славянка у дер. Марьина (Ленингр. обл.), руч. Городенка, приток р. Нарвы (Эстония); р. Луга ниже Поречья и рч. Боровенка ниже Боровни (Ленингр. обл.).

История изучения. Мелкие обломки и чешуи, многочисленные на р. Славянке, близ дер. Марьина, послужили Эйхвальду (1844) для установления пяти видов (четыре новых) и двух родов (один новый). Несмотря на указания Агассиса, Пандера и Каде, что все эти виды — синонимы одного вида *Psammosteus*, Эйхвальд неоднократно (1845, 1846, 1860) повторял свои описания, снабдив их схематическими рисунками, позволяющими при наличии коллекции из того же местонахождения определить, какие пластинки послужили для установления отдельных видов.

В описании Э. Эйхвальда кожные зубы называются чешуями. *Cheirolepis splendens* «имеет тело, покрытое весьма-мелкими блестящими, едва в одну треть линии широкими чешуями, почти треугольными, так что верхний полулунный мелко-зазубренный край шире боковых, немного-вырезанных; чешуи лежат весьма-правильными косвенными рядами».

Кожные зубы, подходящие под это описание и рисунок Эйхвальда (1846, фиг. 25; 1860, табл. 57, фиг. 23), покрывают обломки неопределенной формы, иногда с одним целым краем, на который загибаются кожные зубы, покрывающие только одну сторону пластинок; последние, таким образом, определяются как туловищные пластинки. *Ch. unilateralis* основан на обломках чешуй, на которых сидят кожные зубы неправильной формы, обычно ромбические и зазубренные со всех сторон. В 1860 г. Эйхвальд изобразил еще примыкающие к «чешуям» хвостовые «фулькры» — краевые гребешки чешуй.

Кожные зубы, описанные под названием *Ch. uragus*, можно встретить на переднем крае чешуй *Sch. splendens*. Они выпуклые, с зубчиками, взбегающими в виде морщинок к заднему, заостренному концу.

У нового рода *Microlepis* «чешуйки продольно-ромбические, совершенно-гладки, весьма-мелки, с одного края зазубрены». *M. lepidus* «отличается чешуями, в которых число зубчиков невелико и едва простирается до 5; эти же чешуйки, до одной трети линии длиною, образуют косвенные правильные ряды». В 1860 г. Эйхвальд указывает, что края чешуек гладкие, а чешуйки овальные, острые с заднего конца и тупые с переднего. Такие кожные зубы могут быть на коньковых чешуях. Наконец, *M. exilis* был описан из валуна на Ижоре (Эйхвальд, 1844, стр. 12), потом найден в слоях на Славянке (Eichwald, 1846, стр. 304), а впоследствии упоминается опять только из валунов (1860, стр. 1576): «чешуи его весьма-мелки, более или менее ромбичны, но со всех сторон мелко зазубрены; оне расположены большею частию правильными косвенными рядами, совершенно-гладки, блестящи и желто-бурого цвета». Подобные кожные зубы могли принадлежать только чешуям, но относятся ли они к *Sch. splendens*, решить нельзя.

Л. Агассис (Agassiz, 1845, стр. 155) отнес виды Эйхвальда к *Ps. maeandrinus* Ag., но образцы со Славянки, присланные ему Мурчисоном и Кейзерлингом, изобразил под названием *Ps. arenatus*. Г. Каде (Kade, 1958) также отнес виды Э. Эйхвальда к *Ps. maeandrinus*, описав под этим названием и остатки из валуна, найденного в Познани. Эти остатки действительно очень похожи на *Sch. splendens*, а к *Ps. maeandrinus* никакого отношения не имеют.

А. С. Вудворд (Woodward, 1891a, стр. 457) перечисляет виды Эйхвальда в составе Palaeoniscidae, но считает описанные чешуи неопределимыми.

В 1932 г. (стр. 175) Д. В. Обручев отнес все эти виды к *Psammosteus undulatus* Ag., что, как указал В. Гросс (Gross, 1933, стр. 66), неверно, так как последний вид встречается в верхах среднего девона. В. Гросс (стр. 65) склонен был считать их идентичными с *Psammolepis striata*.

В 1940 г. Д. В. Обручев указал, что виды Эйхвальда могут быть отнесены к роду *Schizosteus*. В качестве видового должно быть взято название *«splendens»*, как первое из описанных Эйхвальдом и привязанное к наиболее хорошо охарактеризованной форме кожных зубов.

В. Гросс (Gross, 1942) отметил, что наряду с *Sch. striatus* в обн. Городенка встречаются более крупные бранхиальные пластинки с почти круглыми кожными зубами.

Описание. Форма пластинок *Sch. splendens* оставалась до раскопок в обн. Городенка неизвестной. Теперь это один из наиболее хорошо известных видов.

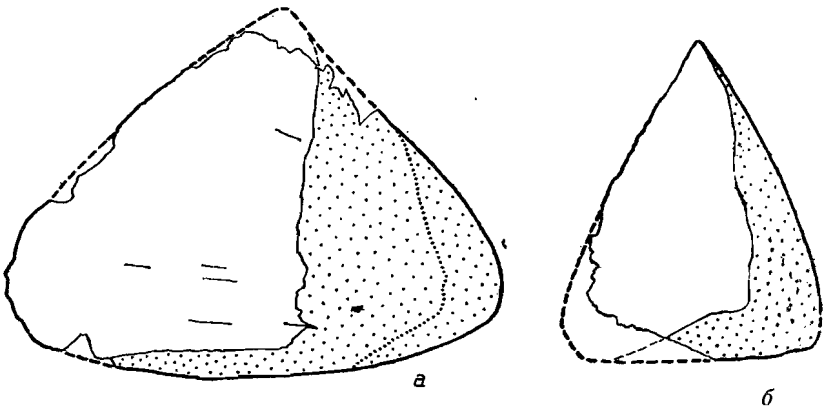



Рис. 25. Бранхиальные пластинки *Schizosteus splendens*.
× 1/4. *а* — Pi 421, *б* — Pi 422 (молодой особи). Городенка; наровский горизонт.

У правой бранхиальной пластинки Pi 421 (рис. 25*а*) внутренний и задний края и передний угол несколько обломаны. Пластинка эврибазальная и широкая; ее ширина (26 см) превышает длину (примерно 19,5 см), $l : w = 0{,}7$. Толщина в дистальной части 2—3 мм, около границы кожных зубов 7 мм, у проксимального края 1 мм. Пластинка почти плоская. Наружный угол закруглен. Боковой и задний края выпуклые и стертые, что затрудняет измерение угла между ними. Судя по форме внешних краев, угол между ними уменьшался в течение индивидуального развития от 81,5 до 52°. На обеих сторонах хорошо выражены линии нарастания (рис. 25*а*), показывающие форму свободной поверхности и общую форму пластинки на более молодых стадиях развития. Отсюда можно сделать выводы относительно роста бранхиальной пластинки. У молодых особей длина пластинки превышала ширину и свободная поверхность на дорзальной стороне была узкая. Затем пластинка интенсивнее росла в ширину, благодаря чему у более взрослых особей ширина пластинки больше длины и свободная поверхность на дорзальной стороне шире — почти половина ширины пластинки. В результате наружный угол и латеральный край направлены больше вперед. Граница кожных зубов дорзально почти прямая и перпендикулярна заднему краю, но в задней части она резко загибается медиально и проходит параллельно заднему краю. Угол этой границы с латеральным краем 47°. Линии нарастания показывают подобный же ход этой границы и у более молодых особей. На вентральной стороне эта граница слегка волнистая. Ширина поверхности без скульптуры достигает здесь 2 см. На ней имеются слабые следы отпавших тессер. На вентральной стороне четко выражены расходящиеся радиально от наружного угла борозды, направленные выпуклостью назад. Кожные зубы (табл. IX, фиг. 2) около наружного угла на дорзальной стороне крупнее (14—16 на 1 см), медиально их величина уменьшается до 23—24 на 1 см. На вентральной стороне их величина колеблется примерно в таких же пределах. Кожные зубы вееобразные, часто с двумя вогнутыми сторонами, образующими острый, направленный вперед и наружу кончик, и с третьей — выпук-

лой; реже алебардообразные, почти квадратные, ромбические, удлиненные и асимметричные, иногда сливающиеся по два. Кожные зубы невысокие, гладкие, четко разграниченные. Количество зубчиков в зависимости от размеров кожных зубов 10—17. Зубчики довольно редкие и длинные, особенно на более пологой медиальной стороне зуба, причем они продолжаются в виде резких ребрышек, не достигающих верхушки зуба. Кожные зубы около заднего края дорзальной стороны имеют острые, направленные назад и наружу верхушки и очень длинные, разветвляющиеся на два зубчики, проходящие в виде ребрышек до верхушек зубов. Располагаются кожные зубы диагональными рядами.

Правая бранхиальная пластинка Pi 422 (рис. 25*б*) принадлежит более молодой особи. Размеры: длина 16,8, ширина (неполная, задний угол обломан) 12 см., $l:w$ могло быть 1,3. Подобное соотношение размеров молодых особей можно восстановить по линиям нарастания Pi 421. Пластинка совершенно плоская, вероятно она уплощена при фоссилизации. Толщина в дистальной части 2—2,5 мм, в проксимальной еще меньше. Латеральный и задний края слегка выпуклые (первый больше), вторичного дентина на них почти нет, угол между ними 74°. Поверхность со скульптурой на дорзальной стороне составляет почти четверть предполагаемой ширины пластинки. На вентральной стороне ширина поверхности без скульптуры 1 см. Граница кожных зубов на обеих сторонах почти не отличается от линий нарастания на Pi 421. Линии нарастания и радиальные борозды выражены слабо. Скульптура отличается тем, что довольно часто встречаются почти круглые и многоугольные кожные зубы. Около заднего края на дорзальной стороне характерная зона кожных зубов с длинными зубчиками (табл. X, фиг. 1, нижний край снимка).

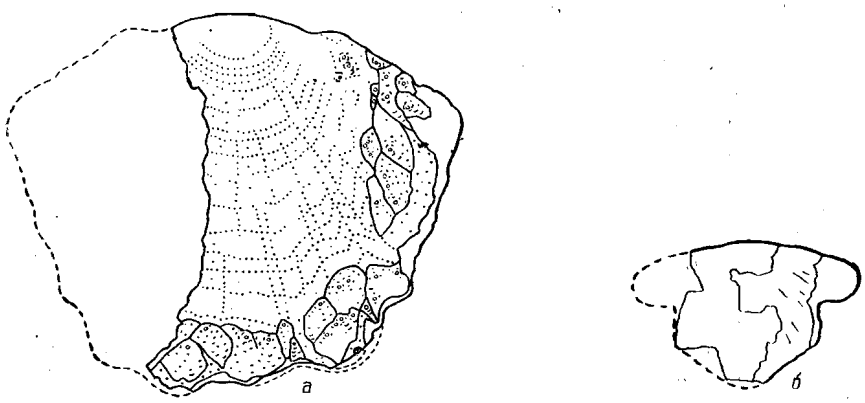



Рис. 26. Ростральные пластинки *Schizosteus splendens*.
× 1/2. *а* — Pi 420, *б* — Pi 428 (молодой особи). Городенка; наровский горизонт.

Обломок переднего угла левой бранхиальной пластинки Pi 430 (табл. X, фиг. 2) заслуживает внимания тем, что на вентральной стороне у внутреннего края находится ряд удлиненных тессер, длиной до 1,6, шириной 0,6 см, с центрами роста около их задних краев. Кожные зубы сидят немного теснее, и их зубчики чуть короче, напоминают скульптуру ростральной пластинки.

У ростральной пластинки Pi 420 (рис. 26*а*) почти вся левая сторона обломана, но может быть реконструирована, так как мы

имеем дело с симметричной пластинкой. Пластинка примерно трапециевидная, длиной 9,7, шириной приблизительно 12 см, $l:w=0{,}8$. Толщина в средней части пластинки около 2 мм, к краям уменьшается до 0,5 мм. В продольном разрезе пластинка плоская. Передний край в середине выпуклый, латеральные части его образуют, вероятно, между собой угол в 115°. Боковые и задний края слегка волнистые. Передний край в средней части немного стерт. Другие края имеют каемку без кожных зубов, которая шире всего около переднего угла (до 1,4 см). Прекрасно выражены линии нарастания, показывающие изменение формы в течение онтогенеза. У молодых индивидов пластинка была относительно шире и короче и по очертанию проще, затем она росла интенсивнее в длину, а задний край ее стал зигзагообразным. Краевая часть покрыта тессерами, образующими полосу шириной до 1,8 см. Одиночные небольшие тессеры встречаются и вне этой зоны. Наряду с весьма мелкими (длина и ширина самой маленькой 2,5 и 1,5 мм) встречаются крупные, длиной и шириной до 1,6 см. Форма тессер асимметричная, иногда ромбическая или треугольная. Тессеры имеют обычно один (реже два и три) центр роста вблизи переднего края. В этом центре находится круглый кожный зуб, вокруг которого расположены концентрическими рядами полулунные или веерообразные кожные зубы, величина которых уменьшается к краям тессеры. Кожные зубы (табл. X, фиг. 3), более крупные около центра роста пластинки, в середине переднего края (17—20 на 1 см), уменьшаются в размерах в краевой части (20—24 на 1 см). Величина и форма их в общем такие же, как на бранхиальной пластинке, но сидят они немного теснее и их зубчики чуть короче.

Pi 428 (рис. 26*б*) принадлежит, по-видимому, более молодой особи. Внешней поверхностью она плотно лежит на куске алевролита, правый и задний края ее обломаны. Длина примерно 3,5, ширина 5,5 см, толщина меньше 0,5 мм. Продольно она слегка выпуклая (высота около 2 мм). Передний край немного выпуклый, левый боковой почти прямой, но в передней части довольно глубоко вырезан. По отпечаткам на породе можно видеть, что кожные зубы круглые или многоугольные, 17—23 на 1 см, уменьшаясь в размерах по мере удаления от переднего края.

Дорзальная пластинка (Pi 426, рис. 27) в общем сердцевидная, почти одинаковой длины и ширины — 28,8 и 30,2 см, $l:w=0{,}9$. Толщина в средней части не превышает 1—2 мм, около краев 0,5 мм. Из-за посмертной деформации трудно выяснить выпуклость пластинки, высота выпуклости была не менее 1,5 см. На переднем крае вырезка длиной предположительно 3, шириной 10 см. На всех краях каемка без скульптуры, шириной 2 см около передних углов и 3 см на заднем крае. Край пластинки и граница кожных зубов волнистые. Центр роста в середине пластинки окружен прекрасно выраженными линиями нарастания (рис. 27), имеющими в средней части более простую конфигурацию, чем в краевой. Судя по линиям нарастания, молодые особи имели более короткую и широкую пластинку. Из центра роста расходятся радиально многочисленные борозды. Тессер нет, за исключением узкой зоны около заднего края, где на правой стороне есть полоса асимметричных, преимущественно удлиненных небольших тессер, а на левой — единичные более крупные тессеры (размеры самой большой: длина 1,1, ширина 1,8 см). Внутренняя сторона недоступна. Скульптура (табл. XI, фиг. 1) очень близка к скульптуре бранхиальных пластинок. Кожные зубы у центра роста небольшие (30—34 на 1 см), дальше от него сразу увеличиваются, 14—16 на 1 см, а по-

том уменьшаются к периферии, где их 24—27 на 1 см. В центральной части кожные зубы круглые, реже многоугольные, между ними попадаются очень мелкие зубы простой формы. Ближе к краям преобладают вееро- и алебардообразные и ромбические кожные зубы.

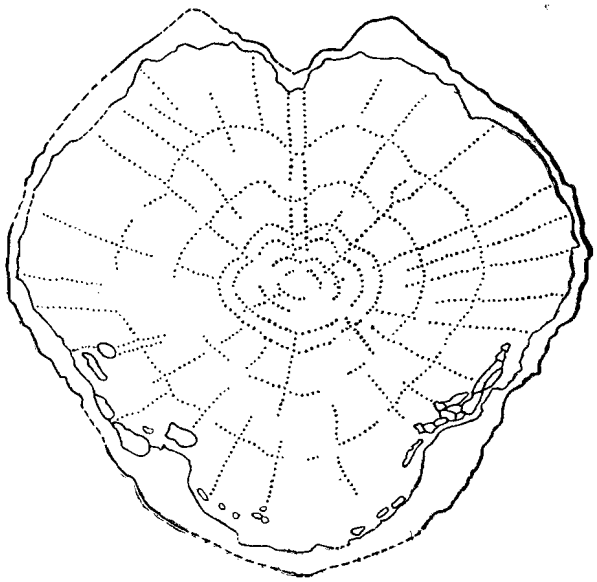


Рис. 27. Дорзальная пластинка *Schizosteus splendens*.
Pi 426, × 1/4. Городенка; иаровский горизонт.

Вентральная пластинка (Pi 425, рис. 28) представлена главным образом отпечатком. От самой пластинки сохранились только фрагмент правой стороны задней вырезки и левый край. Пластинка имела в общем овальные очертания. Длина ее достигала, вероятно, 31, ширина 24,5 см, $l : w = 1{,}2$. Толщина около вырезки 2 мм, у левого края 1—2 мм. Несмотря на деформацию, видно, что пластинка поперечно довольно сильно выпуклая (рис. 28*б*). Продольная выпуклость меньше. Из-за деформации наклон боков различен: правого 45°, левого 39°. Высота пластинки примерно 7 см. Задняя вырезка, видимо, достигала центра роста в середине длинной оси пластинки, длина ее могла быть 15,5 см. Края вырезки в общем прямые, в задней части выпуклые, у начала выпуклости ширина 4,5 см. Внутрипанцирный дентин ограничен полоской шириной 0,4—0,9 см у правого края вырезки. Внешний край без кожных зубов, шириной не меньше 0,7—0,8 см. Скульптура около вырезки сохранилась. Встречаются асимметрично-многоугольные (пяти-шестиугольные) и ромбические, реже веерообразные кожные зубы, 16—18 на 1 см. Они довольно выпуклые, гладкие, с неострой асимметрично расположенной верхушкой. Зубчики короткие и частые (в среднем 19—21), редко разветвляются на две короткие ветви. Кожные зубы сидят плотно, но четко обособлены друг от друга. Иногда между крупными встречаются очень мелкие простые кожные зубы. Несмотря на небольшие отличия, скульптура очень близка к скульптуре дорзальной пластинки.

Чешуи разнообразной формы и величины. Одна из передних чешуй (Pi 405, рис. 29*а*), асимметрично-трапециевидной формы, имеет длину 2,4, ширину 3 см, толщину около 0,5 мм. Передние края несут

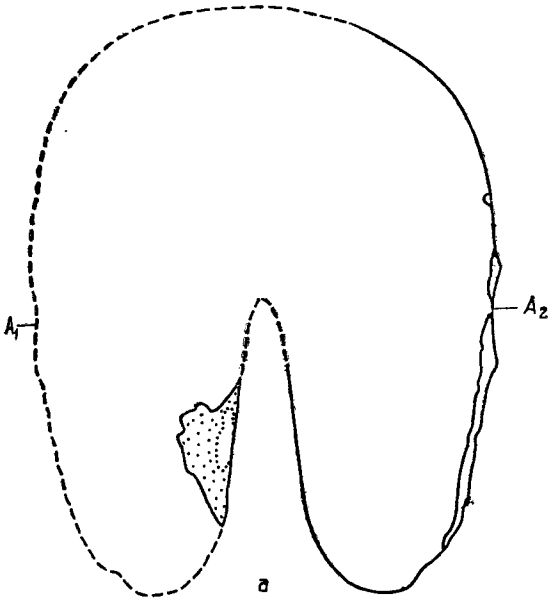



Рис. 28. Вентральная пластинка *Schizosteus splendens*.
*а* — Pi 425, × 1/4. *б* — то же, разрез. Городенка; наровский горизонт.

кайму без кожных зубов, шириной до 0,6 см. Чешуя немного выпуклая. Кожные зубы вееро- и алебардообразные и ромбические, расположены диагональными рядами. На одном из задних краев узкая полоска гребешков, характерная для вида. Pi 441 (табл. XI, фиг. 2*а*; рис. 29*б*), по-видимому, ромбическая. Один из передних краев обломан. Длина сохранившейся части 1,6, ширина 2,5 см, толщина 0,5—1 мм. Скульптура (табл. XI, фиг. 2*б*) у заднего угла несколько стерта, состоит из многоугольных и веерообразных кожных зубов. На заднем крае ряд правильно расположенных преимущественно прямоугольных кожных зубов. Описанные чешуи располагались на нижней поверхности хвоста.

Чешуя Pi 432 (табл. XI, фиг. 3; рис. 29*в*) неправильно-прямоугольной формы. Длина и ширина ее почти равны — около 1,5 см. Чешуя Pi 431 тоже прямоугольная (рис. 29*г*), имеет два центра роста, вокруг которых расположены кожные зубы. Размеры: длина 1,5, ширина (неполная) 1,4 см. Более длинный из передних краев зубчатый. Прямо-

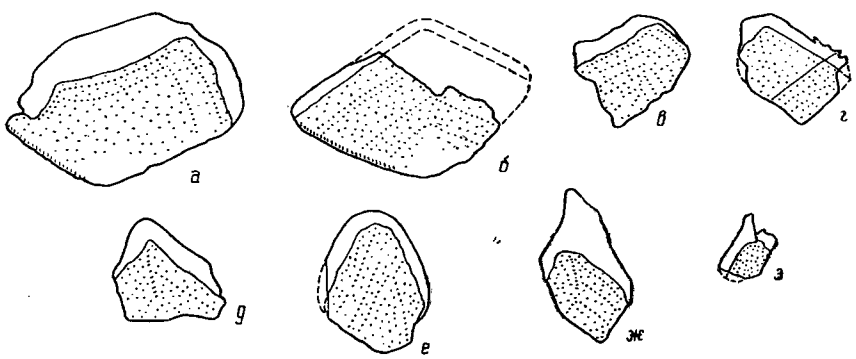



Рис. 29. Чешуи *Schizosteus splendens*.
× 1. *а* — Pi 405, *б* — Pi 441, *в* — Pi 432, *г* — Pi 431, *д* — Pi 433, *е* — Pi 435, *ж* — Pi 436, *з* — Pi 437. Городенка; наровский горизонт.

угольная чешуя Pi 433 (табл. XI, фиг. 4, рис. 29*д*) имеет длину и ширину 1,3 см. У чешуи Pi 435 (табл. XI, фиг. 5; рис. 29*е*) длина уже превышает ширину: 2 и 1,4 см. Pi 436 (табл. XI, фиг. 6; рис. 29*ж*) еще более удлиненная. Поверхность без скульптуры, покрывавшаяся соседними чешуями, очень широкая — примерно половина площади чешуи. Небольшая ромбическая чешуя Pi 437 (табл. XI, фиг. 7; рис. 29*з*) имеет передние края различной формы. Один прямой, другой более короткий, с глубокой выемкой, служившей, вероятно, для более прочного контакта с соседней чешуей.

Размеры цельных чешуй (в см):

| | Pi 405 | Pi 432 | Pi 436 | Pi 437 |
|---|---|---|---|---|
| Длина | 2,4 | 1,6 | 2,0 | 0,9 |
| Высота | 3,0 | 1,5 | 1,2 | 0,7 |

Материал по коньковым чешуям скудный. Кожные зубы (табл. XII, фиг. 1) удлиненные, направлены верхушками назад, длина их 1—1,5 мм. У бокового края встречаются валики длиной до 4 мм. Зубчики довольно длинные.

На схематической реконструкции дорзальной и вентральной стороны (рис. 30) изображены лишь контуры ростральной, бранхиальной, дорзальной и вентральной пластинок. Ширина туловища была не меньше 72 см. Длина животного около 108 см. Дана и реконструкция молодой особи с дорзальной стороны (рис. 31).

Сравнение. По форме кожных зубов *Sch. splendens* имеет некоторое сходство с *Sch. toriensis*, *Sch. striatus*, а также с неопределенными видами *Schizosteus* из наровского горизонта Ленинградской области.

Бранхиальная пластинка молодых особей по форме весьма близка к бранхиальным пластинкам молодых особей *Sch. striatus*. Позже рост пластинки шел более интенсивно в ширину, в результате чего ширина становилась больше длины. Судя по линиям нарастания бранхиальных пластинок *Sch. heterolepis*, *Sch. toriensis* и *Sch. striatus*, у последних такое явление не имело места. Бранхиальная пластинка *Sch. splendens* имеет большое сходство с бранхиальными пластинками представителей других родов — *Tartuosteus giganteus* и *Pycnosteus palaeformis*.

Ростральные пластинки *Schizosteus splendens* и *Sch. striatus* отличаются тем, что у первого на краю пластинки встречаются тессеры.

У *Sch. asatkini* дорзальная пластинка небольшая, примерно почкообразной формы, ширина ее несколько превышает длину, на переднем крае широкая, но неглубокая вырезка. У *Sch. splendens* дорзальная пластинка больше. Ее форма в грубых чертах сердцевидная, а длина и ширина почти одинаковые; около заднего края есть тессеры, отсутствующие у *Sch. asatkini*. Вырезка переднего края уже и глубже. У молодых особей пластинка больше походила на дорзальную пластинку *Sch. asatkini*. Дорзальная пластинка *Sch. striatus* удлиненно-овальная, длина превышает ширину, и передний край, по-видимому, прямой.

Крупная овальная вентральная пластинка *Sch. splendens* с глубокой вырезкой, сильно отличается от небольшой почти круглой, с короткой вырезкой вентральной пластинки *Sch. asatkini* и похожа на вентральную пластинку *Sch. striatus*.

*Sch. splendens* имел более широкое туловище, чем *Sch. striatus*.

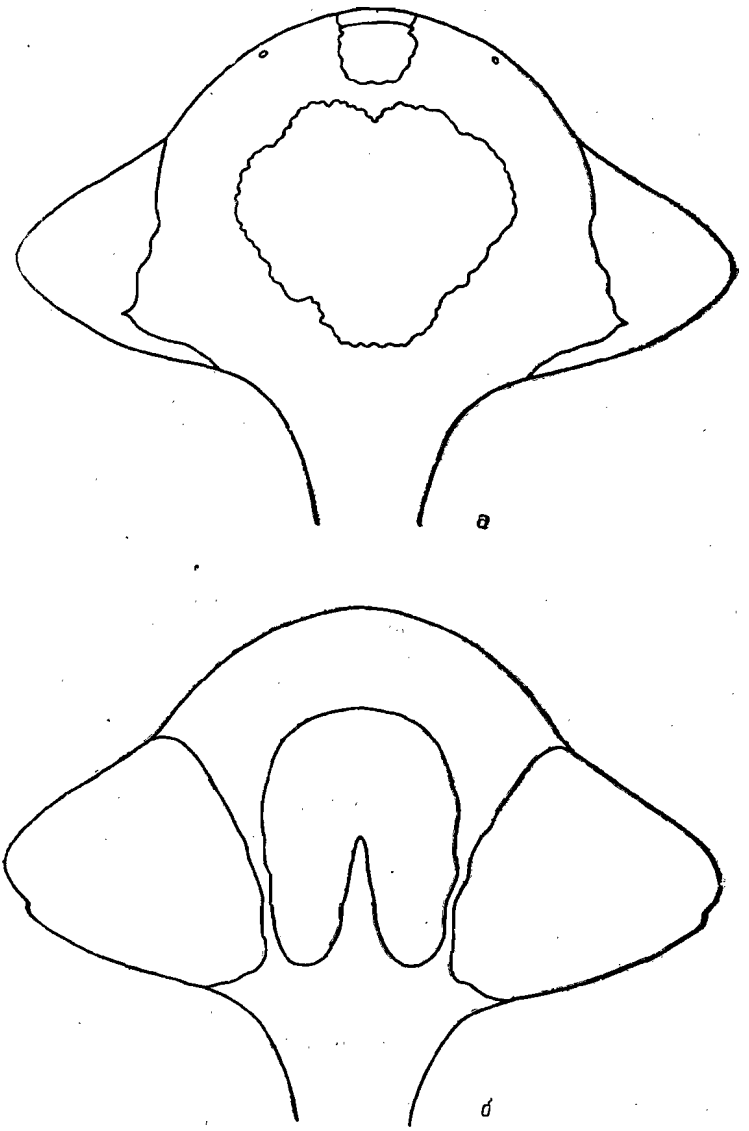
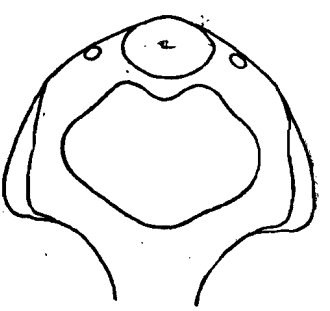



Рис. 30. Реконструкция *Schizosteus splendens*.
× 1/8. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона.



ис. 31. Реконструкция молодой особи *Schizosteus splendens*.

## *Schizosteus striatus* (Gross, 1933)

Табл. XII, фиг. 2—4; табл. XIII—XVIII; рис. 32—46

1933а. *Psammolepis striata* n. sp. — Gross, стр. 12; табл. 1, фиг. 10; рис. 2В.
1935. *Psammolepis striata* — Gross, стр. 14.
1940а. *Schizosteus striatus* (Gross) — Обручев, стр. 766; рис. 1б.
1947б. *Schizosteus striatus* (Cross) — Обручев, стр. 195; табл. L, фиг. 7; рис. 54.

Происхождение названия: striatus — полосатый.

Голотип. Фрагмент передней части бранхиальной пластинки, оригинал В. Гросса (табл. 1, фиг. 10), коллекция К. К. Орвику, ГМ АНЭ, Pi 397. Руч. Городенка, левый приток р. Нарвы, Эстония; средний девон, наровский горизонт.

Диагноз. Вид средней величины. Толщина пластинок невелика. Дорзальная пластинка удлиненная, $l : w = 1{,}2$. Вентральная пластинка овальная, вырезка доходит до центра роста около геометрического центра. На бранхиальной и посторбитальной пластинках и на коньковых чешуях кожные зубы часто сливаются в длинные валики, на вентральной и ростральной они сосочко- или шляпообразные, на чешуях чаще всего ромбические. Размеры кожных зубов небольшие, зубчики мелкие и очень частые.

Геологический возраст и распространение. Наровский горизонт и основание арукюльских слоев среднего девона. В Эстонии — Городенка. В Ленинградской обл. верхняя часть наровского горизонта: рч. Боровенка ниже д. Боровни, р. Луга между дер. Поречье и Киноши, Лемовжа у дер. Хотнежи; основание арукюльских слоев: рч. Боровенка, р. Луга у Хилка, Гатчина и Химози близ Гатчины.

История изучения. В 1933 г. В. Гросс изобразил только дорзальную сторону фрагмента бранхиальной пластинки. В 1937 г. он упоминает *Psammolepis striata* для сравнения с *Drepanaspis lipperti*. На принадлежность *Psl. striata* к роду *Schizosteus* указал Д. В. Обручев в 1940 г.

Описание. Бранхиальные пластинки. Более полные (Pi 706, 423, 424, 443) — пластинки молодых особей, взрослые — фрагментарны. Pi 397 (голотип) требует дополнительного описания. Это — почти плоский фрагмент, лежащий вентральной стороной на породе, 12,6 см в длину, 3,5 см в ширину и 1,8—3 мм в толщину. Передний цельный край выпуклый и стертый. На обломке сохранились следы границы кожных зубов, которая вблизи переднего угла латерально выпукла, а дальше почти прямая и параллельная линиям нарастания. Угол этой границы с латеральным краем 27°. Скульптура (табл. XII, фиг. 2) состоит преимущественно из слившихся в валики кожных зубов. Ближе к латеральному краю их 24—27 на 1 см, а медиально до 28—31 на 1 см. Валики параллельны линиям нарастания. Кроме валиков, длина которых достигает 15 мм, встречаются отдельные удлиненные или асимметричные кожные зубы. Кожные зубы и валики плоские или слегка выпуклые, гладкие, с очень короткими частыми зубчиками, которые у границы кожных зубов становятся почти незаметными. Кожные зубы и валики сидят плотно, особенно дальше от латерального края. На пластинке видны небольшие углубления, по-видимому результат прижизненных повреждений. Дно покрыто очень мелкими простыми асимметричными кожными зубами. О характере скульптуры вентральной стороны можно судить по небольшому обломку, который удалось снять с породы, и по отпечаткам кожных зубов. Она состоит из отдельных кожных зубов, местами сливающихся в короткие валики. Видны радиальные борозды, направленные к дистальному углу.

Кожные зубы дорзальной стороны одного из образцов (табл. XII, фиг. 3) плоские, с короткими зубчиками, часто сливаются в полоски, параллельные границе кожных зубов и линиям нарастания и косые по отношению к наружному краю пластинки. На 1 см 38—44 ряда кожных зубов. На другом обломке кожные зубы несут заметную выпуклость, направленную вершинкой назад, и более крупные зубчики (табл. XII, фиг. 4). На вентральной стороне кожные зубы сливаются реже. Здесь скульптура представлена очень короткими валиками (Pi 446, табл. XIII, фиг. 1) или отдельными куполовидными кожными зубами (табл. XIII, фиг. 2).

Pi 446 — фрагмент передней части бранхиальной пластинки (рис. 32) дает представление о строении этой пластинки у взрослой особи. На этом образце (в основном отпечатке) видны следы внешнего края, граница кожных зубов дорзальной стороны и линии нарастания. Угол между границей кожных зубов и внешним краем 32°, т. е. больше, чем у голотипа.

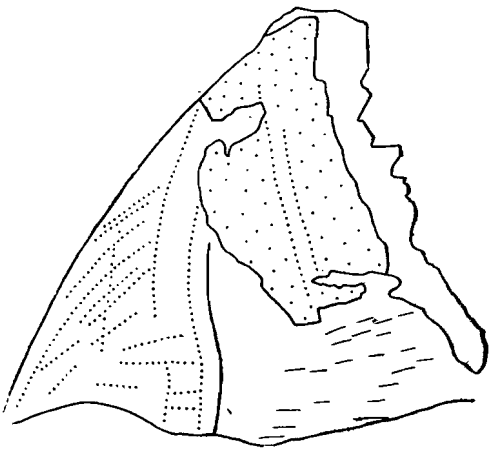


Рис. 32. Фрагмент передней части бранхиальной пластинки *Schizosteus striatus*. Pi 446. × 1/2. Городенка; наровский горизонт.

Из пластинок молодых особей самая крупная Pi 706 (рис. 33*а*). Ширина ее 10,5, длина (неполная) 9,5 см, $l : w \sim 1{,}3$, толщина 0,5—2 мм. Пластинка выпуклая поперечно, особенно в латеральной части. Наружный угол закруглен и очень слабо стерт. Латеральный край немного выпуклый, задний и внутренний чуть вогнутые. Угол между латеральным и задним краями 82°. Ширина поверхности со скульптурой на дорзальной стороне 4,1 см. Вдоль заднего края узкая полоска с кожными зубами доходит почти до внутреннего края. Скульптура из длинных валиков, особенно частых у медиальной границы кожных зубов; у наружного угла чаще отдельные крупные кожные зубы и короткие валики.

Pi 423 — отпечаток пластинки (рис. 33*б*) длиной примерно 12, шириной 7 см, толщиной 0,5—1 мм. У Pi 443 (рис. 33*в*) поверхность со скульптурой на дорзальной стороне несколько шире.

Наиболее полный экземпляр — правая бранхиальная пластинка Pi 424 (рис. 33*г*) с обломанным передним углом — самая маленькая: ширина 3,8 см, длина не меньше 7,5 см, толщина 0,5 мм, $l : w \sim 1{,}9$. Пластинка слегка выпуклая поперечно. Наружный угол закруглен. Латеральный край немного стертый, в передней части почти прямой, в задней выпуклый. Задний край слегка волнистый. Угол между латеральным и задним краями 78°, меньше, чем у Pi 706. Поверхность со скульптурой на дорзальной стороне (вентральной стороной пластинка лежит на породе) узкая (шириной до 1,2 см). Граница кожных зубов в общем прямая, около наружного угла волнистая. Линии нарастания выражены слабо. Скульптура, в задней части пластинки стертая, из отдельных кожных зубов или коротких валиков. Кожные зубы около латерального края крупные (18 на 1 см) и несколько отличаются от

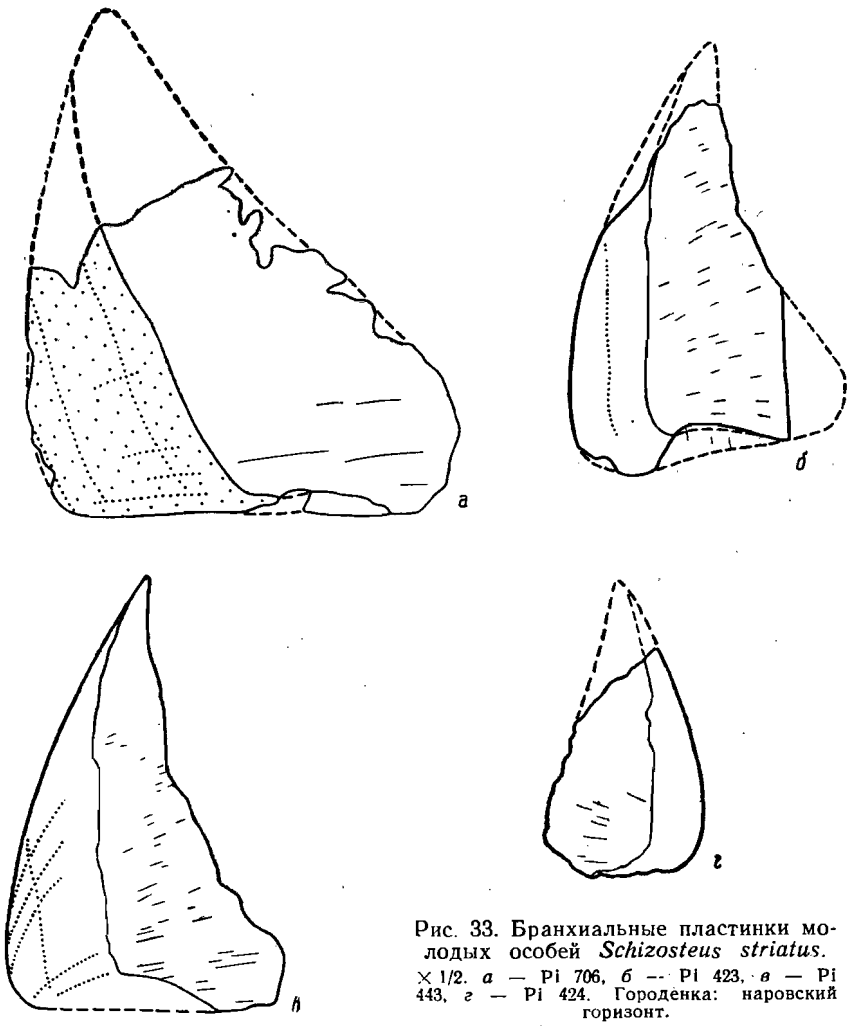



Рис. 33. Бранхиальные пластинки молодых особей *Schizosteus striatus*. × 1/2. *а* — Pi 706, *б* — Pi 423, *в* — Pi 443, *г* — Pi 424. Городенка: наровский горизонт.

остальных. Они асимметричные, удлиненные, довольно высокие, с направленными к переднему углу верхушками; сидят не очень плотно; зубчики длиннее. В преобладающей части кожные зубы мельче (до 26 на 1 см), плоские, часто сливаются в короткие валики, параллельные границе кожных зубов, сидят плотно, зубчики мелкие и частые.

Главным образом по образцам Pi 706 и 446 сделана реконструкция бранхиальной пластинки взрослой особи (рис. 34).

Ростральная пластинка (Pi 401, табл. XIII, фиг. 3*а*) сохранилась почти целиком. Длина 6, ширина 7,9 см. Размеры полной пластинки по реконструкции (рис. 35*а*) 6,5 и 8,3 см: ширина превышает длину, $l : w = 0{,}8$. Толщина 0,5—1 мм. Пластинка выпуклая поперечно, ось выпуклости примерно на уровне передней трети длины. Высота выпуклости 4 мм. Правая и левая части переднего края образуют тупой угол в 155°. Боковые края, по-видимому, параллельны длинной оси пластинки, задний край немного выпуклый. Боковые края и задний край несут каемку без кожных зубов шириной до 1 см. Недалеко от центра роста, в середине переднего края, более четко выражены линии нарастания, показывающие, что $l : w$ изменялось с ростом незначительно. Хорошо выражены расходящиеся от

центра роста радиальные борозды. В середине заднего края имеется небольшая одиночная тессера. Кожные зубы (табл. XIII, фиг. 3*б*) редко сливаются по два—три, преимущественно около заднего края. Количество их на 1 см в центре 21—23, на периферии 36—39. По сравнению с другими пластинками величина кожных зубов сильно колеблется. Вблизи центра роста они асимметричные, почти круглые или четырехугольные, гладкие, с тупой верхушкой, выступающей

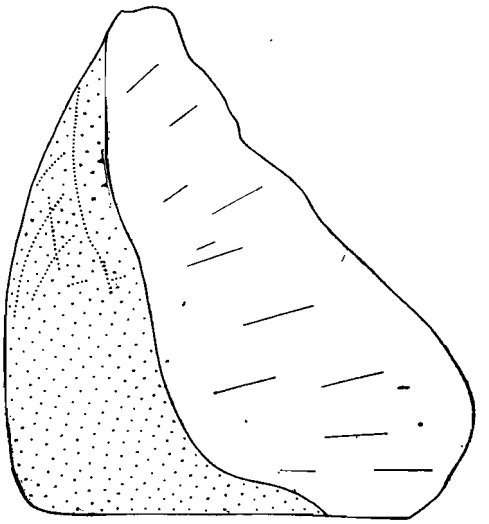


Рис. 34. Реконструкция бранхиальной пластинки *Schizosteus striatus*, $\times 1/3$.

сосочкообразно на плоском основании. Коротких зубчиков, разделяющихся иногда на два, здесь 9—14. В краевой части наряду с уменьшением величины кожных зубов изменяется их форма, она часто веерои алебардообразная, с направленными к центру окостенения суженными кончиками, или в виде коротких валиков, образованных слиянием двух-трех кожных зубов. Зубчиков, в зависимости от размеров зубов, 17—25. Около центра роста кожные зубы сидят реже, а в периферийной части плотнее.

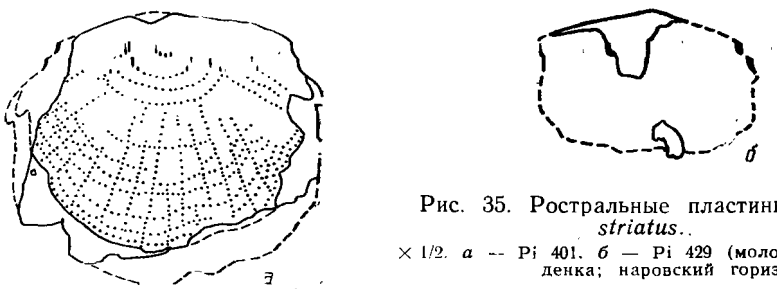


Рис. 35. Ростральные пластинки *Schizosteus striatus*.
$\times$ 1/2. *а* — Pi 401, *б* — Pi 429 (молодой особи). Городенка; наровский горизонт.

Небольшая пластинка Pi 429 (рис. 35*б*) в виде отпечатка длиной 3,5 см, шириной не меньше 5,5 см, $l : w = 0{,}6$, короче и шире, чем Pi 401. Толщина 0,5 мм. Правая и левая части слегка стертого переднего края образуют угол в 147°. В передней части кожные зубы довольно мелкие и редкие, на переднем крае крупнее и удлиненные. Кожных зубов 14—16 на 1 см, они высокие, с вогнутыми боками, слегка наклоненными назад верхушками (табл. XIV, фиг. 1) и плоскими основаниями. Зубчики довольно длинные (особенно со стороны центра роста), тонкие и касаются друг друга. Число их, в зависимости от величины зубов, 11—16. Около заднего края кожные зубы сидят плотнее — 25 на 1 см; они круглые или вытянутые вдоль пластинки, или асимметричные. По сравнению с Pi 401 имеется ряд отличий: $l : w$ меньше, угол переднего края острее и характер скульптуры, особенно в передней части, иной.

Вероятно, это пластинка молодой особи *Sch. striatus*, но не исключено, что она принадлежит другому виду.

Посторбитальная пластинка Pi 445 (табл. XIV, фиг. 2; рис. 36) почти полная. По хорошо выраженным линиям нарастания можно восстановить форму пластинки. Ширина ее 5,4, длина (полная) 11,5 см, $l : w = 2{,}1$. Толщина 0,5—1 мм. Форма треугольная: судя по линиям нарастания, она мало изменялась в течение роста. Передняя латеральная часть загнута вниз. Центр роста примерно на границе передней трети длины латерального края. Впереди от него на вентральной стороне имеется полоска кожных зубов. Возле центра роста латеральный, слегка выпуклый край стерт. Передний и медиальный края имеют полоску без скульптуры шириной 2—3 мм. Около центра роста и вдоль латерального края кожные зубы шляпообразные, частью куполовидные или асимметричные, вершинки направлены к латеральному краю и заднему углу. Их 24—28 на 1 см. Около переднего и особенно медиального края они мельче и сливаются в короткие валики; число 38—40 на 1 см.

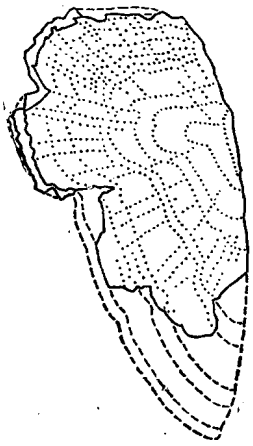


Рис. 36. Посторбитальная пластинка *Schizosteus striatus*. Pi 445. × 1/2. Городенка; наровский горизонт.

Скульптура фрагмента задней части пластинки (Pi 398, табл. XIV, фиг. 3) состоит в основном из параллельных линиям нарастания коротких узких валиков, иногда из отдельных вееро- и алебардообразных и асимметричных кожных зубов; у краев их 37—41 на 1 см, в центре 34—37. Кожные зубы и валики плоские, гладкие, с очень мелкими частыми зубчиками.

Реконструкция дорзальной пластинки по фрагменту Pi 444 (рис. 37) правдоподобна, так как линии нарастания сохранились прекрасно. Пластинка овальная, передний край, по-видимому, прямой. Максимальная ширина примерно на уровне центра роста, лежащего приблизительно в центре пластинки. Длина пластинки 20,5, ширина 17 см, $l : w = 1{,}2$. Пластинка тонкая (1—1,5 мм) и слабо выпуклая. Край без кожных зубов в передней части имеет ширину 1—1,2 см. Расходящиеся радиально от центра роста дугообразные борозды выражены очень хорошо. Судя по линиям нарастания, форма пластинки изменялась в течение роста мало. Возле центра роста кожные зубы куполовидные или удлиненные, а дальше от него шляпообразные, характерные для некоторых вентральных пластинок. На некотором расстоянии от центра роста, за одной более ясно выраженной линией нарастания, отстоящей от центра в направлении ширины пластинки на 3,5 см, кожные зубы приобретают вееро- или алебардообразную форму или сливаются в короткие валики (табл. XIV, фиг. 4). На фиг. 1, табл. XV видны кожные зубы периферической части пластинки. Величина кожных зубов уменьшается, как правило, от центра роста к краям.

Два экземпляра вентральной пластинки хорошей сохранности, по размерам и форме примерно одинаковые, овальные, с вырезкой на заднем крае. Pi 710 (рис. 38) имеет длину 25, ширину 16 см, $l : w = 1{,}5$. Толщина 3—4 мм, у краев без скульптуры 0,5—1,5 мм. От-

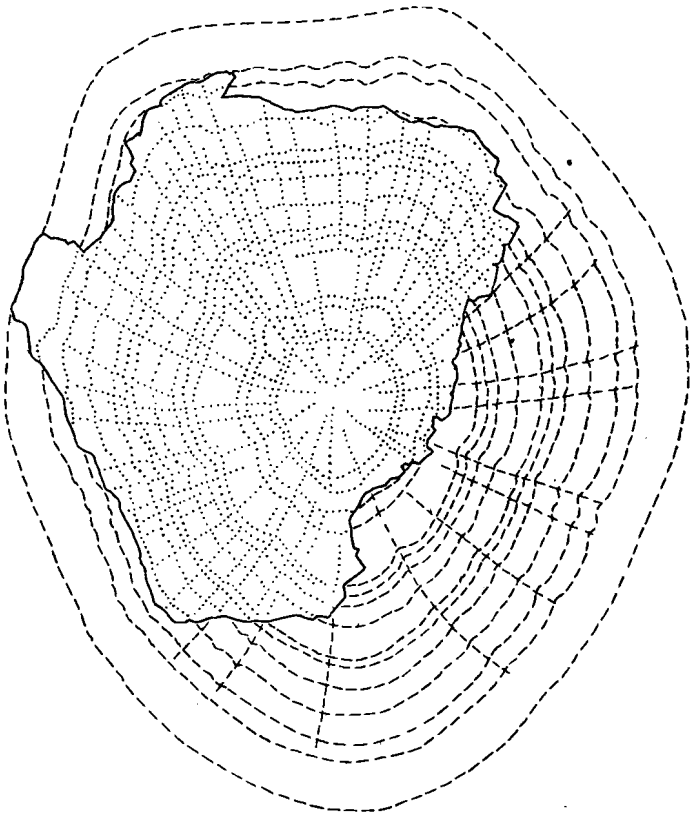


Рис. 37. Дорзальная пластинка *Schizosteus striatus*.
Pi 444, × 1/2. Городенка; наровский горизонт.

носительно большая толщина пластинки связана с ее положением и функцией (защитой нижней стороны тела). Высота пластинки 5,5 см, стороны из-за деформации образуют различный угол с горизонтальной поверхностью — правая сторона 42°, левая 46°. На рис. 38 изображена одна линия нарастания (остальные плохо прослеживаются), показывающая форму пластинки на более ранней стадии роста. От середины пластинки начинается задняя вырезка, которая впереди шире (до 1,3 см), а сзади у́же (0,9 см). На следующей стадии роста ширина вырезки опять увеличивается. Длина вырезки 14 см, ширина у задней границы кожных зубов 5 см. Пластинка окаймлена полосой без кожных зубов, ширина которой в передней части около 1 см, в задней до 4 см. Вырезка закрыта тессерами, впереди удлиненными и относительно небольшими. К заднему краю они увеличиваются в размерах от 0,3 до 1,6 см. На переднем крае пластинки имеется несколько небольших тессер. Центральная часть пластинки стерта и состоит из вторичного дентина. Вырезка с тессерами лежит на 2—3 мм выше стертой нижней поверхности.

Pi 711 (рис. 39) имеет длину 22,5, ширину (неполную) 14 см; $l : w \sim$ $\sim 1{,}4$; она немного короче и шире, чем Pi 710. Высота одинаковая — 5,5 см, так же как и толщина (0,5—4 мм). Наклон правой стороны пластинки 54°, левой 40°. Длина вырезки могла быть 12,5 см, ширина в средней части 3 см, а около задней границы кожных зубов 5,5 см. Таким образом, вырезка значительно шире вырезки первой пластинки.

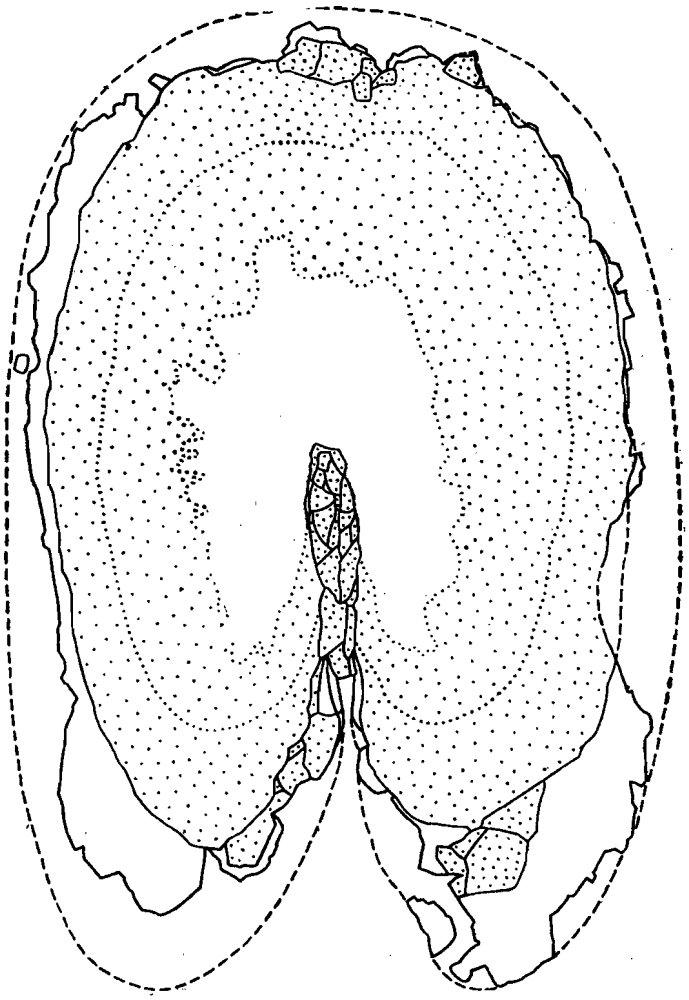


Рис. 38. Вентральная пластинка *Schizosteus striatus*.
Pi 710, × 1/2. Городенка; наровский горизонт.

Вырезка и весь задний край пластинки покрыты асимметричными тессерами 0,3—2 см в диаметре. Кожные зубы на обеих пластинках куполо-, вееро- или алебардообразные, около края второй пластинки они образуют короткие валики.

Размеры вентральной пластинки ПИН, № 220/583 (табл. XV, фиг. 2) вдвое меньше; она принадлежит более молодой особи и имеет 11 см в длину и 9 — в ширину, высота выпуклости 1,5 см, толщина около 3 мм. Не хватает задней части. Задняя вырезка постепенно расширяется назад, края ее не цельные. Левая сторона пластинки в передней части вырезки несколько пододвинута под правую. Пластинка, за исключением центрального поля в 2 см шириной, несет ясные радиальные борозды и слабо заметные концентрические полосы нарастания. Средняя часть пластинки шириной 5 см из-за стертости кожных зубов выделяется в виде почти плоского дна с блестящей поверхностью. Кожные зубы лучше сохраняются в бороздах, между ними они более стерты. Кожные зубы имеют 0,5 мм в диаметре, очень редко сливаются в короткие концентрические ребрышки до 1,5 мм длиной. В нестертом состоя-

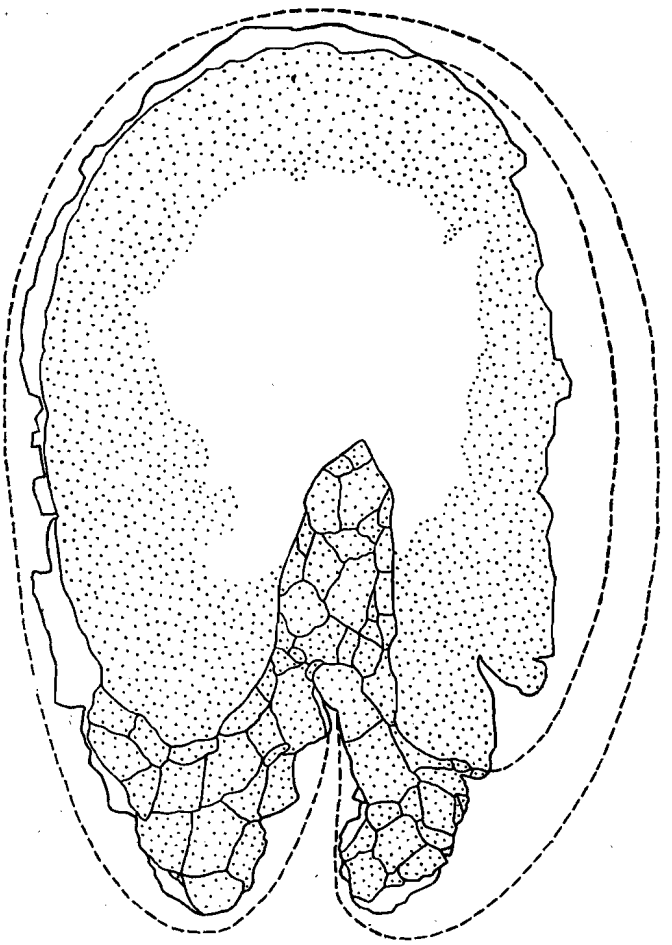


Рис. 39. Вентральная пластинка *Schizosteus striatus*.
Pi 711. × 1/2. Городенка; наровский горизонт.

нии они имеют характерную шляповидную форму (табл. XVI, фиг. 1), т. е. не представляют равномерной выпуклости, как у других псаммостеид, а разделяются на две зоны — центральную выпуклую (тулью) и плоскую периферию из зубчиков (поля). Выпуклая часть в большинстве случаев наклонена к заднему концу пластинки. Такую форму кожные зубы имеют преимущественно на периферии, в центре же форма более обычная псаммостеидная. В стертом виде они имеют разную форму, более или менее приближающуюся к треугольно-веерообразной, острым углом направленной к центру пластинки, с вогнутыми боковыми сторонами и выпуклой наружной. Однако эта форма выражена менее резко, чем у *Sch. splendens*, переходя часто в округлую, пятиугольную или ромбическую.

Край вырезки (табл. XVII, фиг. 1) слегка вогнутый. Концентрические ряды кожных зубов, приближаясь к нему, загибаются к центру, так что возле самого края кожные зубы вытянуты параллельно ему, достигая 1 мм в длину.

Pi 399 — фрагментарная пластинка молодой особи с очень хорошо сохранившейся скульптурой (табл. XVI, фиг. 2) из асимметрично-многоугольных или почти круглых, реже веерообразных, местами ради-

ально вытянутых, гладких с тупыми сосочкообразными верхушками кожных зубов; в центральной части их 20—22 на 1 см, в краевой 21—23.

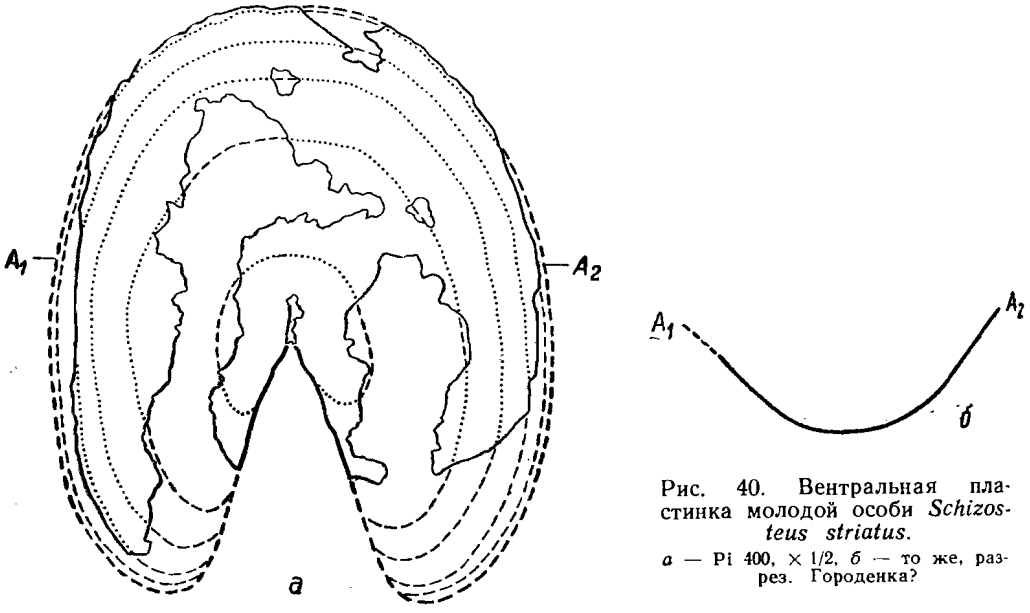



Рис. 40. Вентральная пластинка молодой особи *Schizosteus striatus*.
*а* — Pi 400, × 1/2, *б* — то же, разрез. Городенка?

Pi 400 (рис. 40) тоже фрагментарна. Полная пластинка могла иметь длину 10,5, ширину 8,5 и высоту 3 см. Толщина около 0,5 мм. Наклоны сторон: правой 49°, левой 46°. Вырезка начинается от центра роста. Ширина ее до 1,7 см. Центральная часть пластинки не стерта. Линии нарастания показывают, что на более молодых стадиях пластинка имела примерно одинаковую длину и ширину и была плоской, тогда как позже она приобретала удлиненную форму и становилась выпуклой.

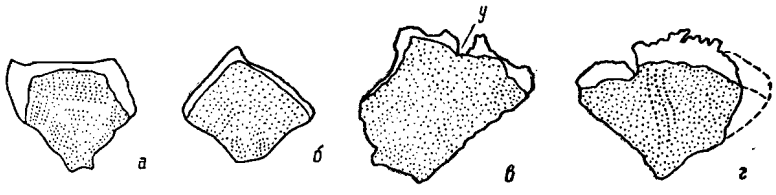



Рис. 41. Тессеры *Schizosteus striatus*.
× 1. *а* — Pi 410, *б* — Pi 414, *в* — Pi 409, *г* — Pi 413; *y* — место выхода канала боковой линии. Городенка; наровский горизонт.

Небольшие пластинки (рис. 41) напоминают чешуи, так как имеют довольно широкие и плоские передние края без скульптуры. Однако форма их неправильна, на задних краях отсутствует бахрома гребешков и скульптура состоит не из квадратных и ромбических кожных зубов, а из асимметричных, веерообразных и вытянутых параллельно передним краям, напоминая скульптуру крупных пластинок, особенно ростральной. Возможно, что это т е с с е р ы. Pi 410 (рис. 41*а*)

длиной 1,4 и шириной 1,7 см, неправильно-пятиугольная. Три передних края несут каемку без кожных зубов, шириной 1—3 мм. Pi 414 (рис. 41*б*) квадратная, имеет почти равную длину и ширину — 1,4 и 1,5 см. Каемка на передних краях узкая — до 1 мм. Особого внимания заслуживают пластинки неправильной формы, с сильно зубчатым передним краем, лишенным кожных зубов. Pi 409 (табл. XIII, фиг. 4; рис. 41*в*) неправильно-квадратная; длина ее 1,9 см, неполная ширина 2,1 см. На одном из передних краев довольно глубокое углубление (*у*). Скульптура из неправильных, веерообразных и удлиненных кожных зубов, 28—31 на 1 см.

Pi 413 (рис. 41*г*) неправильно-треугольная, длиной 1,8 см, неполной шириной 1,9 см. Выпуклый передний край лишен кожных зубов на ширину до 4 мм, сильно зубчатый и несет такое же углубление, как Pi 409. Pi 415 имеет асимметричную удлиненную форму, длина ее 1,1, ширина 2 см. На ней такое же углубление, как и на других экземплярах. Эти углубления — места выхода сенсорных каналов, пронизывающих пластинки. Зубчатые края служили для более прочного контакта между пластинками, имеющими каналы. Подобные пластинки не найдены у других псаммостеид.

Наиболее полная коньковая чешуя — Pi 417 (рис. 42), длиной 5,6, шириной 2,5 см и толщиной 1—2 мм. Задний конец немного стерт и состоит из вторичного дентина. Поперечно средняя часть чешуи плоская и

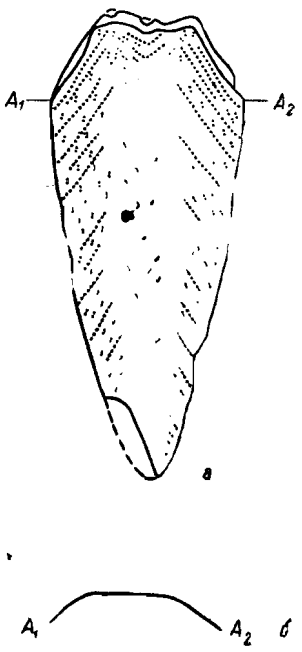



Рис. 42. Коньковая чешуя *Schizosteus striatus*.
× 1. *а* — Pi 417, *б* — то же, разрез. Городенка; наровский горизонт.

бока образуют с ней угол: правый 32°, левый 40°. Угол между боками 108°. На переднем угловатом крае каемка шириной до 1 мм без кожных зубов. Скульптура из коротких валиков длиной 0,5—4 мм или, преимущественно в средней части, из удлиненных ромбических кожных зубов, гладких с короткими зубчиками, а на переднем конце иногда с длинными.

Pi 419 несколько меньше, длиной 3,7 см, в разрезе крышеобразная. Ее бока образуют угол в 71°. Задний кончик из вторичного дентина. В средней части удлиненные кожные зубы, а на краю короткие валики длиной до 2,5—3 мм.

Скульптура коньковых чешуй (табл. XVII, фиг. 2) — из удлиненных кожных зубов, направленных вершинкой назад. Зубчики образуют пониженную периферию. Вдоль кожного зуба идет довольно резкое ребро, которое у средних зубов расположено симметрично посередине, а у боковых смещается медиально. Кожные зубы идут косыми рядами, от боковых краев к середине и назад и сходятся под острым углом на средней линии. Краевые кожные зубы более узкие и часто сливаются в ребрышки; на внутренней стороне они занимают бо́льшую или меньшую зону у заднего конца и расположены более беспорядочно, а зубчики их продолжаются в виде ребрышек часто до самой верхушки.

У переднего края они расположены очень густо, надвигаясь друг на друга и образуя валик. Передний край чешуи обычно немного выщерблен, а на внутренней поверхности иногда есть продольная бороздка.

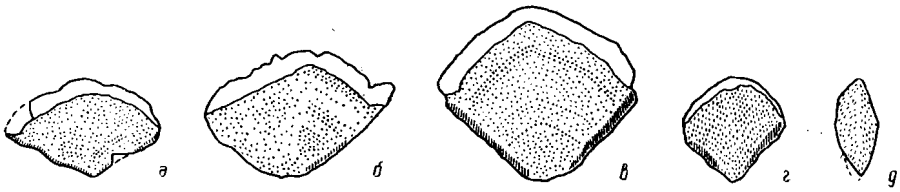



Рис. 43. Чешуи *Schizosteus striatus*.
× 1. *а* — Pi 407, *б* — Pi 403, *в* — Pi 402, *г* — Pi 406, *д* — Pi 438. Городенка; наровский горизонт.

Чешуи разнообразной величины и формы. Широкие ромбические располагаются ближе к туловищу. Pi 407 (табл. XVII, фиг. 3; рис. 43*а*) длиной 1,2, шириной 1,9 см, толщиной меньше 0,5 мм, с выпуклым передним краем без кожных зубов, шириной 1,5—2 мм. Задние края почти прямые, образуют угол в 125°. Стертая скульптура состоит из мелких квадратных и ромбических кожных зубов, образующих диагональные ряды. На 1 см кожных зубов 29—34. Зубчики короткие и развиты преимущественно на двух передних краях кожных зубов. Верхушка, особенно около заднего угла чешуи, довольно острая. На задних краях чешуи бахрома из удлиненных кожных зубов. Другая ромбическая чешуя (Pi 408) немного меньше. Ее ширина 1,7, длина 1 см. Передний край угловатый. Задние прямые края, несущие бахрому удлиненных кожных зубов, образуют угол в 125°. Ромбическая чешуя Pi 403 (рис. 43*б*) несколько неправильной формы, крупнее: длина 1,7, ширина 2,4 см, $l:w$ больше. Передние зубчатые края несут каемку без скульптуры, шириной 2—3 мм.

Pi 402, 406 и 438 — квадратные чешуи. Pi 402 (табл. XV, фиг. 3; рис. 43*в*) длиной 2,3, шириной 2,6 см, с немного выпуклыми передними почти прямыми задними краями. Pi 404, длиной 2,6 и шириной 2,9 см, с передним дугообразным краем. Скульптура (табл. XVI, фиг. 3) такая же, как у других образцов. Pi 406 (табл. XV, фиг. 4; рис. 43*г*) немного меньше других, одинаковой длины и ширины — 1,4 см. Pi 438 (рис. 43*д*) вытянутая, находилась, вероятно, на хвостовом плавнике. Длина ее 1,1, ширина 0,4 см.

Кроме кожных зубов ромбического типа, на чешуях имеется скульптура, напоминающая скульптуру вентральной пластинки (табл. XVIII, фиг. 1) и дорзальной стороны бранхиальной пластинки (табл. XVIII, фиг. 2). Так, на чешуе, изображенной на фиг. 1 табл. XVIII, почти две задние трети занимают шляповидные кожные зубы, а передняя часть и боковые края покрыты плоскими удлиненными. Длина чешуи 9 мм. На крупной чешуе (ПИН, № 220/585), длиной 11 и шириной 18 мм, у заднего конца зона шляповидных кожных зубов, остальная поверхность занята плоскими удлиненными. У чешуи (табл. XVIII, фиг. 2) только плоские удлиненные кожные зубы, большей частью слившиеся в ребрышки, с крутым мелкозубчатым задним краем и пологим ясно зубчатым передним. Длина 12 мм.

Pi 416 (рис. 44; табл. XVIII, фиг. 3) — кусок задней части хвоста, с чешуями, залегающими примерно в их первоначальном положении. Длина 10, ширина 13 см. Преобладают правые чешуи, видимые с внутренней стороны. Они почти квадратные или ромбические и распо-

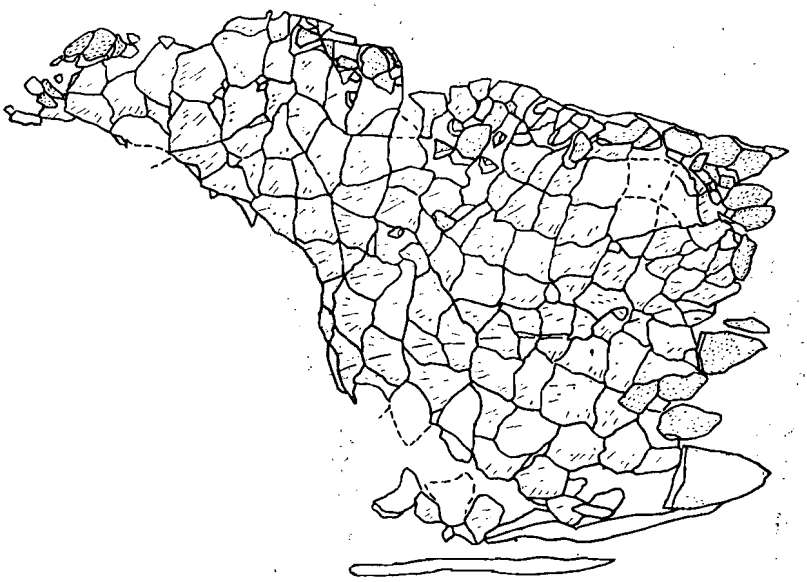


Рис. 44. Задняя часть хвоста *Schizosteus striatus*.
Pi 416, × 2/3. Городенка; наровский горизонт.

ложены диагональными рядами. Поскольку чешуи покрывают краями друг друга, их величину можно измерить там, где некоторые из них отпали. Размеры (в см):

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Длина | 0,95 | 1,2 | 1,3 | 1,3 | 1,2 | 1,35 | 1,35 | 1,0 | 1,2 |
| Ширина | 1,5 | 0,9 | 1,05 | 1,2 | 1,1 | 1,0 | 1,1 | 1,1 | 0,5 |

На некоторых чешуях нижней половины хвоста видны слабо выраженные борозды, может быть следы канала боковой линии. Выяснить значение этих борозд можно шлифованием, которое не проводилось, чтобы не повредить образец. Подобные борозды не описаны не только у других псаммостеид, но и у других *Heterostraci*. На краях образца есть и левые чешуи, в большинстве в виде обломков. Размеры целых чешуй (в см):

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Длина | 0,9 | 0,85 | 1,35 | 1,2 |
| Ширина | 0,55 | 0,5 | 0,85 | 0,7 |

Форма чешуй ромбическая или удлиненная. С внешней стороны чешуи покрыты короткими валиками или удлиненными кожными зубами. Сохранилось несколько сдвинутых вентральных коньковых чешуй. Две передние лежат почти целиком в породе, и видны только их продольные разрезы. Длина их (неполная) 5,8 и 4,7 см. От третьей чешуи сохранился задний конец, поверхностный слой которого состоит почти целиком из вторичного дентина.

На основании описанного материала даются реконструкции дорзальной и вентральной сторон (рис. 45), а также реконструкция молодой особи (рис. 46).

Сравнение. Для вида характерна скульптура, состоящая на бранхиальной и посторбитальной пластинках и иногда на коньковых чешуях из длинных валиков. Слияние кожных зубов в валики у других видов *Schizosteus* не встречается, у древних псаммостеид оно описано у *Psammolepis proia*, *Pycnosteus tuberculatus* и *Psammosteus bergi*. В роде

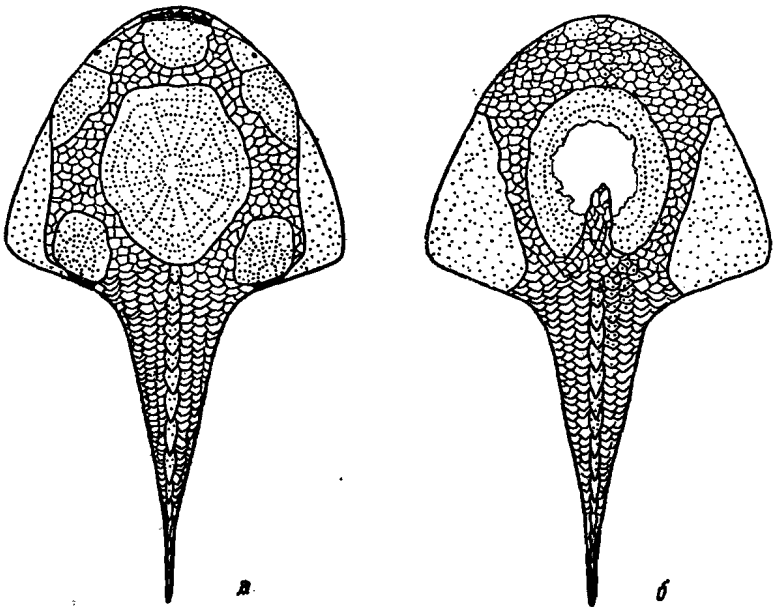


Рис. 45. Реконструкция *Schizosteus striatus*. × 1/8. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона.

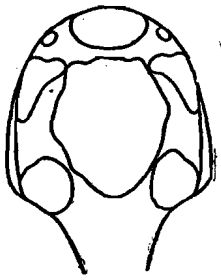


Рис. 46. Реконструкция молодой особи *Schizosteus striatus*.

*Psammosteus* оно очень распространено. Своеобразны шляпо- и сосочкообразные кожные зубы на вентральной и ростральной пластинках и иногда на чешуях. Местами встречаются почти круглые, веерообразные, асимметричные и многоугольные кожные зубы, которые можно спутать с кожными зубами *Sch. splendens*, однако последние крупнее. Бранхиальная пластинка *Sch. striatus* длиннее и у́же, чем у *Sch. splendens*, вероятно она ближе по форме к бранхиальной пластинке *Sch. heterolepis*.

Ростральная пластинка короче и шире, чем у *Sch. splendens*, и лишена краевых тессер, больше напоминая *Drepanaspis gemuendenensis*. Посторбитальная пластинка в задней части так же узка, как у *Sch. heterolepis*. Дорзальная пластинка у́же, чем у *Sch. splendens*, вентральная в общем близка к вентральной пластинке *Sch. splendens* — у обеих задняя вырезка начинается примерно в центре роста, который находится около геометрического центра пластинки. Судя по линиям нарастания, форма вентральных пластинок молодых особей *Sch. striatus* очень напоминает форму вентральной пластинки *Sch. asatkini*, хотя вырезка у первых несколько длиннее.

### *Schizosteus asatkini* Obruchev, 1940

Табл. XIX, фиг. 1—2; табл. XX, фиг. 1; рис. 47

1940а. *Schizosteus asatkini* sp. nov. — Обручев, стр. 766; рис. 1*в*, *г*.
1958. *Schizosteus asatkini* Obr. — Обручев, стр. 46.

Происхождение названия: по фамилии Б. П. Асаткина (1903—1942), из коллекции которого происходит голотип.

Голотип. Вентральная, дорзальная и часть бранхиальной пластинки одного индивида (табл. XIX, фиг. 1); колл. Б. П. Асаткина;

ПИН, № 220/489. Р. Луга, правый берег близ дер. Тверди; низы арукюльских слоев живетского яруса среднего девона.

Диагноз. Типовой вид рода *Schizosteus*. Мелкая форма (молодой экземпляр?). Дорзальная пластинка почти плоская, вентральная выпуклая, ширина обеих больше длины. Задняя вырезка широкая, доходит почти до центра вентральной пластинки. Кожные зубы мелкие, округлые, куполовидные, на бранхиальной пластинке разнообразной формы — округлые, ромбические или вытянутые.

Геологический возраст и распространение. Кроме типового местонахождения, мелкие обломки со сходными кожными зубами найдены в верхней части наровских слоев (хотнежская пачка) на рч. Боровенке (приток Плюссы) ниже дер. Боровня, и в низах лужских слоев на р. Плюссе у дер. Кропивна и в дер. Химози близ Гатчины.

Описание. Вентральная пластинка (табл. XIX, фиг. 1) имеет 9 см в ширину и около 9,5 см в длину, выпуклость ее достигает 2,5 см, толщина до 0,7 мм. Хорошо выражены радиальные борозды и линии нарастания, очерчивающие центр окостенения, а у края задней вырезки загибающиеся вперед. Задняя вырезка имеет 3,2 см в длину, занимая треть длины пластинки. Она доходит до центра окостенения, расположенного позади геометрического центра пластинки: она широкая уже у переднего конца и расширяется до 3 см у заднего края пластинки. Передний край последней, видимо, закруглен.

Кожные зубы (табл. XIX, фиг. 2) мелкие, имеют в среднем 0,5 мм в диаметре, на периферии пластинки немного меньше. Они округлые, куполовидные, соприкасаются друг с другом короткими зубчиками. Зубчики продолжаются в виде гребешков, взбегающих по стенкам купола, не доходя до его вершинки, обычно несколько уплощенной. Вершинка обычно немного асимметрична, наклонена назад и медиально.

Сохранность дорзальной пластинки (рис. 47), лежащей почти в нормальном положении относительно вентральной, значительно хуже, ее контуры устанавливаются приблизительно. Она шире вентральной, достигает 11 см в ширину и 9 см в длину. Передний край

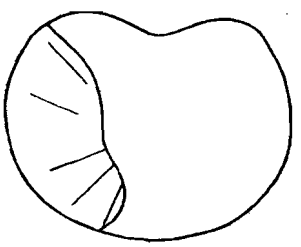


Рис. 47. Дорзальная пластинка *Schizosteus asatkini*. ПИН, № 220/489. × 1/3. Р. Луга. Тверди; арукюльские слои.

немного вогнут, глубина вогнутости 1 см, задний закруглен. Пластинка совершенно плоская. На нижней поверхности отломанного с левой стороны куска пластинка несет валики, которые расположены так же, как у *Drepanaspis gemuendenensis* (рис. 10; см. также стр. 43).

Кожные зубы такие же, как на вентральной пластинке, но их вершинки чаще заострены и наклонены назад.

Форму бранхиальной пластинки установить нельзя, так как от нее сохранился только фрагмент заднего конца, надвинутый на вентральную пластинку и открытый с брюшной стороны (табл. XIX, фиг. 1). Он имеет ширину 3,5 см и толщину 1,5 мм. Латеральный угол закруглен, от него расходятся слабо заметные радиальные борозды. Линии нарастания параллельны боковому краю и заворачивают медиально у заднего.

Кожные зубы (табл. XX, фиг. 1) местами несколько удлинены, но в общем сохраняют ту же форму и величину, как на средних пластинках.

Позади вентральной пластинки имеются незначительные остатки крупной чешуи, шириной 1,5 см, с ромбическими кожными зубами, и коньковой чешуи, с более удлиненно-ромбическими кожными зубами.

Сравнение. *Sch. asatkini* отличается от *Sch. striatus* относительно более широкой формой обеих средних пластинок и формой кожных зубов, не сливающихся в гребешки и равномерно куполовидных. От *Sch. splendens* его отличают округлая форма кожных зубов и значительно меньшие размеры. От *Sch. heterolepis* отличием служит равномерная и небольшая величина кожных зубов на дорзальной и вентральной стороне. Относительно широкая форма средних пластинок особенно характеризует описываемый вид.

## Род Tartuosteus Obruchev, 1961

1933a. *Psammolepis* — Gross, стр. 11 (pars).

Происхождение названия: по городу Тарту.

Типовой вид. *Psammolepis gigantea* Gross, 1933a.

Диагноз. Очень крупные формы, ширина бранхиальной пластинки до 60 см. Вентральная пластинка сравнительно длинная и узкая, сильно выпуклая, без тессер, с глубокой узкой вырезкой сзади, прикрытой тессерами, часто срастающимися с пластинкой. Дорзальная пластинка круглая, без тессер. Бранхиальная в виде вытянутого треугольника, ширина которого больше его длины. Кожные зубы мелкие.

Геологический возраст и распространение. Средний девон, арукюльские и буртниекские слои Эстонии, Латвии и Ленинградской области; верхний девон, косминские слои Тимана (?).

История изучения. Описав в 1933 г. новый вид, *Psammolepis gigantea*, В. Гросс высказал сомнение в том, действительно ли он относится к роду *Psammolepis*, так как неизвестно, имеются ли на его пластинках тессеры, а виды без тессер должны быть из этого рода выделены.

*Psl. gigantea* была в диссертации Д. В. Обручева (1943) выделена в новый род *Tartuosteus* на основании данных, сообщенных В. Паулем, добывшим исключительной сохранности материал в течение своих многолетних раскопок в Тамме, на восточном берегу оз. Выртсъярв (Эстония). Знакомство в 1951 г. с коллекцией В. Пауля в фондах ГМ АНЭ в Таллине позволило Д. В. Обручеву сделать рисунки и уточнить диагноз рода (опубликованы в 1961 г.). В той же статье дано описание *T. giganteus* и *T.* (?) *ornatus* (Rohon).

Дополнительное изучение *T. giganteus* заставляет изменить диагноз рода. По величине и форме кожных зубов дорзальные пластинки, отнесенные Д. В. Обручевым (1961, рис. 1*a*, 3; Pi 151, 152) к *T. giganteus*, принадлежат *Psammolepis proia* из тех же местонахождений. Единственные дорзальные пластинки, принадлежность которых к *Tartuosteus* не вызывает сомнений, это — дорзальные пластинки *T. maximus*, скульптура которых идентична со скульптурой остальных пластинок вида. Они (рис. 59—61) показывают, что дорзальная пластинка *Tartuosteus* имела в грубых чертах круглую форму с центром роста примерно в геометрическом центре пластинки и была лишена тессер. Эти признаки сближают *Tartuosteus* с *Schizosteus splendens* и *Pycnosteus*.

Характеристика и сравнение. К этому роду относятся очень крупные формы — *T. giganteus* и *T. maximus*. Только последние представители *Pycnosteus* имеют близкие к ним размеры. Отсутствием

тессер на вентральной и дорзальной пластинках *Tartuosteus* отличается от *Psammolepis* и *Psammosteus* и сближается с *Schizosteus*, *Pycnosteus* и *Ganosteus*. По сравнению с *Pycnosteus* задняя вырезка имеет меньшую величину. Бранхиальная пластинка длинная, как у *Schizosteus* и *Psammolepis*, но широкая, приближаясь к *Pycnosteus*. Малой величиной и небольшой зазубренностью кожных зубов *Tartuosteus* отличается в первую очередь от *Pycnosteus*, *Ganosteus* и *Psammolepis*.

Принадлежность *T.* (?) *luhai* и *T.* (?) *ornatus* к роду *Tartuosteus* пока неясна. Пропорции и форма бранхиальных пластинок этих видов такие же, как у *T. giganteus* и *T. maximus*, но полоса без скульптуры на вентральной стороне значительно шире, что свойственно более поздним видам *Pycnosteus* и роду *Psammosteus*. Кроме того, на задней половине дорзальной пластинки *T.* (?) *luhai* есть тессеры, похожие на тессеры *Psammolepis*. *T.* (?) *ornatus* имеет относительно небольшие размеры.

Объем рода. К роду *Tartuosteus* относятся, кроме типового вида, *T. maximus* Mark-Kurik n. sp. и, под вопросом, *T.* (?) *luhai* Mark-Kurik n. sp., а также *T.* (?) *ornatus* (*Rohon*).

## *Tartuosteus giganteus* (Gross, 1933)

Табл. XX, фиг. 2—3; табл. XXI, фиг. 1; рис. 48—55

1933a. *Psammolepis gigantea* n. sp. — Gross, стр. 11; табл. I, фиг. 8; рис. 1D, 2C, D, 3.
1935. *Psammolepis gigantea* Gross — Gross, табл. 2, фиг. 4.
1961. *Tartuosteus giganteus* (Gross) — Обручев, стр. 108—110; рис. 1*б*, 2.

Происхождение названия: giganteus — гигантский.

Голотип. Бранхиальная пластинка, оригинал В. Гросса (табл. 1, фиг. 8); Геологический музей университета, Берлин. Обн. Хааслава на руч. Мыра (приток р. Эмайыги), Эстония; средний девон, арукюльские слои.

Диагноз. Крупный вид, с довольно сильно выпуклой и расщепленной сзади примерно до середины вентральной пластинкой, почти по всей длине наружной поверхности которой идет полоса массивной губчатой ткани. Бранхиальная пластинка длинная и широкая, толщиной до 1,5 см. Кожные зубы очень мелкие (в среднем 0,3 мм), округлые или вытянутые, с относительно длинными и редкими зубчиками.

Геологический возраст и распространение. Арукюльские слои среднего девона Эстонии, в обнажениях: Тамме на берегу оз. Выртсъярв, Хааслава на руч. Мыра, Калласте на берегу Чудского оз., г. Тарту (Тяхтвере, Арукюла); Ленинградской области: рч. Вейенка у дер. Лядинки, р. Саба у Осьмина, р. Луга у Хилка и дер. Клескуши, р. Оредеж у Ново-Сиверской.

История изучения. Вид установлен В. Гроссом в 1933 г. по бранхиальной пластинке. В 1961 г. Д. В. Обручев выделил его как типовой вид рода *Tartuosteus*.

Описание. Вентральная пластинка. Pi 135 (рис. 48) почти цельная и лежит на глыбе твердого песчаника, вследствие чего ее внутренняя поверхность недоступна. Пластинка овальная, передняя часть шире задней. Ширина 28, длина 44,3 см. Пластинка поперечно и продольно довольно выпуклая. Ее передняя часть менее выпуклая (рис. 48, $A_1 — A_2$), в средней (рис. 48, $Б_1 — Б_2$) дно пластинки плоское (шириной 7 см), в задней выпуклое (рис. 48, $B_1 — B_2$). Бока наклонены под углом 42° к дну. Высота в средней части 8,7 см, толщина здесь 1,2 см, около краев 1—2 мм. Направление радиальных

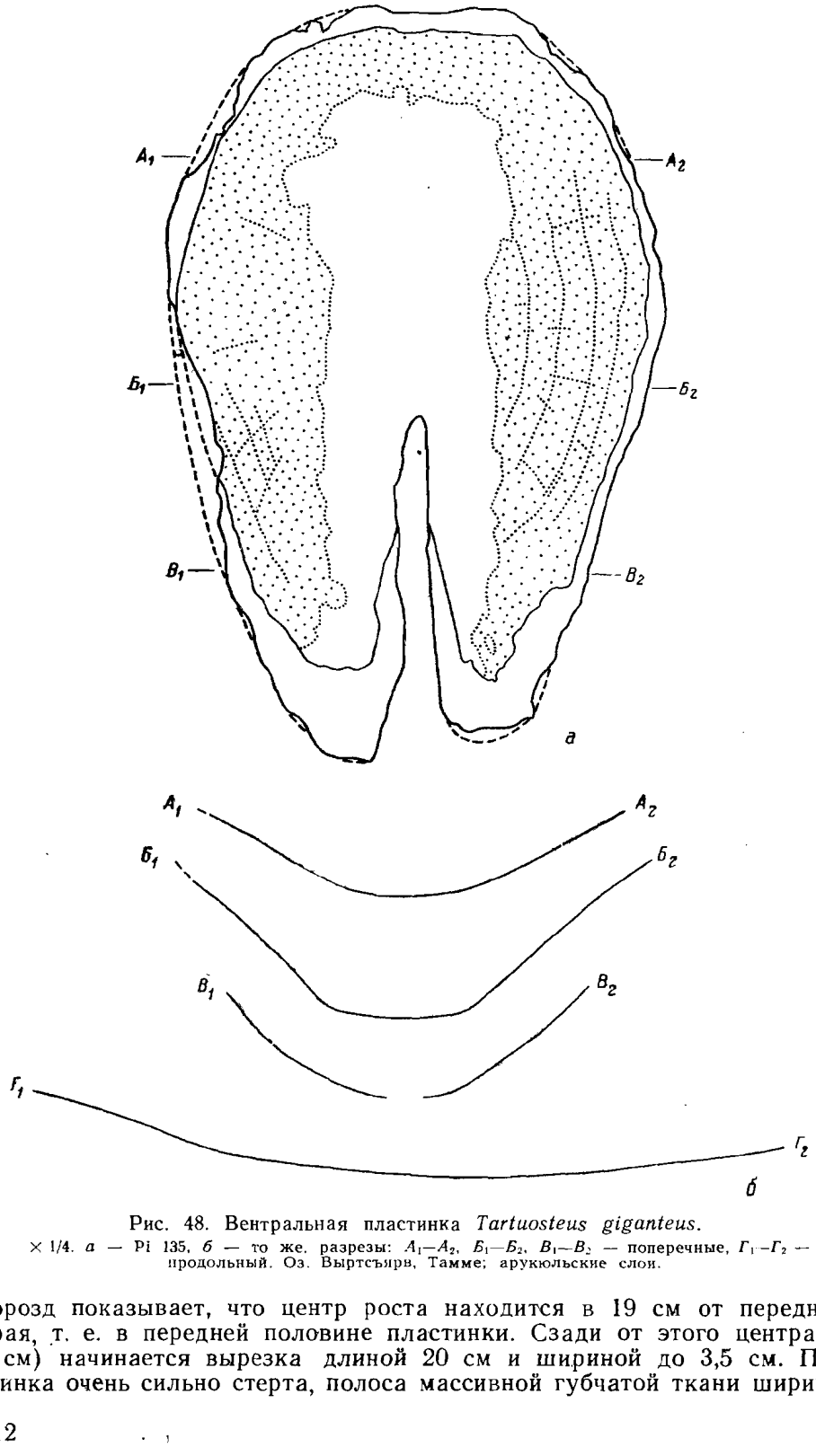



Рис. 48. Вентральная пластинка *Tartuosteus giganteus*.
× 1/4. *а* — Pi 135, *б* — то же, разрезы: $A_1$—$A_2$, $Б_1$—$Б_2$, $B_1$—$B_2$ — поперечные, $Г_1$—$Г_2$ — продольный. Оз. Выртсъярв, Тамме; арукюльские слои.

борозд показывает, что центр роста находится в 19 см от переднего края, т. е. в передней половине пластинки. Сзади от этого центра (в 6 см) начинается вырезка длиной 20 см и шириной до 3,5 см. Пластинка очень сильно стерта, полоса массивной губчатой ткани шириной

9,5—12,5 см, окаймляющая заднюю вырезку, простирается почти до переднего края пластинки. Края лишены скульптуры на ширину 1,5—1,8 см спереди и по бокам пластинки и до 5,5 см — в задней части. Кожные зубы очень мелкие, расположены правильными диагональными рядами. Около полосы массивной спонгиозы их примерно 27 на 1 см. Они (табл. XX, фиг. 2*а*) несколько вытянутые, более или менее круглые или асимметричные. Количество зубчиков, довольно длинных, особенно на латеральной стороне зуба, 6—12, они иногда дихотомируют. Около краев кожные зубы мельче (30—32 на 1 см) и вытянуты продольно (табл. XX, фиг. 2*б*).

Почти полная вентральная пластинка Pi 136 (рис. 49), шириной 26 и длиной 40 см, отличается сильно выпуклой задней частью. Максимальный наклон боков 56°. Задняя вырезка, длиной 19, шириной до 2 см, начинается в 3 см позади центра роста, находящегося в 19 см от переднего края пластинки. Вырезка закрыта тессерами, в передней части удлиненными, а в задней четырехугольными или асимметричными, длиной 0,5—3,8, шириной 0,6—1,8 см. Часть тессер и широкая полоса вдоль пластинки стерты и запломбированы вторичным дентином.

У первого экземпляра вырезка была, вероятно, первоначально также закрыта тессерами. $l:w$ у обеих пластинок равно 1,5. Линии нарастания показывают, что у более молодых особей пластинка имела удлиненную форму.

Правая бранхиальная пластинка Pi 156 (рис. 50*а*) цельная, только внутренний край немного обломан. Она эврибазальная и широкая. Орнаментированная часть дорзальной стороны имеет ширину 19 см. Вентральная сторона покрыта плотным песчанистым конгломератом, и скульптура видна лишь в немногих местах. Размеры: длина 32, ширина 35,6 см, толщина у границы кожных зубов 1,5 см, у переднего края 4—7 мм, у заднего 2—4 мм, у внутреннего 1—3 мм, $l:w = 0{,}9$. Наружный угол округленный. Латеральный и задний края прямые, из массивной губчатой ткани. Угол между ними 54°. Пластинка в поперечном направлении немного выпукла дорзально. Кожные зубы вентральной стороны такие же мелкие, как на вентральных пластинках. Их в середине около латерального края 26—30 на 1 см, они здесь вытянутые или почти круглые. У внутреннего края они мельче: 36—38 на 1 см, преобладают продольно вытянутые.

Левая бранхиальная пластинка Pi 153 (рис. 50*б*) чуть меньше: ширина ее 34, длина 28 см, передний угол обломан; $l:w = 0{,}8$. Латеральный край слабо выпуклый, задний немного вогнутый, угол между ними 49°. Они сравнительно мало покрыты массивной губчатой тканью, только на вентральной стороне у латерального края есть полоса шириной 5—9 мм. Поверхность, свободная от кожных зубов, на вентральной стороне довольно узкая, шириной 1,5 см. Кожные зубы сохранились лучше у Pi 154 (табл. XX, фиг. 3). Их относительно длинные зубчики разветвляются иногда на две короткие ветви.

Коньковые чешуи имеют различную величину и форму в зависимости от их положения на хвосте. Pi 157 (рис. 51), вероятно, дорзальная из передней части хвоста, так как она относительно короткая и широкая. Ширина 5,4, длина 5,8 см, толщина до 5 мм, высота 2,1 см, $l:w = 1{,}1$. Она крышеобразно выпуклая, угол между сторонами 98°. Кожные зубы мелкие, удлиненные. Чешуи Pi 158, 159, 175 стерты в меньшей или большей степени. Их можно считать вентральными. Pi 158 (рис. 52) удлиненная, шириной 4,3, длиной 8 см. Задний конец обломан и покрыт вторичными кожными зубами. Толщина 4,5—7 мм,

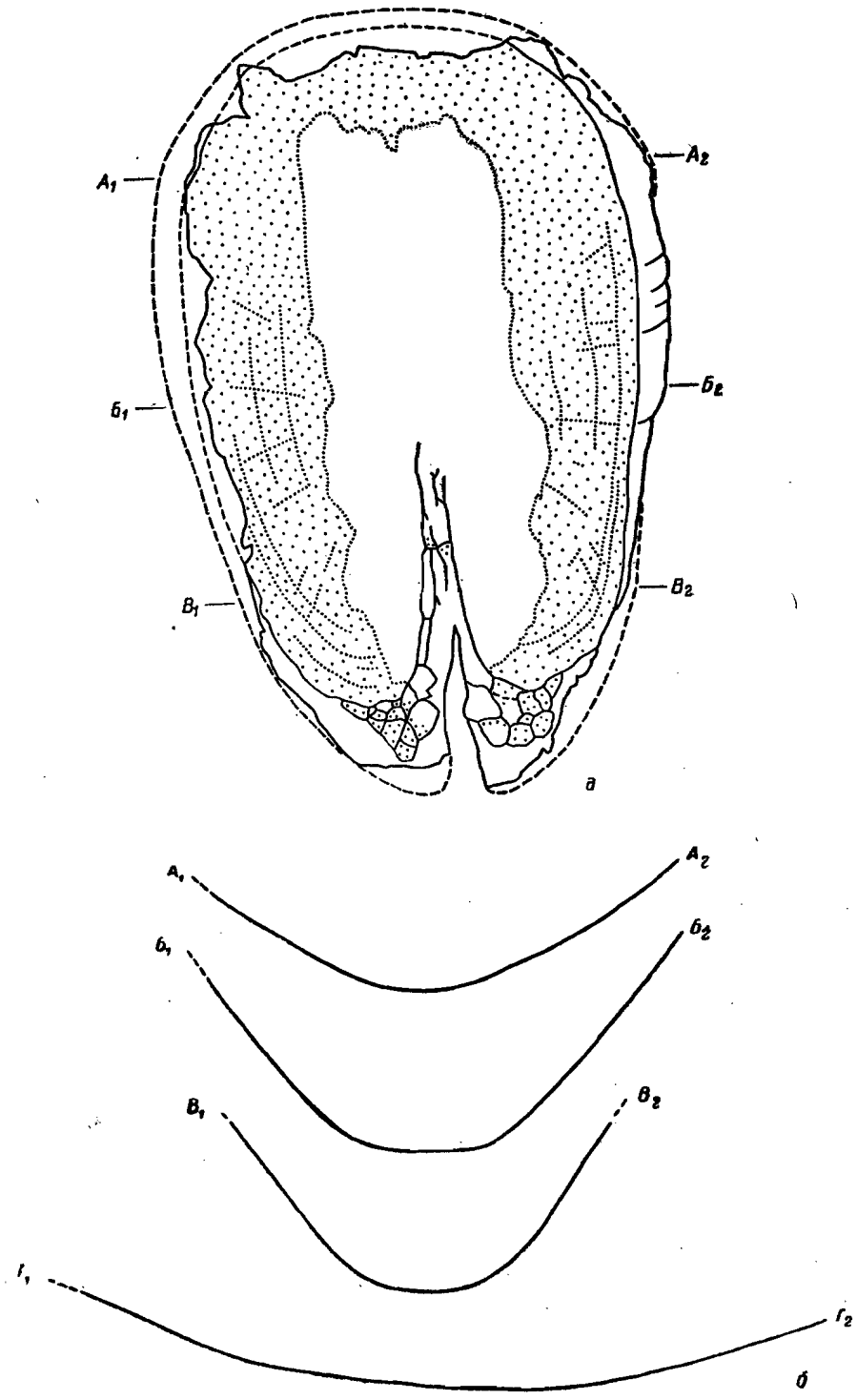



Рис. 49. Вентральная пластинка *Tartuosteus giganteus*.
× 1/4. *а* — Pi 136, *б* — то же, разрезы $A_1$—$A_2$, $Б_1$—$Б_2$, $В_1$—$В_2$ — поперечные, $Г_1$—$Г_2$ — продольный. Оз. Выртсъярв, Тамме; арукюльские слои.

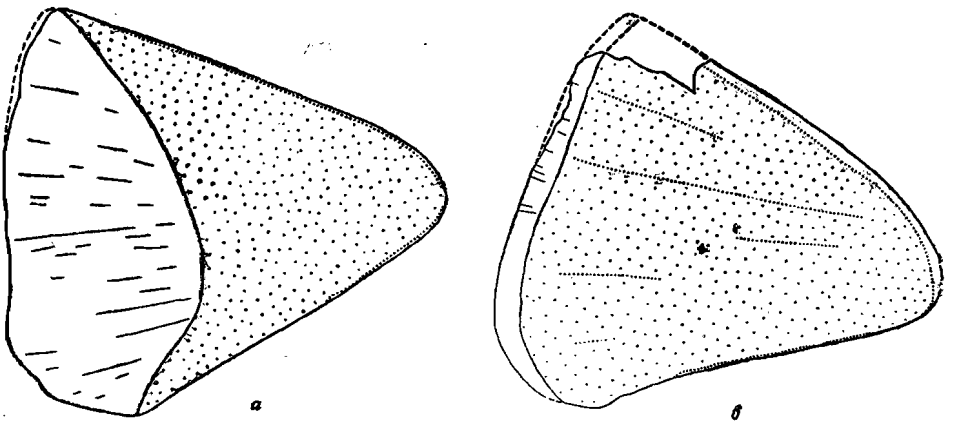


Рис. 50. Бранхиальные пластинки *Tartuosteus giganteus*.
× 1/6. *а* — Pi 156, дорзальная сторона, *б* — Pi 153, вентральная сторона. Оз. Выртсъярв; Тамме, арукюльские слои.

$l : w = 1{,}8$. Плоские стороны чешуи образуют угол в 83°. На переднем крае небольшая вырезка. Кожные зубы очень мелкие, в поперечном ряду их 45—50 на 1 см, длина 0,2—0,4 мм (табл. XXI, фиг. 1). Небольшая часть внутренней стороны (длиной 1,2 см) покрыта скульптурой. Pi 159 (рис. 53) овальная, очень сильно стертая. Ее внешняя поверхность почти полностью занята вторичным дентином, скульптура видна только на небольших участках. Ширина 2,5, длина 5 см, толщина 4,5 мм, высота 1,3 см, $l : w = 2{,}3$. Поперечный разрез дугообразный, угол между сторонами 52°. Pi 175 (рис. 54), вероятно, из задней части хвоста, длинная и узкая — шириной 3,3, длиной 10,3 см, толщина ее 2—4 мм, высота 0,9 см, $l : w = 3{,}2$. Поперечный разрез дугообразный, угол между сторонами 90°. На переднем крае небольшая вырезка. Кожные зубы мелкие, удлиненные, прямоугольные или ромбические (26—37 на 1 см). Длина полосы со скульптурой на внутренней стороне 4,2 см.

На основании описанного материала сделана реконструкция с вентральной стороны (рис. 55*а*) и разрез через туловище (рис. 55*б*).

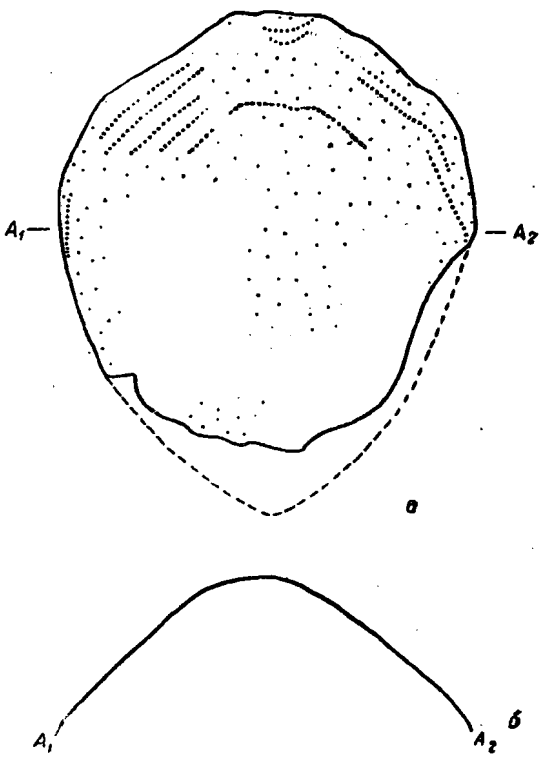



Рис. 51. Коньковая чешуя *Tartuosteus giganteus*.
*а* — Pi 157, × 1, *б* — то же, разрез. Оз. Выртсъярв, Тамме; арукюльские слои.

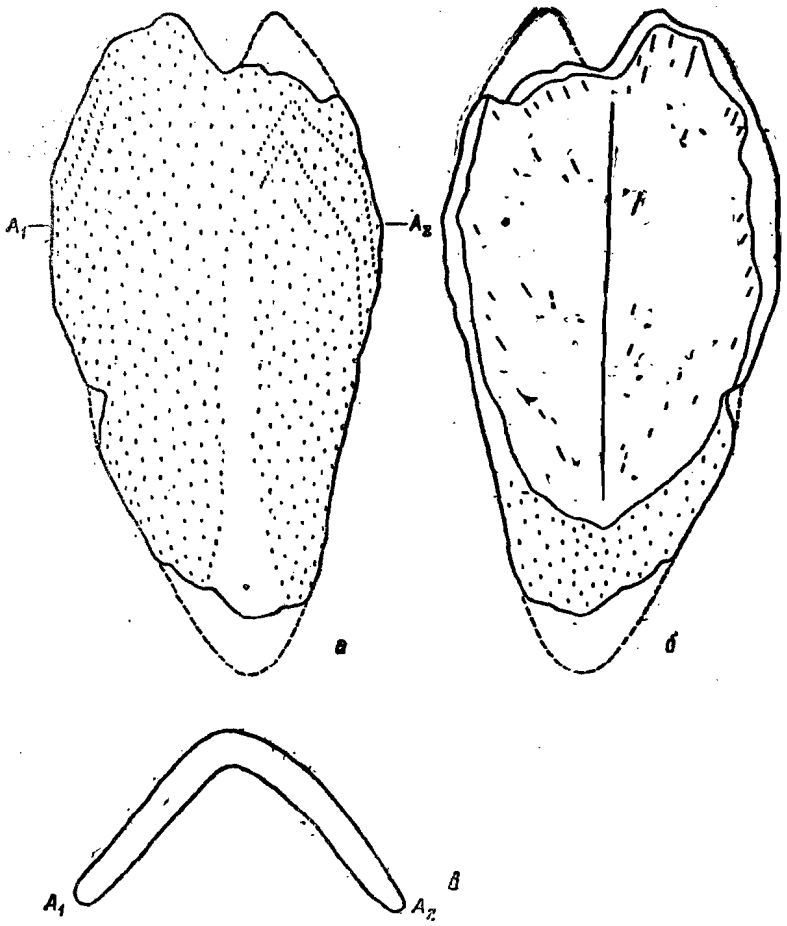



Рис. 52. Коньковая чешуя *Tartuosteus giganteus.*
Pi 158. × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона, *в* — разрез. Оз. Выртсъярв, Тамме; арукюльские слои.

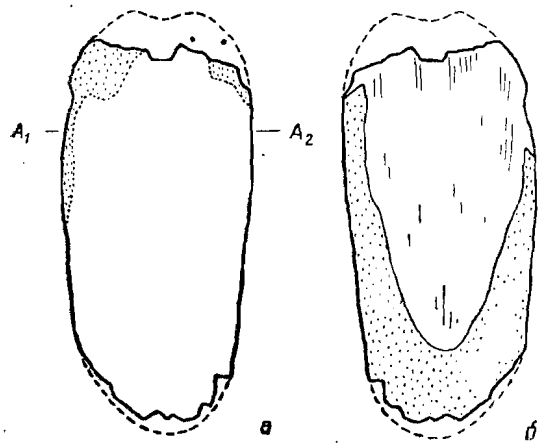






Рис. 53. Коньковая чешуя *Tartuosteus giganteus.*
Pi 159, × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона, *в* — разрез. Оз. Выртсъярв, Тамме; арукюльские слои.

Сравнение. Вентральная пластинка у *T. giganteus* с выпуклым передним краем и заметно более выпуклая, чем у *Drepanaspis* и *Schizosteus*, — почти такая же, как у более древних видов *Pycnosteus*. Вы-

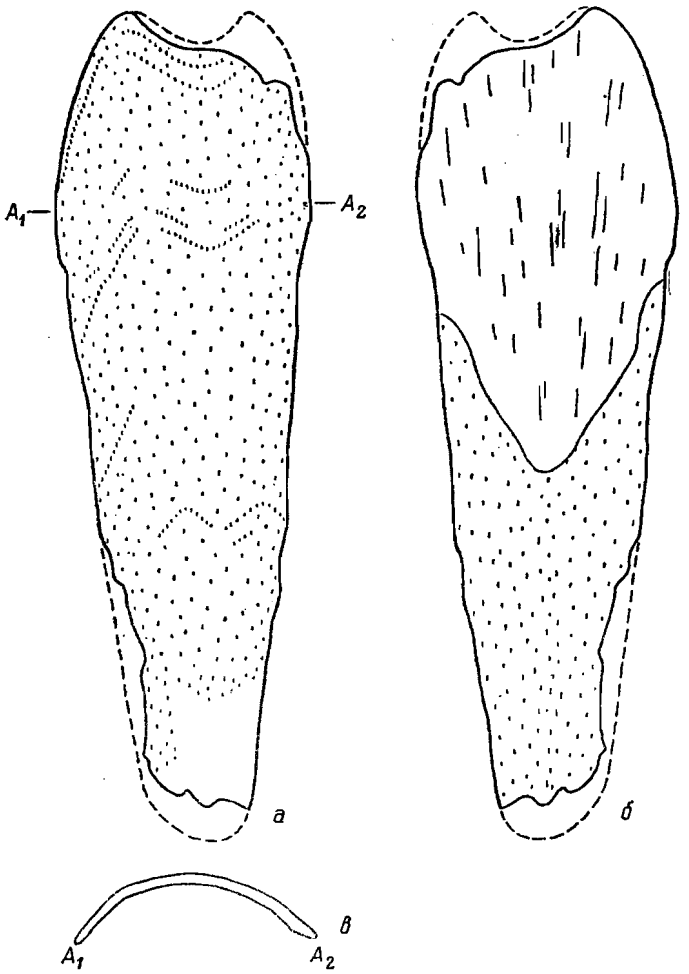



Рис. 54. Коньковая чешуя *Tartuosteus giganteus*.
Pi 175, × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона, *в* — разрез.
Оз. Выртсъярв, Тамме; арукюльские слои.

резка ее узкая, как у *Schizosteus striatus*, и закрыта тессерами, но относительно короче. Бранхиальная пластинка близка по форме к бранхиальным пластинкам *Sch. splendens* и *Pycnosteus palaeformis*. Кожные зубы выделяются очень малой величиной.

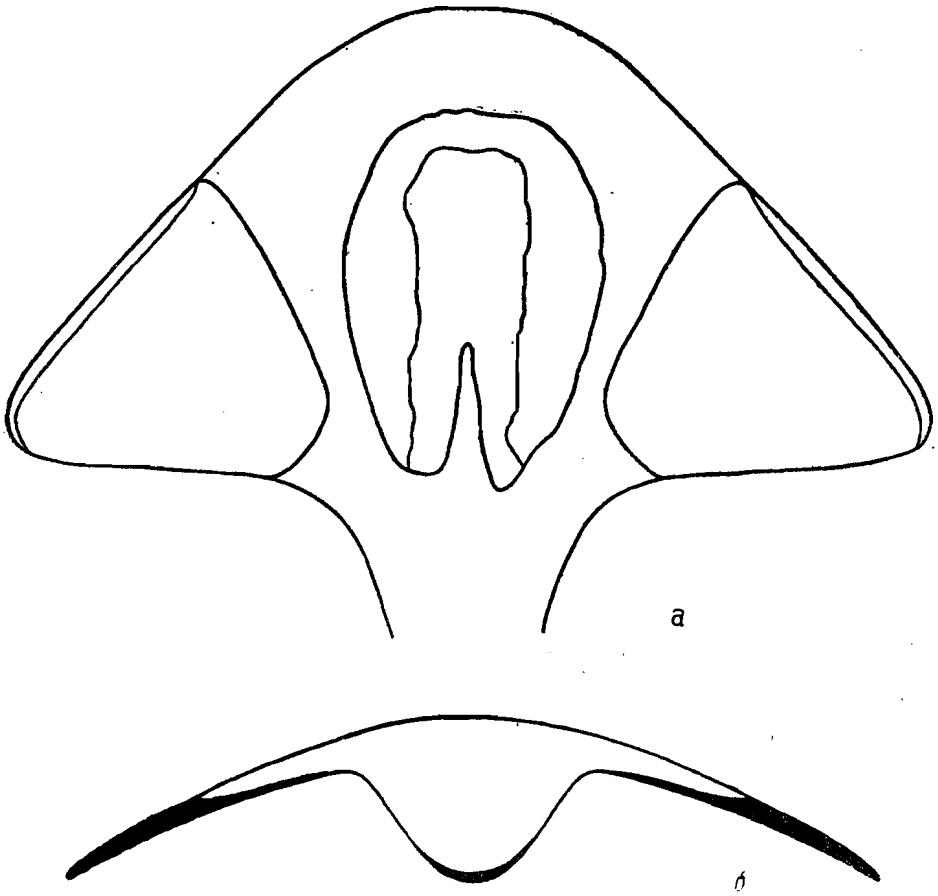



Рис. 55. Реконструкция *Tartuosteus giganteus*.
*а* — вентральная сторона; *б* — поперечный разрез через туловище. × 1/8.

*Tartuosteus maximus* Mark-Kurik, n. sp.

Табл. XXI, фиг. 2; табл. XXII; табл. XXIII, фиг. 1, 2; табл. XXIV, фиг. 1—3; рис. 56—75

Происхождение названия: maximus — наибольший.

Голотип. Левая бранхиальная пластинка (рис. 56; табл. XXI, фиг. 2*а*, *б*, *в*); коллекция Э. Марк и В. Паульманн, 1954; ГМ АНЭ, Pi 138. Обнажение Каркси восточнее г. Абья, Эстония; средний девон, буртниекские слои.

Диагноз. Очень крупный вид. Ширина бранхиальной пластинки (57 см) превышает длину почти в 1,5 раза. Латеральный и задний края почти прямые, латеральный угол довольно острый. Дорзальная пластинка круглая ($l : w = 0{,}8$), без тессер. Бока вентральной пластинки образуют с плоским, сильно стертым дном угол в 32—52°. Доходящая почти до центра роста задняя вырезка у более поздних представителей зарастает полностью. Кожные зубы малой или средней величины (0,3—0,5 мм), четырех—шестиугольные, ромбические, веерообразные, удлиненные, асимметричные, со сравнительно короткими, частыми зубчиками.

Геологический возраст и распространение. Средний девон, буртниекские слои, Эстония: Каркси, Хярма на р. Ыхне, может быть также Тарвасту (западнее оз. Выртсъярв).

Описание. Материал весьма богатый.

Голотип, левая бранхиальная пластинка (Pi 138, рис. 56) — самая крупная из найденных до сих пор бранхиальных пластинок псаммостеид. Ширина ее 57, длина 40 см, $l : w = 0{,}7$. Выпуклость в поперечном направлении маленькая (до 2 см). Пластинка тоньше в латеральной части и толще в медиальной (1 см). Толщина краев: латерального 4—6, заднего 1—2, внутреннего 1—3 мм. Прямой латеральный край и чуть выпуклый задний покрыты массивной губчатой тканью у довольно острого латерального угла; угол между ними 44°. Внутренний край слегка волнистый. Граница кожных зубов впереди более или менее прямая, а дальше вогнутая в сторону наружного угла. Около этой границы пластинка сильно деформирована. Ширина свободной от скульптуры поверхности на дорзальной стороне 19,2 см, на вентральной только до 3,5 см. Слегка волнистые линии нарастания ясно выражены. Величина тесно расположенных кожных зубов на дорзальной стороне изменяется мало; около наружного угла их 18—20, в середине 20—22, у проксимального края 22—23, у переднего угла 17—18 на 1 см. Около латерального угла они шестиугольные с закругленной верхушкой, зубчики сравнительно короткие и продолжаются в виде слабых ребрышек почти до верхушки. Количество зубчиков 17—25. Местами кожные зубы асимметричные, ромбические или сливающиеся по два, с более пологой медиальной стороной и длинными зубчиками и с крутой латеральной, с короткими зубчиками. В середине пластинки встречаются чаще ромбические, четырехугольные и асимметричные кожные зубы, около медиального края — округлые, продольно вытянутые или веерообразные. На вентральной стороне кожные зубы мельче, у наружного угла их 20—21, в середине 27, у внутреннего края 30—34 на 1 см. У переднего угла они имеют такие же размеры, как на дорзальной стороне. У наружного угла кожные зубы шестиугольные, частью

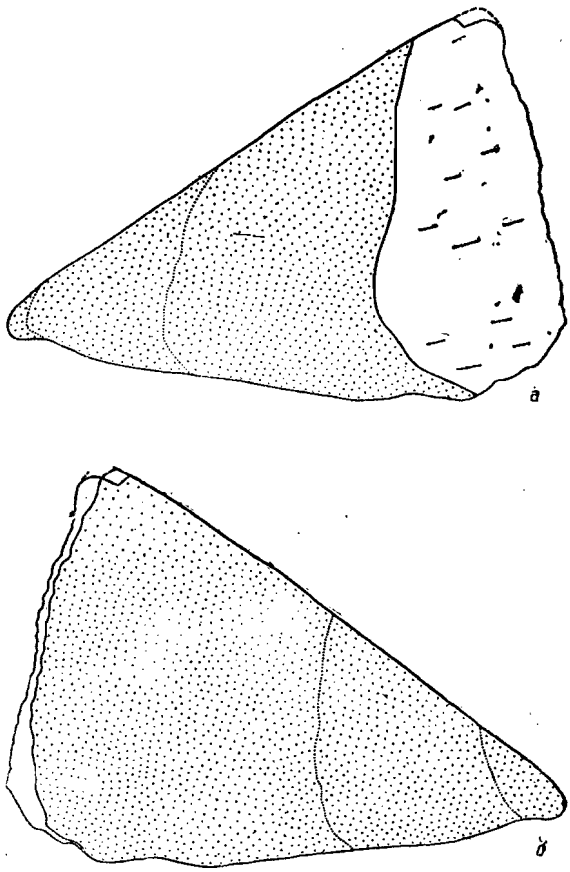



Рис. 56. Бранхиальная пластинка *Tartuosteus maximus*.
Pi 138 (голотип). × 1/8. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Каркси; буртниекские слои.

поперечно вытянутые, четырехугольные и ромбические. В середине пластинки они образуют продольные, слегка извилистые ряды. Хотя форма кожных зубов довольно изменчива, преобладают шестиугольные (табл. XXI, фиг. 2; табл. XXII, фиг. 1).

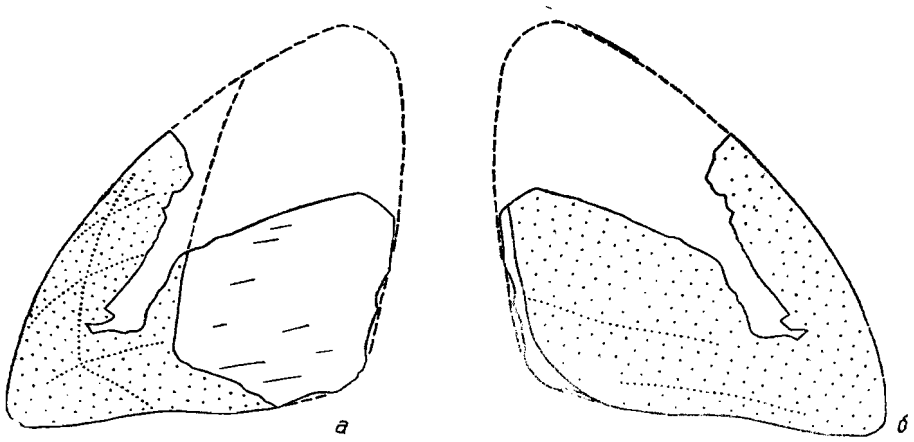



Рис. 57. Бранхиальная пластинка молодой особи *Tartuosteus maximus*.

Pi 162, × 1/2. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Каркси; буртниекские слои.

Бранхиальная пластинка молодой особи (Pi 162, рис. 57). Передняя часть ее реконструирована по линиям нарастания взрослого индивида. Если у последнего ширина пластинки превышает почти в 1,5 раза длину, то у молодого индивида они равны, $l : w = 1$. Линии нарастания взрослого индивида показывают, что длина пластинки еще более молодых индивидов была больше ширины. Пластинка молодого индивида очень тонкая: в латеральной части 1—1,5 мм, в медиальной до 3,5 мм. Позже она становится массивнее. Латеральный край выпуклый, задний более или менее прямой; массивная губчатая ткань отсутствует. Угол между ними (по прямой линии) 55°; в течение жизни животного он стирался мало. Граница кожных зубов на дорзальной стороне делает у молодого индивида крутой поворот, у взрослого она более плавная; поверхность со скульптурой чуть уже поверхности без скульптуры, у взрослого гораздо шире. Величина и форма кожных зубов такая же, как у взрослого. В передней части пластинки (на дорзальной стороне) 21—23 кожных зуба на 1 см, а в параллельной заднему краю полосе 26 и больше. Такая полоска с более мелкими кожными зубами имеется и у взрослой особи. Непосредственно около заднего края кожные зубы опять крупнее — 18 на 1 см. На вентральной стороне такая же узкая полоска без скульптуры, как у взрослого индивида.

Рост бранхиальной пластинки мог происходить следующим образом: вначале длина пластинки была больше ширины, потом ширина, особенно свободной части, увеличивалась, значительно превышая в конце концов длину. До определенной стадии роста пластинка была тонкая, а позднее утолщалась за счет слоя губчатой ткани. У молодого экземпляра массивная губчатая ткань отсутствует, пластинка не часто касалась дна. Позже, при увеличении ее в ширину, животное использовало бранхиальные пластинки для опоры на дно, вследствие чего латераль-

ный угол стирался и покрывался массивной губчатой тканью, как и латеральный край. Можно полагать, что молодые индивиды вели менее бентический образ жизни, чем взрослые.

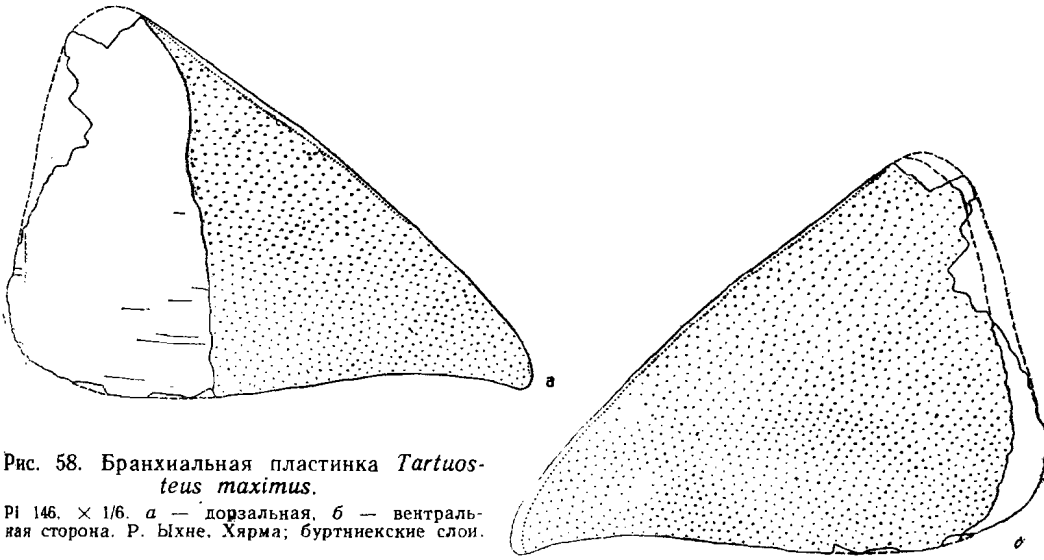


Рис. 58. Бранхиальная пластинка *Tartuosteus maximus*.

Pi 146. × 1/6. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Р. Ыхне, Хярма; буртниекские слои.

Другие экземпляры крупных бранхиальных пластинок меньше голотипа. Ширина правой пластинки Pi 146 (рис. 58) 41,8, длина 30,2 см, толщина до 1 см, $l : w = 0{,}7$. Угол между латеральным и задним краями 43°. Граница кожных зубов на дорзальной стороне почти прямая. Ширина непокрытой скульптурой поверхности на обеих сторонах больше, чем у голотипа. Кожные зубы мельче, на дорзальной стороне, около латерального угла, их 20—24, в середине 28—30, у медиального края 34 на 1 см. Количество их зубчиков также меньше.

Обломок дорзальной пластинки (Pi 290, рис. 59) — передняя часть левой половины (из двух фрагментов). Ширина более крупного фрагмента 21,8, длина 19,5 см, толщина около центра роста 4 мм, у внешнего края 1 мм. Хорошо сохранились линии нарастания, в общем параллельные друг другу, и радиальные борозды, передние из которых несколько вогнуты назад, а задние почти прямые. На внешнем крае полоска без скульптуры шириной 1,7 см. У центра роста кожные зубы более крупные (15—20 на 1 см), около внешнего края мельче (32—35 на 1 см) (табл. XXII, фиг. 2). В центральной части преобладают пяти- и шестиугольные, асимметричные или веерообразные кожные зубы, в краевой — веерообразные, удлиненные — асимметричные или алебардообразные, довольно плоские и частые. Зубчики короткие, 15—25 в центральной части, 16—21 в периферической. Кожные зубы образуют диагональные ряды. Форма пластинки была, вероятно, почти круглая, с центром роста примерно у геометрического центра. Ширина могла быть около 48, длина 43 см, $l : w = 0{,}8$. Выпуклость была, по-видимому, незначительная (1—2 см). На передней половине тессеры отсутствовали.

Две пластинки более молодых индивидов меньше по размерам. От первой (Pi 738, рис. 61) сохранилась примерно половина, длиной 18,5, шириной 12,5 см, толщиной 1—4 мм. Полная пластинка имела, вероятно, длину 21, ширину 29 см, $l : w = 0{,}7$. Pi 737 (рис. 60) еще меньше:

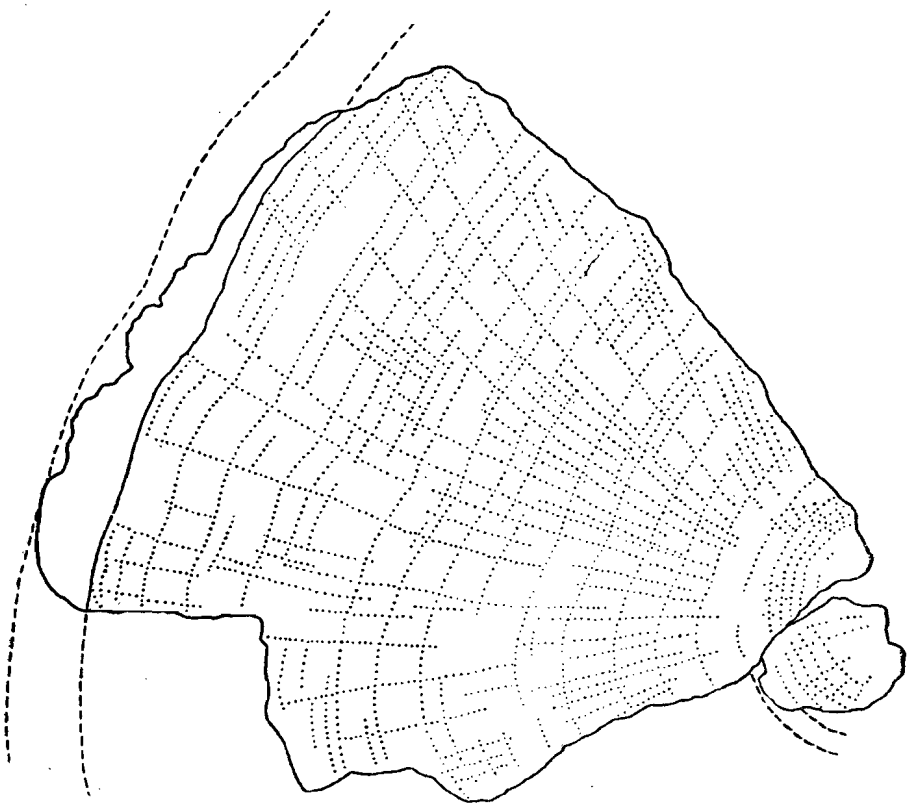


Рис. 59. Дорзальная пластинка *Tartuosteus maximus*, фрагмент передней части левой половины.
Pi 290, × 1/2. Каркси; буртниекские слои.

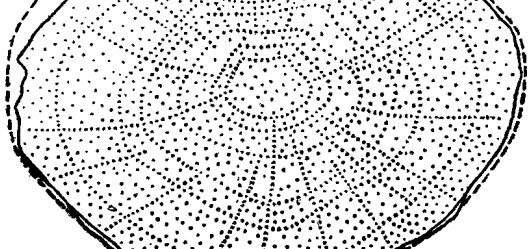


Рис. 60. Дорзальная пластинка молодой особи *Tartuosteus maximus*.
Pi 737, × 1/2. Каркси; буртниекские слои.

длина 11, ширина ~ 13,5 см, $l : w = 0{,}8$, толщина 0,5—1 мм, выпуклость 0,5 см. Центр роста пластинок примерно в середине пластинки, тессер нет, на переднем крае неглубокая вырезка.

Правая корнуальная пластинка (Pi 298, рис. 62; табл. XXIII, фиг. 1) несколько асимметричная, трапециевидная. Передний и боковые края чуть обломаны. Ширина 10,1 см, длина 10,3 см (могла быть 10,8 см), $l : w = 1$. Толщина 2 мм. Пластинка продольно и поперечно выпукла (1 и 0,5 см). Хорошо выражены линия нарастания и ради-

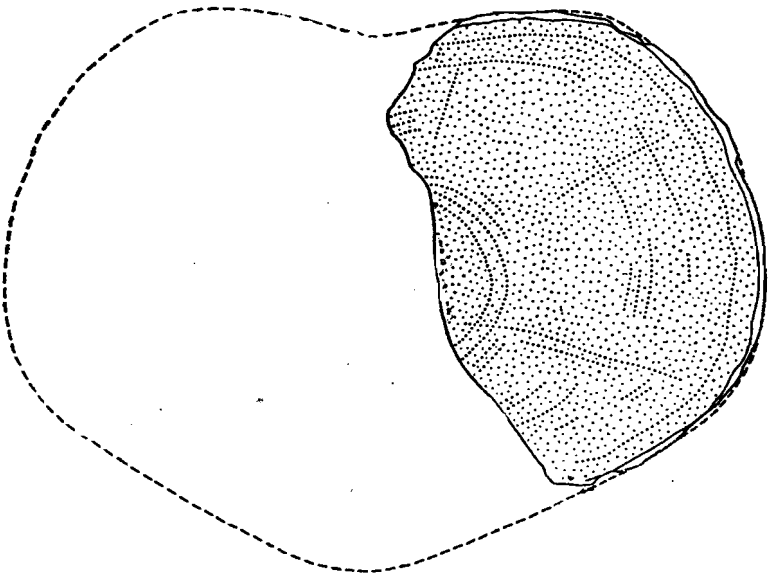


Рис. 61. Дорзальная пластинка *Tartuosteus maximus*.
Pi 738, × 1/3. Каркси; буртниекские слои.

альные борозды, расходящиеся от центра роста, примерно возле середины заднего края. Задний край загнут вниз под углом в 105°. По боковым краям идет узкая полоска без кожных зубов, шириной 1—2 мм. Линии нарастания показывают, что у более молодых особей передний и боковые края образовывали одну дугообразную линию и ширина пластинки превышала длину, $l : w = 0{,}8$. Скульптура такая же, как на бранхиальной и дорзальной пластинках. На внутренней стороне нет базального слоя.

Вентральные пластинки представлены неполными экземплярами. Pi 139 (рис. 63) — передняя часть пластинки, длиной 35 и шириной 20,6 см. Внешние края обломаны. Длина полной пластинки ~ 48, ширина ~ 33 см, $l : w \sim 1{,}5$. Толщина в середине 1,1 см, на краях 1—3 мм. Пластинка довольно выпуклая, передняя часть положе и образует с дном угол в 20°, бока более отвесные, угол 32°.

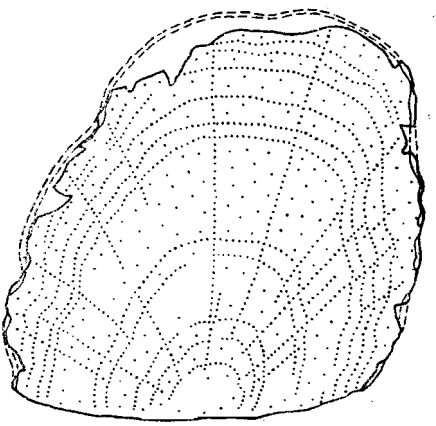


Рис. 62. Правая корнуальная пластинка *Tartuosteus maximus*.
Pi 298, × 1/2. Каркси; буртниекские слои.

Дно покрыто массивной губчатой тканью шириной до 10 см. Концентрические линии нарастания такие же волнистые, как на бранхиальной пластинке. Центр роста, до которого доходит задняя вырезка, в 22,5 см от переднего края. Кожные зубы в середине крупнее, 19—20 на 1 см, шестиугольные, около краев меньше, 24—26 на 1 см, шестиугольно-вытянутые и веерообразные. Внутренняя сторона гладкая.

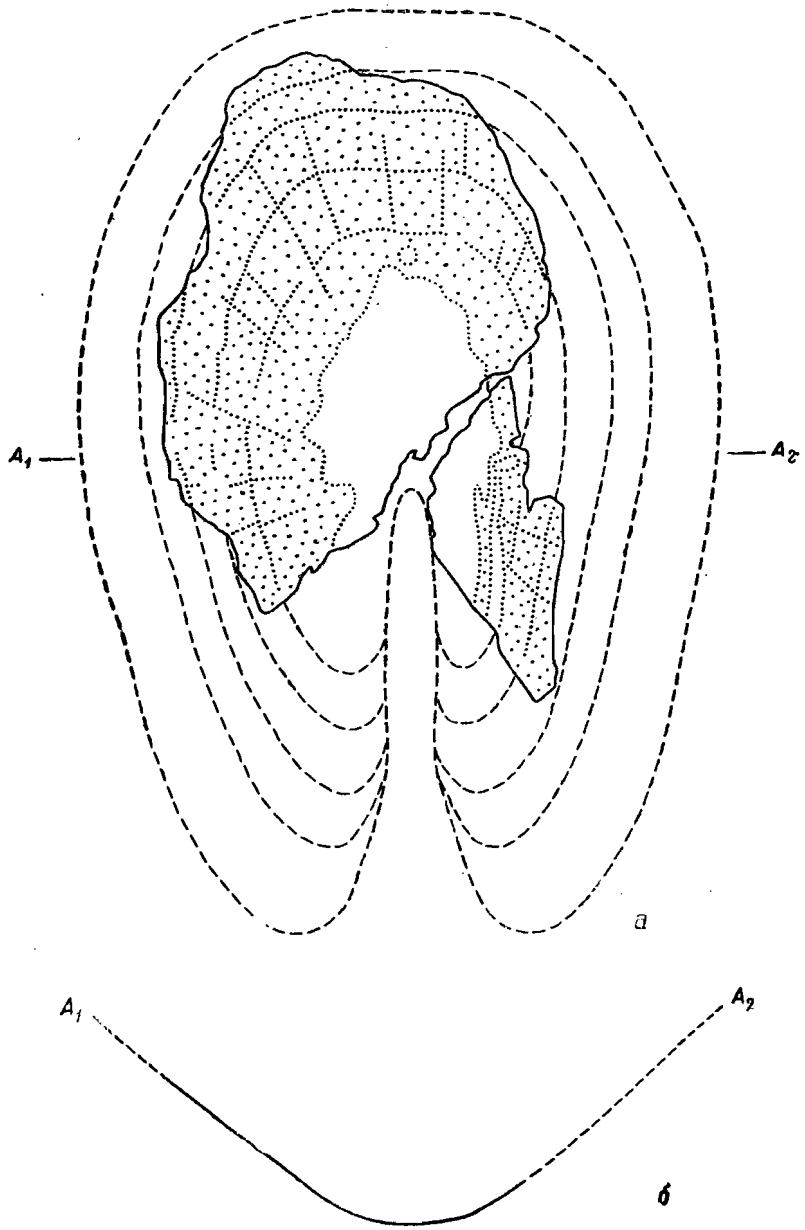



Рис. 63. Вентральная пластинка *Tartuosteus maximus*.
× 1/4. *а* — Pi 139, *б* — то же, разрез. Каркси; буртниекские слои.

Pi 141 (рис. 64; табл. XXII, фиг. 3) — задняя боковая часть, длиной 29, шириной 15,5 см. Массивная губчатая ткань около задней вырезки образует узкую полосу длиной 12 см, не доходящую до заднего края пластинки. Край вырезки покрыт кожными зубами. На внешнем крае полоска без скульптуры шириной до 2 см.

Боковые края и передняя часть Pi 142 (рис. 65) обломаны. Длина 30, ширина 17,2 см, толщина в середине заднего края 1 см, около боковых краев 3—5 мм. Дно плоское и полностью покрыто массивной губчатой тканью, бока образуют с ним угол в 46°. Задняя вырезка суще-

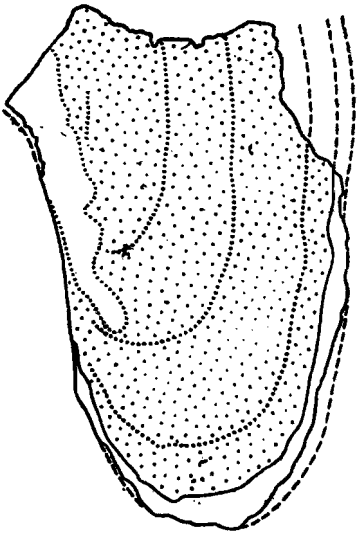


Рис. 64. Вентральная пластинка *Tartuosteus maximus*, задняя часть левой половины.
Pi 141, × 1/4. Каркси; буртниекские слои.

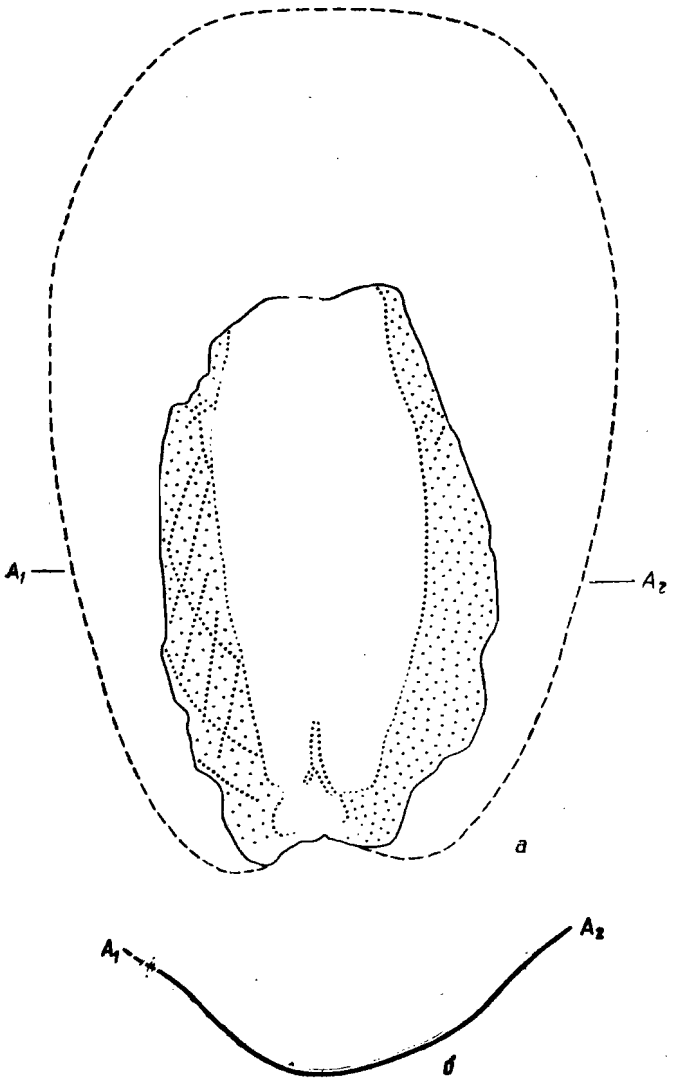



Рис. 65. Вентральная пластинка *Tartuosteus maximus*.
*а* — Pi 142, × 1/4, *б* — то же, разрез. Р. Ыхне, Хярма; буртниекские слои.

ствовала только в начале развития, а потом совсем заросла. Об этом свидетельствуют узкие полоски со скульптурой около заднего края и полоса губчатой ткани длиной 12 см на внутренней стороне пластинки, показывающая, что вырезка до зарастания начиналась в 13,5 см от центра роста.

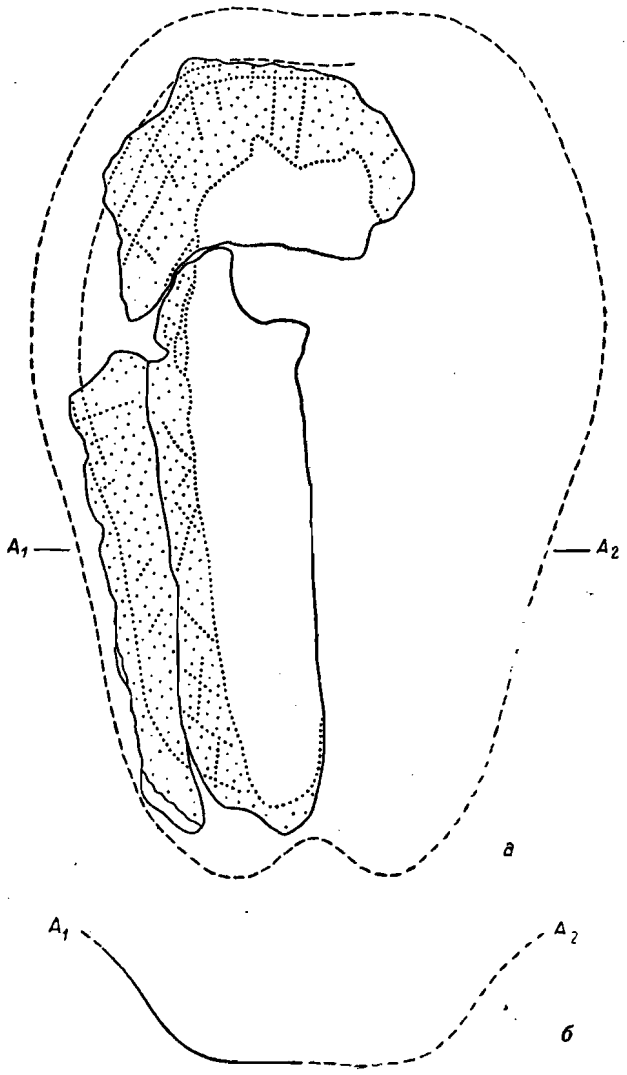



Рис. 66. Вентральная пластинка *Tartuosteus maximus*.
*а* — Pi 143, × 1/4, *б* — то же, разрез. Р. Ыхне, Хярма; буртниекские слои.

У Pi 143 (рис. 66) сохранилась передняя часть и правая половина; длина их вместе 40,5 см. Длина полной пластинки ~45, ширина 29 см, $l : w \sim 1{,}5$. Бок образует с дном угол в 52°. Вырезка, вероятно, тоже заросла. Полоса губчатой ткани показывает, что вырезка начиналась в 8,5 см от центра роста и ее длина была 16 см.

Pi 139 и 141 найдены в Каркси, Pi 142 и 143 — в Хярма. Последние имеют ряд отличий. Их дно шире и очень сильно покрыто массивной

губчатой тканью, бока отвесные. Задняя вырезка у них полностью заросла, а в начале онтогенеза она не доходила до центра роста, как у экземпляров из Каркси.

Тессера Pi 189 (табл. XXIV, фиг. 1; рис. 67*а*) асимметрична, один из задних краев длиннее (3,5 см), другой короче (2,8 см). Толщина 3 мм. Передний край несет полоску без кожных зубов, шириной до 5 мм. Посередине тессеры диагональная борозда. Кожные зубы преимущественно веерообразные, на 1 см их 22—26, верхушки направлены назад.

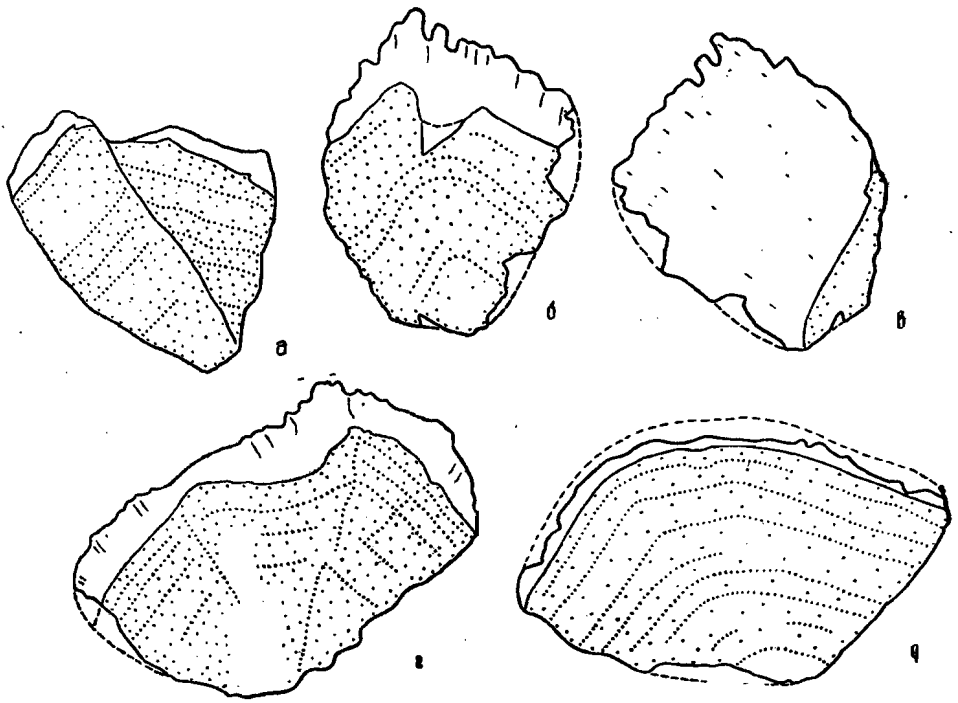


Рис. 67. Тессера (*а*) и чешуи (*б—д*) *Tartuosteus maximus*.
× 1. *а* — Pi 189, *б* — Pi 191, *в* — то же, внутренняя сторона, *г* — Pi 190 (чешуи?). *д* — Pi 299 (чешуя?). Каркси; буртниекские слои.

Pi 191 (табл. XXIV, фиг. 2; рис. 67*б*, *в*) — крупная чешуя длиной 4,2, шириной 3,3 см, толщиной 1—2,5 мм, ромбическая, несколько асимметричная. На переднем крае полоса без скульптуры шириной 1 см. Чешуя продольно выпукла (6 мм). Передние края зубчатые. Внутренняя сторона одного из задних краев на 5 мм покрыта кожными зубами.

Пластиночки (табл. XXIV, фиг. 3; рис. 67*г*, *д*), по-видимому, тоже чешуи, хотя на задних краях их изнутри нет скульптуры. Они довольно крупные и несколько асимметричные, длина 3,5 и 3,3, ширина 5,4 и 5,8 см. Толщина Pi 190 1—3 мм, Pi 299 1—1,5 мм. Выпуклость в длину 1,5 мм. Полоски без скульптуры до 9 и до 3 мм.

У коньковых чешуй (рис. 68—73; табл. XXIII, фиг. 3) внешняя поверхность более или менее стерта и покрыта массивной губчатой тканью; видимо, это вентральные чешуи. За вентральной пластинкой находились относительно мелкие, широкие, короткие и плоские чешуи (Pi 195, 192), дальше шли более крупные и выпуклые (Pi 197, 196), а за ними более длинные (Pi 193, 198 и 194) (ср. Gross, 1963, рис. 10). Размеры (в см):

| | Pi 195 | Pi 192 | Pi 197 | Pi 196 | Pi 193 | Pi 198 | Pi 194 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Длина ($l$) | 3,3 | 5,1 | 6,4 | 6,2 | 9,8 | 10,6 | 4,7 |
| Ширина ($w$) | 4,6 | 4,6 | 5,6 | 7,0 | 5,3 | 2,9 | 2,4 |
| $l : w$ | 0,7 | 1,2 | 1,2 | 0,9 | 1,8 | 3,1 | 1,9 |
| Максимальная толщина | 0,4 | 0,6 | 0,6 | 0,9 | 0,6 | 0,7 | 0,3 |
| Высота выпуклости | 0,6 | 0,4 | 0,7 | 1,8 | 1,0 | 0,9 | 0,2 |
| Угол между задними краями | 87° | 56° | 47° | 54° | 22° | 15° | 15° |
| Длина свободного кончика | 0,9 | 2,6 | 2,1 | 3,5 | 4,5 | 6,4 | 0,5 |

Края некоторых чешуй, главным образом передние, обломаны. Поэтому, например, длина Pi 192 и 197 и ширина Pi 198 неполные и $l : w$ для них дано по реконструкциям. Задние кончики Pi 197 и 198 обломаны при жизни.

Даны реконструкции с дорзальной и вентральной стороны (рис. 74), а также молодой особи (рис. 75).

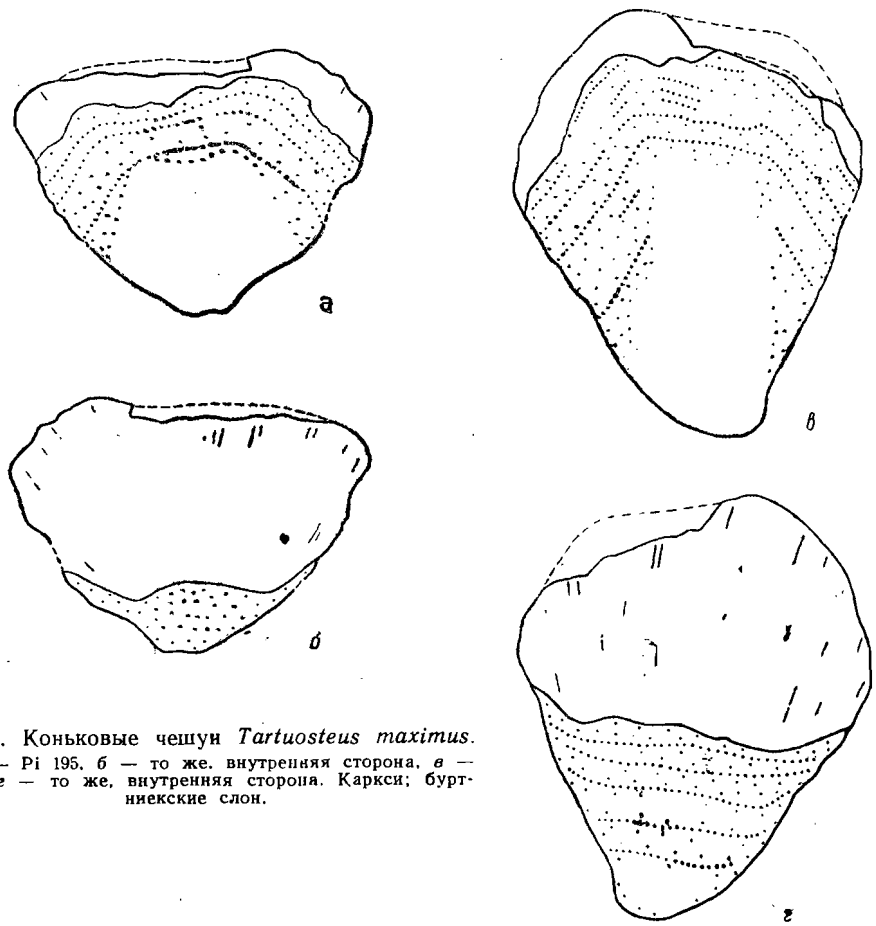



Рис. 68. Коньковые чешуи *Tartuosteus maximus*. × 1. *а* — Pi 195, *б* — то же, внутренняя сторона, *в* — Pi 192, *г* — то же, внутренняя сторона. Каркси; буртниекские слои.




Рис. 69. Коньковая чешуя *Tartuosteus maximus*.

Pi 197, × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона. Каркси; буртниекские слои.

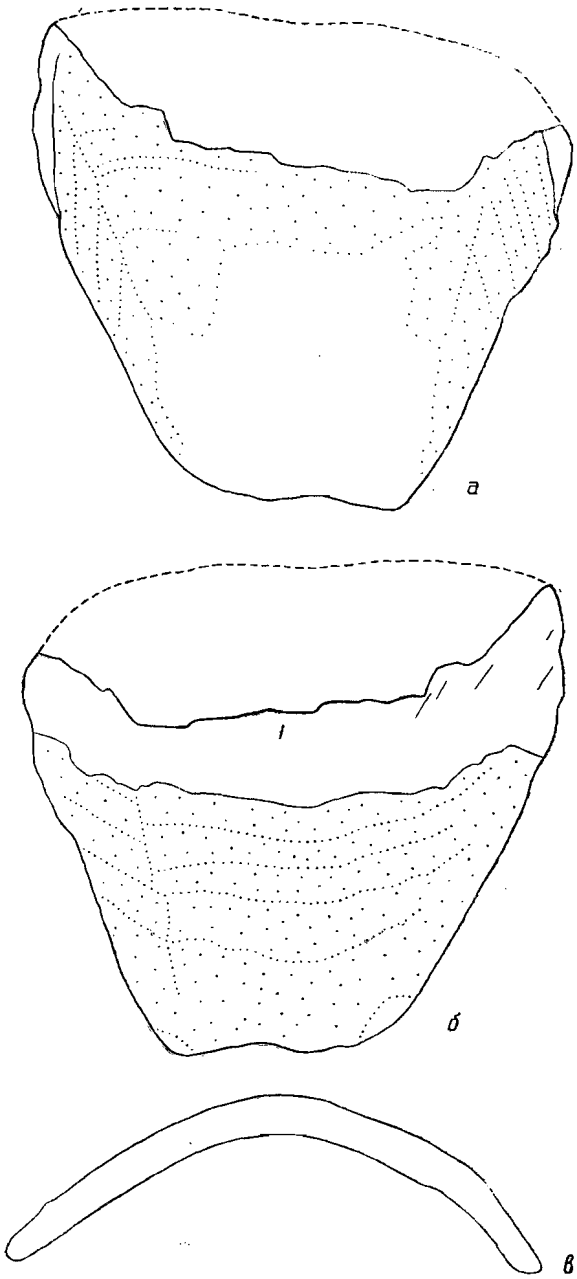



Рис. 70. Коньковая чешуя *Tartuosteus maximus*.

Pi 196. × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона *в* — разрез. Каркси; буртниекские слои.

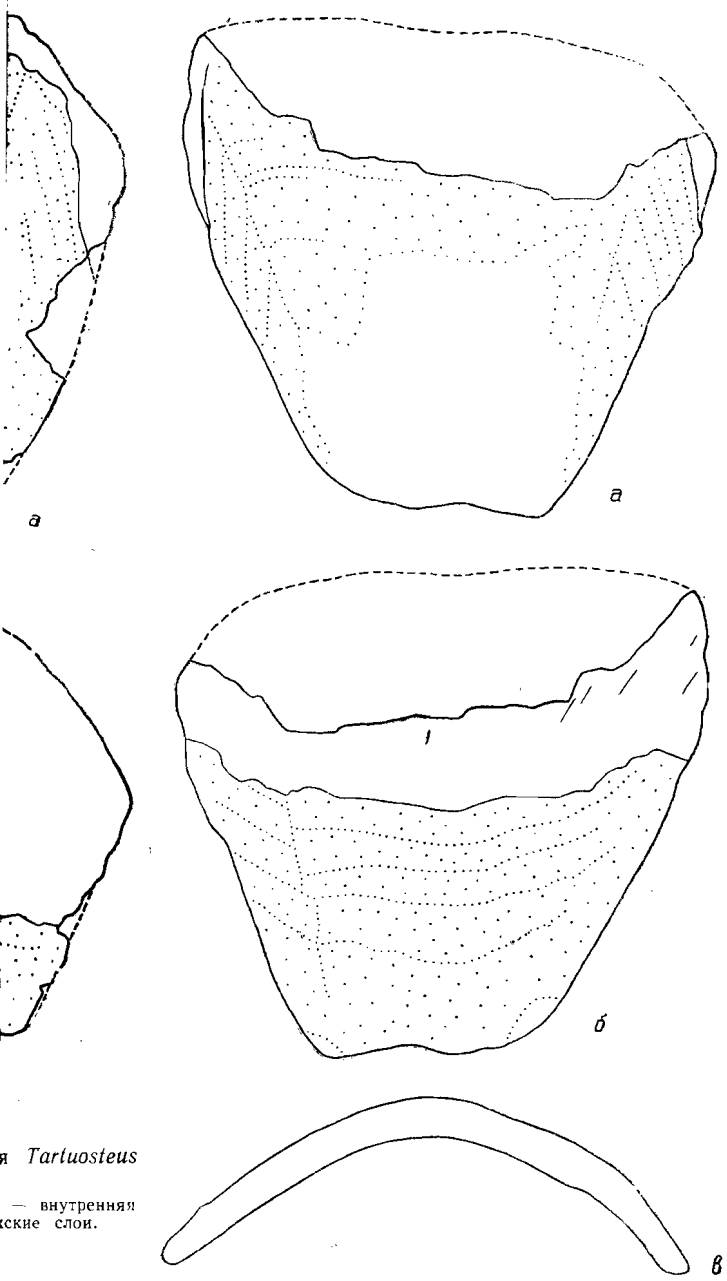



Рис. 70. Коньковая чешуя *Tartuosteus maximus.*

Pi 196. × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона *в* — разрез. Каркси; буртниекские слои.

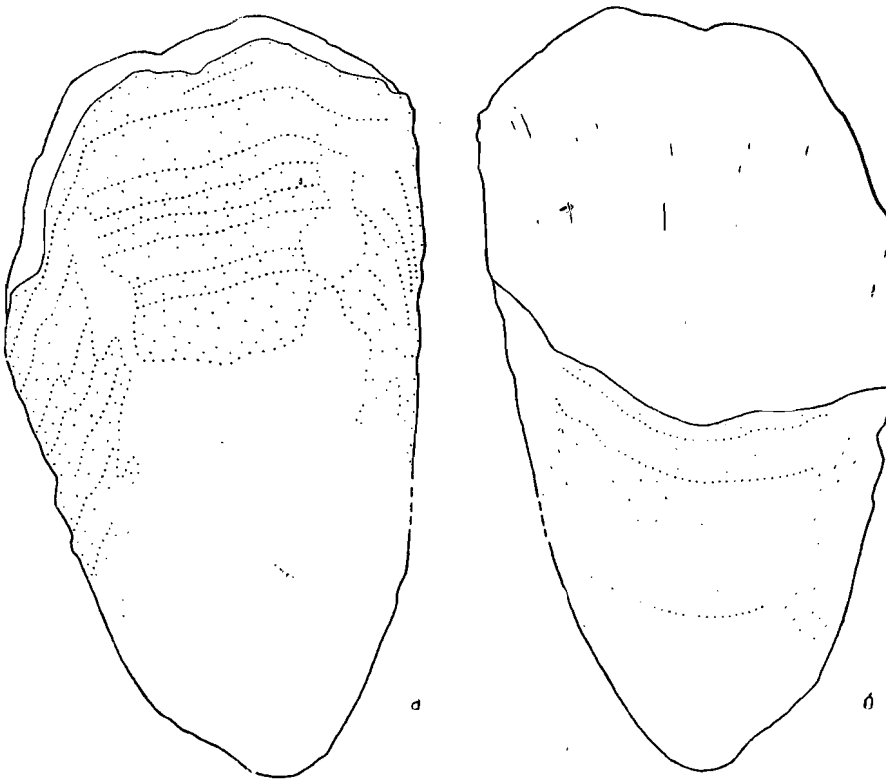



Рис. 71. Коньковая чешуя *Tartuosteus maximus.*

Pi 193, × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона Каркси; буртниекские слои.

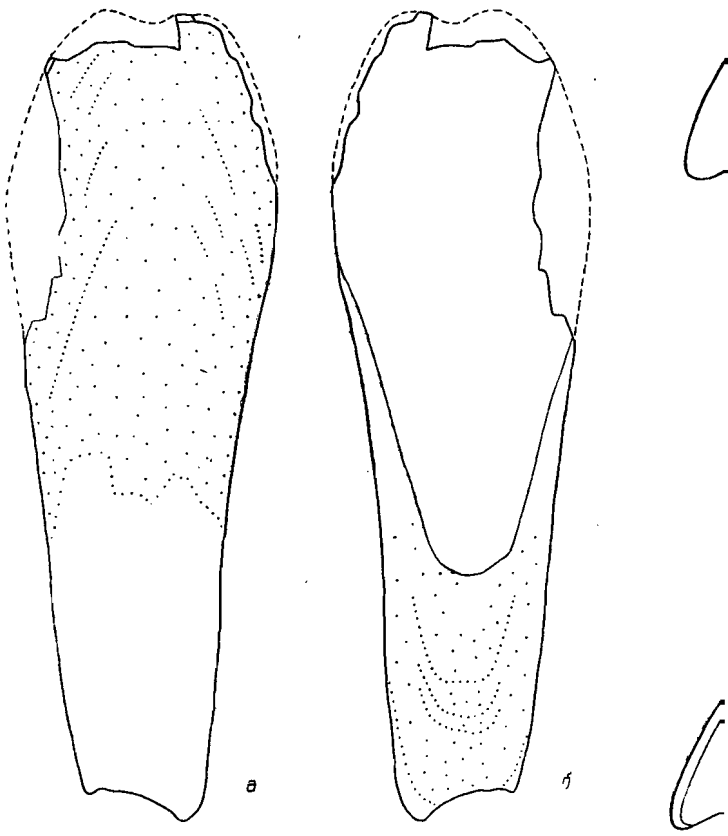



Рис. 72. Коньковая чешуя *Tartuosteus maximus.*

Pi 198, × 1. *а* — внешняя, *б* — внутреиняя сторона. Каркси; буртниекские слои.



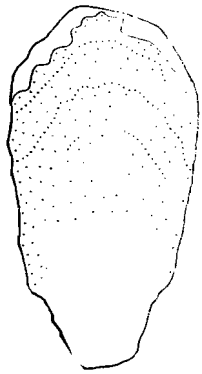


Рис. 73. Коньковая чешуя *Tartuosteus maximus*.
Pi 194. × 1. Каркси; буртниекские слои.

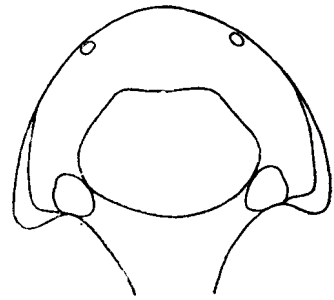
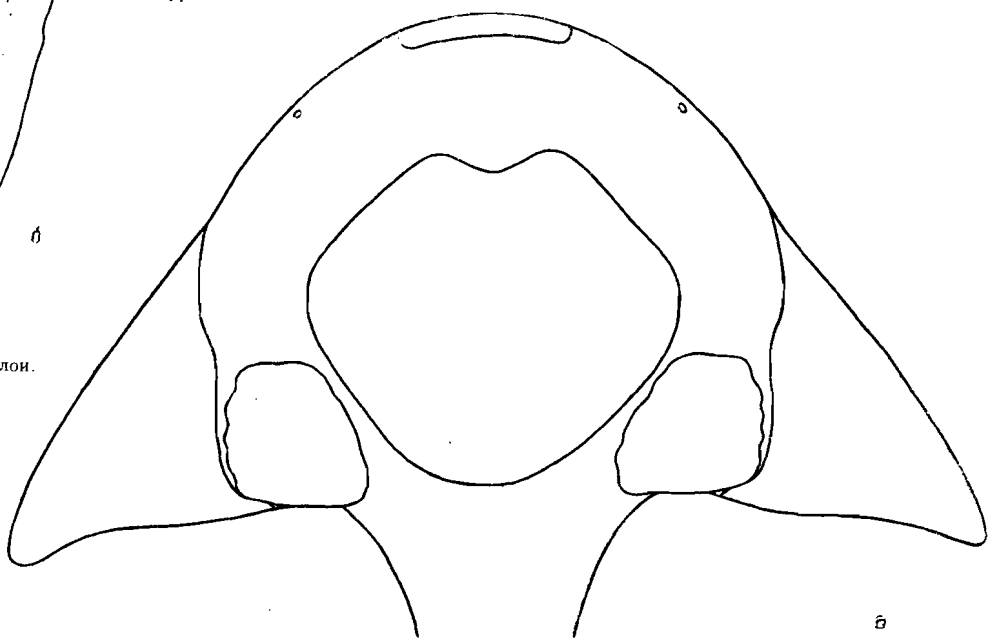


Рис. 75. Реконструкция молодой особи *Tartuosteus maximus*.



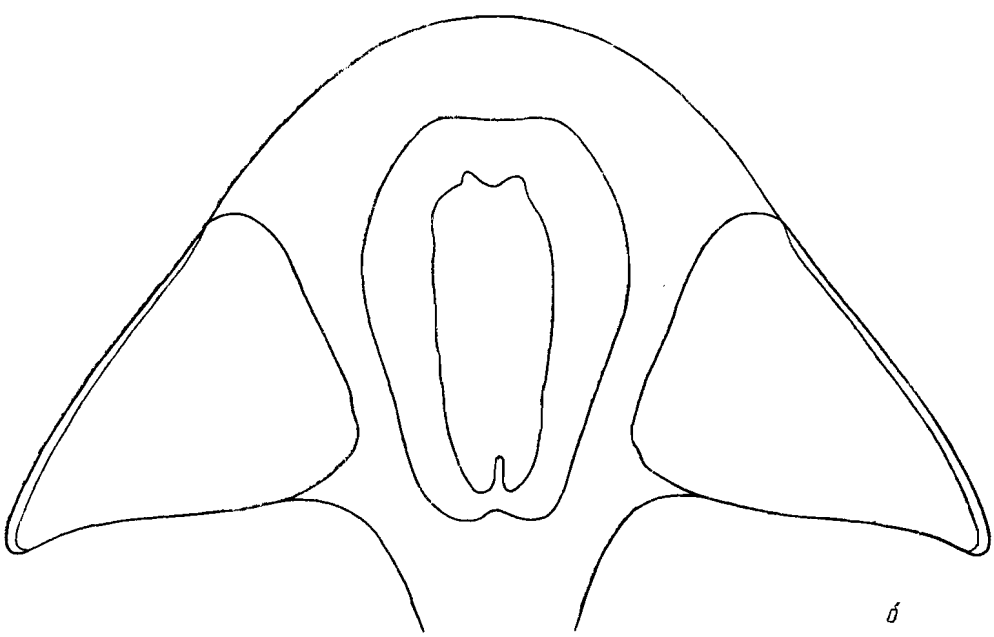


Рис. 74. Реконструкция *Tartuosteus maximus*.
× 1/8. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона.

Сравнение. По размерам *T. maximus* близок к *T. giganteus*, но, по-видимому, некоторые особи были крупнее последнего. Бранхиальная пластинка шире. От бранхиальной пластинки *T. luhai* она отличается более прямыми внешними краями и более узкой полосой без кожных зубов на вентральной стороне. Вентральная пластинка имеет более равномерную ширину, чем у *T. giganteus*. Дорзальная пластинка напоминает больше всего круглые пластинки *Pycnosteus tuberculatus* и *Schizosteus splendens*. Центр роста находился, вероятно, тоже около геометрического центра, и пластинка была, по всей вероятности, лишена тессер. Корнуальная пластинка несколько ближе по форме к пластинке *Ganosteus stellatus*, чем к *Psammolepis proia*. Кожные зубы крупнее, чем у *T. giganteus* и *T. luhai*. Их форма разнообразнее, зубчики короче и чаще. Скульптура очень близка к скульптуре *Psl. abavica*.

## *Tartuosteus* (?) *luhai* Mark-Kurik, n. sp.

Табл. XXIII, фиг. 3; табл. XXIV, фиг. 4; рис. 76, 77

Происхождение названия: по фамилии проф. А. Луха, первого директора Института геологии АН ЭССР.

Голотип. Левая бранхиальная пластинка (рис. 76, табл. XXIV, фиг. 4); коллекция В. Пауля, 1943; ГМ АНЭ, Pi 137. Обнажение Хааслава на руч. Мыра (приток р. Эмайыги), Эстония; средний девон, арукюльские слои.

Диагноз. Крупный вид. Бранхиальная пластинка относительно короткая и широкая (ширина превышает длину почти в 1,5 раза), дорзально выпуклая, с выпуклым латеральным и вогнутым задним краями, острым наружным углом, довольно широкой (до 8,6 см) поверхностью без кожных зубов на вентральной стороне. Кожные зубы очень мелкие, особенно на дорзальной пластинке (0,2—0,3 мм), вытянутые и асимметричные, реже круглые. Они образуют ряды, извилистые на бранхиальной пластинке и дугообразные на тессерах.

Геологический возраст и распространение. Средний девон, арукюльские слои. Найден в типовом местонахождении и в Тамме на оз. Выртсъярв.

Описание. Бранхиальная пластинка. Голотип (Pi 137, рис. 76), шириной 37,2 и длиной 22 см, поперечно довольно сильно выпуклый дорзально (4,6 см). Толщина в средней части 1,3 см; у переднего края 6—7 мм, у заднего 2—4 мм, у внутреннего 0,5—2 мм. Латеральный край умеренно выпуклый, задний вогнутый. Угол между ними (по прямой линии) 44°. Оба края состоят из массивной губчатой ткани, развитой преимущественно на вентральной стороне. Внутренний край впереди более или менее прямой, дальше выпуклый. Наружный угол острый. На дорзальной стороне ширина покрытой и непокрытой скульптурой частей соответственно 16,2 и 21 см, контакт между ними слегка волнистый, поверхность без кожных зубов около него грубо бороздчатая. На вентральной стороне медиальный край кожных зубов зазубренный; поверхность без скульптуры широкая — 8,6 см; линии нарастания (рис. 76*б*) показывают, что длина пластинки на более ранних стадиях развития превышала ширину. Позже рост в ширину был интенсивнее.

Кожные зубы дорзальной стороны (табл. XXIV, фиг. 4*а*) очень мелкие (26—30 на 1 см), только вдоль заднего и латерального краев, особенно возле переднего угла, они значительно крупнее (13—15 на 1 см). Около наружного угла они образуют ряды, параллельные латеральному краю. Кожные зубы вытянутой асимметричной формы: латераль-

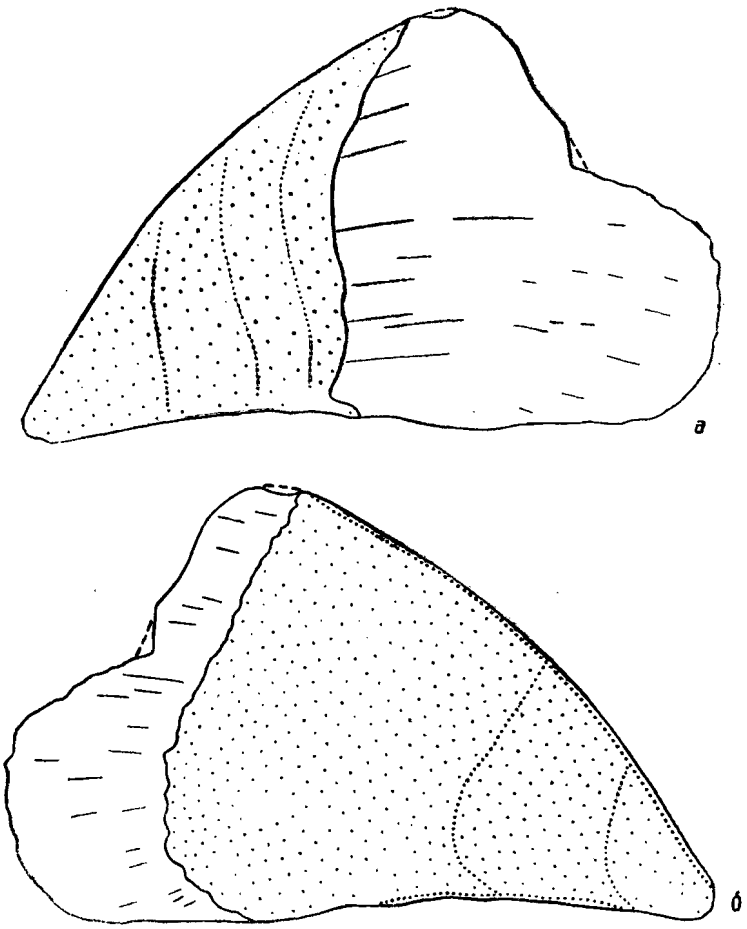



Рис. 76. Бранхиальная пластинка *Tartuosteus* (?) *luhai*.
Pi 137 (голотип), × 1/4. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Хааслава; арукюльские слои.

ная сторона круче, с короткими зубчиками, медиальная — пологая, с длинными зубчиками. Реже более или менее круглые или сливающиеся по два кожные зубы. К внутреннему краю величина их уменьшается до 42 на 1 см, и скульптура вообще усложняется. Около переднего угла кожные зубы образуют более или менее продольные ряды, а в середине пластинки чередуются ряды продольно и поперечно вытянутых кожных зубов, что и создает впечатление извилистых рядов. Первые из них часто косые, а кожные зубы их с длинными зубчиками, удлиненные или асимметричные, часто сливаются по два или по три, образуя короткие ребрышки. Сзади кожные зубы параллельны заднему краю. У переднего угла они круглые или несколько удлиненные, довольно высокие и с длинными зубчиками. На вентральной стороне (табл. XXIV, фиг. 4*б*) крупные кожные зубы около латерального края еще более многочисленны.

От дорзальной пластинки (Pi 160, рис. 77) имеется только задняя левая часть длиной в 23,3 см. Ширина могла быть более 30 см. Пластинка в общем плоская, края ее слегка выпуклые. Левый край почти прямой, задний выпуклый, с выступом в середине. В середине

пластинки продольное углубление. Толщина у переднего излома 4—5, около краев 1—2 мм. На внешних краях полоса без скульптуры шириной 0,6—2 см. Пластинка покрыта тессерами (табл. XXIII, фиг. 3), лучше сохранившимися около краев, более или менее квадратными или ромбическими. Длина и ширина их 7—9 мм, задний угол некоторых тессер покрывает передний угол других. Кожные зубы образуют дугообразные ряды выпуклостью вперед. Они еще мельче, чем на бранхиальной пластинке (45—50 на 1 см), удлиненные, с длинными зубчиками. Внутренняя поверхность почти гладкая. Вдоль внешнего края идут параллельные бороздки, обозначающие различные стадии роста. Около середины заднего края имеется утолщение.

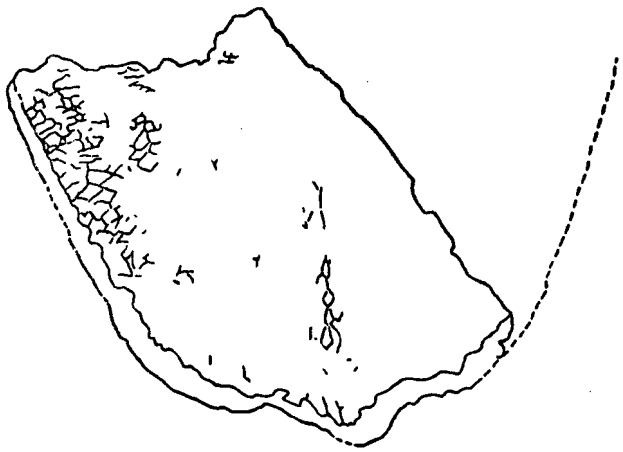


Рис. 77. Дорзальная пластинка *Tartuosteus* (?) *luhai*, задняя часть.
Pi 160. × 1/4. Хааслава; арукюльские слои.

Сравнение. Наиболее близок к описанному виду *T.* (?) *ornatus* — по форме бранхиальной пластинки и по ширине полосы без скульптуры на вентральной стороне ее. Но по величине *T.* (?) *ornatus* намного меньше, и у него кожные зубы ромбические, а у *T.* (?) *luhai* удлиненные или асимметричные. По сравнению с *T. giganteus* бранхиальная пластинка *T.* (?) *luhai* короче и шире, внешние края изогнуты, внутренний значительно более выпуклый, граница кожных зубов на дорзальной стороне в общем прямая, а не вогнутая, поверхность без скульптуры на вентральной стороне много шире. Кожные зубы такой же величины, как у *T. giganteus*, или мельче (на дорзальной пластинке), обычно вытянутые, с более крутой латеральной и более пологой медиальной стороной, образуют извилистые ряды, в то время как у *T. giganteus* ряды правильные диагональные. *T.* (?) *luhai* ближе по форме бранхиальных пластинок к *T. maximus*, но отличается характером скульптуры и меньшей шириной площади кожных зубов на обеих сторонах.

Принадлежность *T.* (?) *luhai* к роду *Tartuosteus* еще не достаточно ясна, так как форма его дорзальной пластинки, а также вентральная неизвестны. Возможно, что и присутствие тессер на дорзальной пластинке отличает его от видов *Tartuosteus.*

## *Tartuosteus* (?) *ornatus* (Rohon, 1899)

Табл. XCII, фиг. 1; рис. 78

1899. *Psammosteus ornatus* n. sp. — Rohon, стр. 15—16; рис. 6.
1958. *Psammosteus ornatus* Rohon — Обручев, стр. 48.
1961. *Tartuosteus* (?) *ornatus* (Rohon) — Обручев, стр. 110—111, рис. 4.

Происхождение названия: *ornatus* — украшенный.

Голотип (единственный экземпляр, описанный автором вида). Правая бранхиальная пластинка (Rohon, 1889, рис. 6); колл. Ф. Н. Чернышева, 1890, № 475?, ПИН, № 220/818. Р. Цильма, Средний Тиман; косминские слои нижнефранского подъяруса верхнего девона (табл. XCII, фиг. 1 *а*).

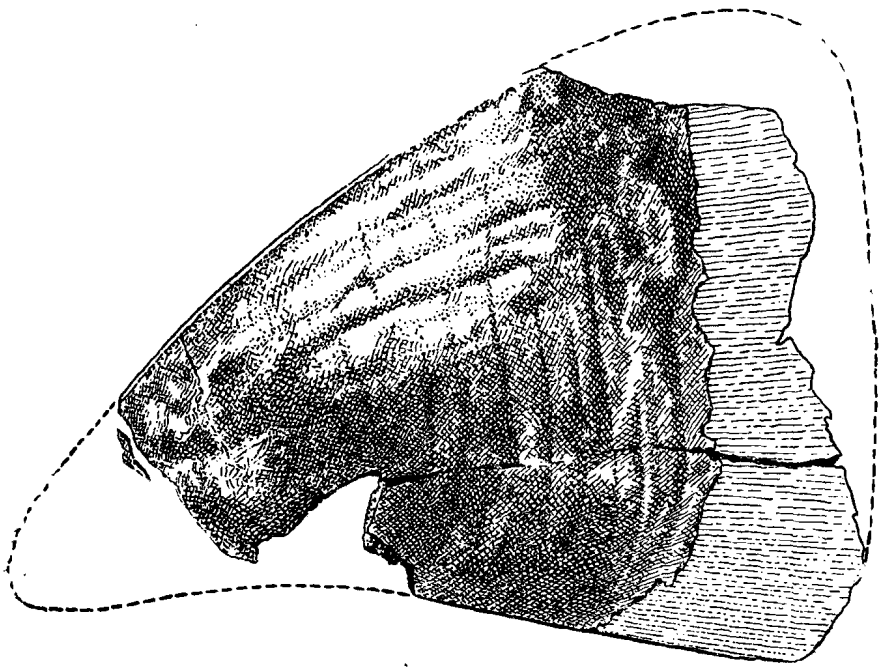


Рис. 78. Бранхиальная пластинка *Tartuosteus* (?) *ornatus*.
ПИН, 220/818 (голотип), × 3/5. Тиман, р. Цильма; косминские слои.

Диагноз. Менее крупный вид, чем все остальные. Бранхиальная пластинка (рис. 78) не менее 18 см в ширину и 13 см в длину. Отношение ширины к длине равно 1,5. Кожные зубы расположены правильными диагональными рядами, от 10 до 20 кожных зубов на 1 см в ряду. Они ромбической формы, проксимально закругленные, дистально заостренные. Зубчики на них короткие, продолжаются ребрышками, сходящимися к дистальной вершинке.

Геологический возраст и распространение. Только типовое местонахождение.

История изучения. Описание и крайне схематичный рисунок И. В. Рогона не дают представления о виде. Настоящее описание составлено по голотипу, принадлежащему к коллекции, собранной Ф. Н. Чернышевым на Тимане в 1889 и 1890 гг. Эта коллекция была в свое время послана для обработки в Берлин, О. Иекелю, и была ча-

стично использована Г. Гофманом в его работах по Asterolepididae. Возвращенная В. Гроссом в Палеонтологический институт, она и до сих пор полностью не обработана. Псаммостеиды после Рогона не изучались.

Описание. Голотип — единственный экземпляр этого вида. Остальные остатки псаммостеид из косминских слоев Тимана относятся к *Psammolepis* и *Psammosteus*. Ширина бранхиальной пластинки (конец обломан) не менее 18 см, длина около 13 см. Толщина — до 4 мм у дистального излома. Экземпляр открыт с вентральной стороны; лишенная кожных зубов полоса вдоль основания имеет равномерную ширину, около 4 см. Латеральный край равномерно выпуклый, стертый, имеет толщину 4 мм. Задний край, вероятно, несколько вогнутый (дистально не сохранился).

Кожные зубы расположены правильными диагональными рядами, они увеличиваются в размерах к дистальному концу и переднему краю. В проксимальной части их насчитывается 20 на 1 см диагонального ряда, в дистальной — 10. Хорошо видны линии нарастания, параллельные медиальному краю, и борозды, сходящиеся от медиального края к дистальному концу. Кожные зубы имеют правильную ромбическую форму, округлены проксимально, заострены дистально, с короткими зубчиками, продолжающимися в виде ребрышек, сходящихся к дистальной вершинке.

«Звездообразные чешуйки», которые Рогон видел «более в нижних частях» пластинки, имеются только в двух местах у передне-медиального угла и представляют собой крупные, до 1 мм и больше в диаметре, кожные зубы неправильной формы, более выпуклые, чем нормальные кожные зубы, и поднимающиеся над уровнем последних (табл. XCII, фиг. 1*б*). Эти крупные кожные зубы закрывают прижизненные царапины на вентральной поверхности пластинки (см. стр. 63).

Сравнение. По форме бранхиальной пластинки и ширине проксимальной полосы без кожных зубов *T.* (?) *ornatus* очень близок к *T.* (?) *lunaï*, отличаясь от типового вида меньшей относительной длиной этой пластинки. Величина последней почти вдвое меньше, чем у остальных видов рода. Кожные зубы крупнее, чем у *T. giganteus*, но тех же размеров в проксимальной части, как у *T. maximus*, превосходя последние в дистальной. Выдерживающаяся на всей вентральной поверхности ромбическая форма кожных зубов отличает описываемый вид от всех остальных.

Пропорции и форма бранхиальной пластинки *T.* (?) *ornatus* отвечают только соответствующим пропорциям и форме у видов *Tartuosteus*. Однако принадлежность нашего вида к этому роду остается недоказанной, так как неизвестны другие пластинки.

### Род Pycnosteus Preobrazhensky, 1911

1901. *Ganosteus* — Rohon (pars).

Происхождение названия: pycnos — плотный, osteon — кость (греч.), «имея в виду плотность основной массы щита» (Преображенский, 1911, стр. 27).

Типовой вид. *Pycnosteus palaeformis* Preobrazhensky, 1911.

Диагноз. Вентральная и дорзальная пластинки без тессер. Первая высокая, с очень глубокой вырезкой, прикрываемой приподнятыми над субстратом тессерами. Дорзальная пластинка плоская. Бран-

хиальные пластинки эврибазальные и широкие или сравнительно стенобазальные, со слегка или довольно сильно вогнутым латеральным и выпуклым задним краями. Кожные зубы крупные, высокие, с длинными разветвляющимися зубчиками; на бранхиальных пластинках они могут сливаться в ребрышки.

Геологический возраст и распространение. Очень характерный род арукюльских и буртниекских слоев верхней части среднего девона Эстонии, Латвии, Ленинградской и Псковской областей.

История изучения. Преображенский в 1911 г. описал совочкообразный щит, то есть вентральную пластинку, и ряд кусков бранхиальной пластинки, найденные в середине прошлого века в окрестностях г. Тарту, под названием *Pycnosteus palaeformis*. Отличие *P. palaeformis* от *Psammosteus* он видел в плотной структуре.

В. Гросс в 1930 г. описал и изобразил микроскопическое строение пластинок *P. palaeformis*, а совочкообразный щит включил в реконструкцию *Psammosteus* как дорзальный. Он указал, что у *Pycnosteus* средний слой пластинок состоит, как и у *Psammosteus*, из губчатой ткани, а плотное строение есть результат раздавливания перегородок пластинки при захоронении. В этой работе В. Гросс считал *Ganosteus* Rohon синонимом *Pycnosteus*, в чем он отчасти прав.

Самостоятельность *Pycnosteus* была признана и Д. В. Обручевым (1931, стр. 94).

В 1933 г. В. Гросс признал самостоятельность рода *Ganosteus*. Совочкообразный щит *Pycnosteus palaeformis* он, по аналогии с *Psammolepis paradoxa*, считает теперь вентральным. Гросс выяснил стратиграфическое значение *Pycnosteus*, приуроченного только к зоне *Heterostius* (D. m. 3), то есть к арукюльским и буртниекским слоям.

В 1935 г. Гросс описывает вместе с другими псаммостеидами и микроскопическое строение *Pycnosteus*.

Д. В. Обручев в 1940 г. отнес к *Pycnosteus* еще один вид, описанный Рогоном под названием *Ganosteus tuberculatus* и характерный для буртниекских (верхов лужских) слоев, тогда как *P. palaeformis* найден в арукюльских (нижней части лужских) слоях. Остатки *P. tuberculatus* Гросс описал как *P. palaeformis*. В статье 1940 г. Д. В. Обручевым дана реконструкция бранхиальной пластинки *P. palaeformis*.

В 1956 г. Э. Марк описала *P. imperfectus*, *P. palaeformis* и *P. tuberculatus*, дала реконструкции вентральных пластинок первых двух видов, разрезы через туловище *P. palaeformis* и *P. tuberculatus* и описание нового вида *P. pauli*. В 1961 г. этим же автором даются уточненные поперечные разрезы туловища *P. palaeformis* и *P. tuberculatus*, а также реконструкция последнего вида с вентральной стороны. Описанная ею под названием *P.* cf. *tuberculatus* бранхиальная пластинка относится, как выяснилось, к *P. tuberculatus*.

Характеристика и сравнение. Род отличается своеобразным строением. Вентральная пластинка гораздо выше, чем у других псаммостеид. В этом отношении к нему близок только *Tartuosteus*. Задняя вырезка этой пластинки значительно глубже, чем у *Schizosteus* и *Tartuosteus*, а закрывающие ее тессеры не касались субстрата. Дорзальная пластинка без тессер, как у *Schizosteus*, *Ganosteus* и *Tartuosteus*. Бранхиальные пластинки в начале эволюции рода широкие и длинные, сходные с бранхиальными пластинками *Tartuosteus*, а потом становятся широкими и короткими, как у *Psammosteus*, внешние края их приобретают своеобразную форму. В отличие от других псаммо-

стеид латеральный край из выпуклого превращается в вогнутый, но при этом он покрыт массивной губчатой тканью.

По Д. В. Обручеву (1944а), эта очень твердая и плотная ткань появилась в тех местах панциря псаммостеид, которые постоянно соприкасались с субстратом (центральная часть вентральной пластинки, наружный край и угол бранхиальной пластинки). Функцией массивной губчатой ткани было выдерживать сильное трение и защищать организм от повреждений. Однако латеральный край бранхиальной пластинки *Pycnosteus* не мог соприкасаться с субстратом из-за своей вогнутости и из-за высоты вентральной пластинки; бранхиальная пластинка касалась дна, вероятно, только своим наружным углом. Массивная губчатая ткань развита и на заднем крае бранхиальных пластинок *P. pauli* и *P. tuberculatus*. Из этого можно заключить, что массивная губчатая ткань не всегда образовывалась при трении кости о субстрат. Она могла возникать и по другим, еще не выясненным причинам. Задний край бранхиальной пластинки, в начале развития рода прямой, позже стал выпуклым; у других псаммостеид он обычно вогнутый. Судя по строению орбитальной пластинки, глаза у *Pycnosteus*, по-видимому, были обращены в стороны, что связано с более высокой формой тела. Скульптура *Pycnosteus* сложнее, чем у *Schizosteus*, *Tartuosteus* и *Psammolepis*, и довольно близка к скульптуре *Ganosteus*, но у последнего кожные зубы еще более дифференцированы. По развитию скульптуры последние представители рода *Pycnosteus* приближаются к *Psammosteus*, так как на их бранхиальных пластинках появляются ребрышки, как у этого рода.

Объем рода. Род *Pycnosteus* состоит из трех видов: *P. palaeformis* Preobr., *P. pauli* Mark и *P. tuberculatus* (Rohon).

## *Pycnosteus palaeformis* Preobrazhensky, 1911

Табл. XXV, фиг. 1—3; табл. XXVI, фиг. 1, 2; рис. 79—81

1895. *Psammosteus arenatus* — Woodward, стр. 39.
1902. Psammosteiden — Jaekel, стр. 105.
1911. *Pycnosteus palaeformis* n. sp. — Преображенский, стр. 21—27; табл. I, фиг. 1—5.
1911. *Psammosteus imperfectus* n. sp. — Преображенский, стр. 27—28; табл. I, фиг. 6.
1930. *Pycnosteus palaeformis* Preobr. — Gross, стр. 5, 11, 13 (pars).
1930. *Pycnosteus* ? — Gross, стр. 13.
1931. *Pycnosteus palaeformis* Preobr. — Обручев, стр. 94.
1933а. *Pycnosteus palaeformis* Preobr. — Gross, стр. 13 (pars).
1933а. *Psammolepis* (*Pycnosteus*?) *imperfecta* Preobr. — Gross, стр. 12—13.
1935. *Pycnosteus palaeformis* — Gross, стр. 12—16 (pars).
1940а. *Pycnosteus palaeformis* Preobr. — Обручев, стр. 768, рис. 3.
1940а. *Schizosteus* (?) *imperfectus* Preobr. — Обручев, стр. 767.
1947б. *Pycnosteus palaeformis* Preobrajenski — Обручев, стр. 196; табл. L, фиг. 4.
1956. *Pycnosteus palaeformis* Preobr. — Марк, стр. 76—77; табл. I, фиг. 1, табл. II, фиг. 1; рис. 1*б*, 2*б*, 3*а*.
1956. *Pycnosteus imperfectus* (Preobr.) — Марк, стр. 74—76; рис. 1*а*, 2*а*.
1961. *Pycnosteus palaeformis* — Марк, стр. 33; рис. 3*а*.

Происхождение названия: pala — совок, лопата, «так как щит напоминает совок своим видом» (Преображенский, 1911, стр. 27).

Голотип. Вентральная пластинка, оригинал Преображенского (табл. I, фиг. 1—5); колл. Х. Асмусса, 1842; ГМ АНЭ, Pi 102. Арукюла около Тарту; средний девон, арукюльские слои.

Диагноз. Сравнительно крупный вид. Кожные зубы высокие, с тупой верхушкой, до которой доходят ребрышки; зубчики простые, короткие. Эврибазальная бранхиальная пластинка со слегка выпуклыми латеральным и задним краями, $l : w = 0{,}9$. Поверхность со скульптурой на дорзальной стороне бранхиальной пластинки шире поверхности без кожных зубов.

Геологический возраст и распространение. Очень широко распространен в нижней части арукюльских слоев среднего девона Эстонии: Калласте на Чудском оз., Тарту (Арукюла, Тяхтвере и др.), Мууга выше г. Тарту на р. Эмайыги, Пээтриыуе на р. Рейу и Солувески на р. Кыпу; в Ленинградской области: р. Оредеж, Ново-Петровское, Сиверская; р. Луга, Клескуши, Старица; р. Лемовжа, Хотнежи.

История изучения. И. А. Преображенский в 1911 г. описал вентральную пластинку *P. palaeformis*, ее скульптуру и микроскопическое строение. В 1930 г. В. Гросс описал строение массивной губчатой ткани края бранхиальной пластинки и края вырезки вентральной пластинки. Вентральную пластинку он считал, как и И. А. Преображенский, дорзальной. Позже (в 1933 г.) В. Гросс придерживался взгляда А. Гейнца (Heintz, 1932), который считает, что у псаммостеид, как и у многих других Heterostraci, вентральная пластинка более выпукла, чем дорзальная, следовательно, совочкообразный щит *Pycnosteus* является вентральным. В 1956 г. Марк дополнила описание оригинала Преображенского. Она также описала фрагмент бранхиальной пластинки и килевую чешую, дала реконструкцию вентральной пластинки и разрез через туловище. Этот же разрез с указанием толщины пластинок был приведен в ее статье 1961 г.

В работе 1911 г. И. А. Преображенский [а позже и Э. Марк (1956)] описал другую вентральную пластинку под названием *P. imperfectus*. Признаки, на основе которых выделен этот вид, — небольшие размеры кожных зубов (см. табл. XXV, фиг. 1), слабая стертость центральной части вентральной пластинки, более пологие бока ее — только индивидуальные отличия *P. palaeformis*.

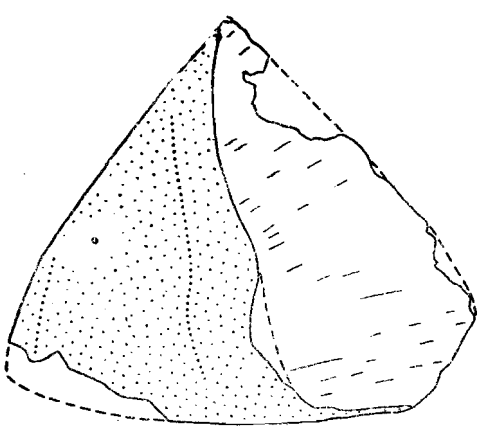


Рис. 79. Бранхиальная пластинка *Pycnosteus palaeformis*, дорзальная сторона Pi 261, × 1/4. Чудское оз., Калласте; арукюльские слои.

Описание. Овальная, сильно выпуклая вентральная пластика (Pi 102, рис. 81*а*) длиной 31, шириной 20, высотой 12 см (Преображенский, 1911, стр. 22). Так как края обломаны, размеры могли быть на 3—4 см больше; $l : w \sim 1{,}5$. Бока пластинки образуют с ее дном угол в 60°. Недалеко от центра роста в передней части начинается вырезка шириной 6 и длиной 23 см, которая занимает $^2/_3$ длины пластинки. Судя по линиям нарастания, более молодые индивиды имели круглую и плоскую пластинку с широкой вырезкой.

Левая бранхиальная пластинка — почти полная (Pi 261, рис. 79), эврибазальная и широкая; длина 21,5, ширина 24,5 см, $l : w = 0{,}9$. Толщина латерального края 3, заднего 2,5, внутреннего 2 мм, в середине пластинки до 1 см. Граница кожных зубов на дорзальной стороне с заметной ступенькой высотой до 8 мм. Латеральная часть плоская, медиальная дорзально слегка вогнута. Латеральный и задний края немного выпуклы, угол между ними 54°. Внутренний край, вероятно, почти прямой, только в задней части резко поворачивается наружу. На внешних краях вторичный дентин слабо развит. Ширина поверхности со скульптурой на дорзальной стороне 13 см, а поверхности без нее 11 см. На вентральной стороне только узкая каемка без кожных зубов, шириной 2 мм. Граница кожных зубов несколько извилиста. Угол ее с задним краем 73°. Кожных зубов на дорзальной стороне около наружного угла, латерального и заднего краев 7—8, у границы свободной части 8—9 на 1 см. Кожные зубы вентральной стороны мельче — 12 на 1 см, только около латерального и заднего краев они крупнее. Величина и форма кожных зубов такие же, как на вентральной пластинке (табл. XXV, фиг. 2), но местами они реже посажены. Верхушки кожных зубов тупые и обычно всегда стертые (табл. XXVI, фиг. 2). В статье Э. Марк (1956, стр. 76) неправильно отмечено, что верхушка кожных зубов гладкая. На самом деле у нестертых кожных зубов имеются ребрышки, начинающиеся от верхушки зуба и переходящие ниже в зубчики (табл. XXVI, фиг. 1).

Коньковая чешуя вентральной стороны (Pi 288, рис. 80) — относительно длинная и узкая, с сильно стертым задним концом. Длина ее (неполная) 5,5, ширина 2,2 см, толщина 4 мм, разрез дугообразный. На внутренней стороне треть поверхности покрыта кожными зубами.

Кожные зубы удлиненные, довольно высокие, с короткими зубчиками, длиной 0,5—1,5 мм. Иногда они сливаются по два, образуя короткие валики (табл. XXV, фиг. 3).

Дана реконструкция *P. palaeformis* с вентральной стороны (рис. 81*а*) и поперечный разрез через его туловище (рис. 81*б*; Mark, 1961).

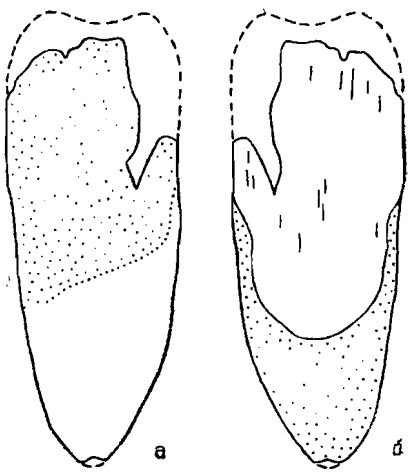



Рис. 80. Коньковая чешуя *Pycnosteus palaeformis*.
Pi 288, × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона. Тарту; арукюльские слои.

Сравнение. От других видов *P. palaeformis* отличается более мелкой и менее сложной скульптурой. Его бранхиальная пластинка имеет слабо выпуклый латеральный край (у *P. pauli* и особенно у *P. tuberculatus* он вогнут). Поверхность со скульптурой на дорзальной стороне бранхиальной пластинки шире бесскульптурной (у *P. pauli* она у́же). Полоска без кожных зубов на вентральной стороне значительно у́же, чем у *P. pauli* и *P. tuberculatus*. По форме бранхиальная пластинка довольно близка к пластинке *Schizosteus splendens*. Судя по линии нарастания, вентральная пластинка молодых особей *P. palaeformis* походила на вентральную пластинку *Schizosteus asatkini*.

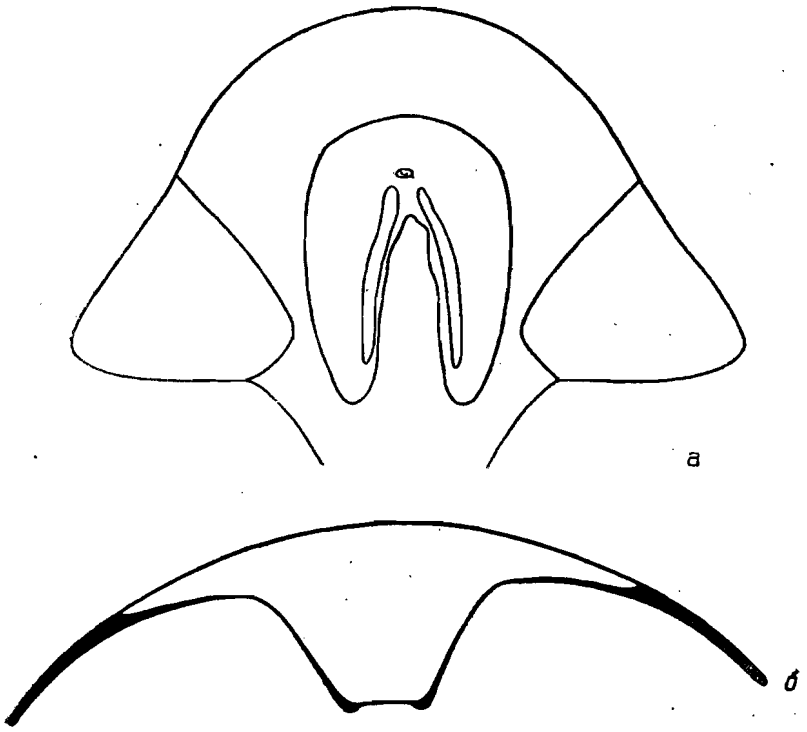



Рис. 81. Реконструкция *Pycnosteus palaeformis*.
*а* — вентральная сторона, × 1/8; *б* — поперечный разрез туловища (по Mark, 1961).

## *Pycnosteus pauli* Mark, 1956

Табл. XXVII, фиг. 1—3; рис. 82, 83

1956. *Pycnosteus pauli* n. sp. — Марк, стр. 82—85; табл. II, фиг. 4, 5; табл. III, фиг. 4; рис. 1*в* и 7—9.

Происхождение названия: по фамилии В. Пауля, собравшего весь материал этого вида.

Голотип. Левая половина вентральной пластинки, оригинал Э. Марк (рис. 1*в*, 7), колл. В. Пауля, 1937; ГМ АНЭ, Pi 105. Тамме на берегу оз. Выртсъярв (Эстония); средний девон, арукюльские слои.

Диагноз. Крупный вид. На нижней стороне вентральной пластинки сильно развита массивная губчатая ткань. Кожные зубы плоские, с длинными, разветвляющимися часто на два и три зубчиками, которые начинаются в виде ребрышек почти от верхушки зуба. Бранхиальная пластинка со слегка вогнутым латеральным и выпуклым задним краями, около внутреннего края на вентральной стороне зона крупных многоугольных тессер.

Геологический возраст и распространение. Част в среднем девоне, в верхней части арукюльских слоев Эстонии (кроме типового местонахождения, Пайсту и Ыйзу южнее г. Вильянди, Хааслава и Вапрамяэ около г. Тарту, руч. Пери около г. Пыльва). В Ленинградской области на р. Лемовже.

История изучения. Вид описан в 1956 г. Э. Марк. В настоящей работе приведены только некоторые новые данные и иллюстрации.

Описание. Скульптура бранхиальных пластинок сохранилась лучше на Pi 124 (табл. XXVII, фиг. 1). Скульптура средних пластинок (табл. XXVII, фиг. 2) принципиально не отличается от скульптуры бранхиальной. На коньковой чешуе Pi 112 (табл. XXVII, фиг. 3), кроме удлиненных кожных зубов, на месте повреждения встречаются вторичные кожные зубы, напоминающие округлые кожные зубы других пластинок. У более полного экземпляра Pi 262 (рис. 82) хорошо сохранились передний край и один из боковых. Судя по тому, что задний конец чешуи стерт при жизни, можно полагать, что она помещалась на вентральной стороне. Длина ее (неполная) 3,5 см, ширина 2,5 см. На

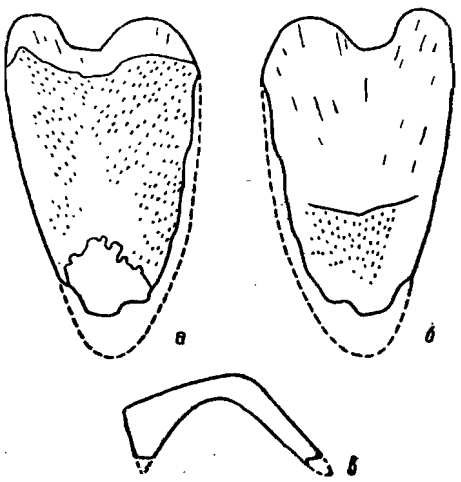



Рис. 82. Коньковая чешуя *Pycnosteus pauli*. Pi 262, × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона, *в* — разрез. Оз. Выртсъярв, Тамме; арукюльские слои.

переднем крае довольно широкая (4—5 мм) полоска без кожных зубов. В разрезе чешуя асимметричная, так как один ее край сильно утолщен (до 8 мм).

Описание *P. pauli* можно дополнить реконструкцией вентральной стороны (рис. 83).

Сравнение. *P. pauli* отличается от *P. palaeformis* бо́льшими размерами вентральной пластинки, более отвесными ее боками, значительным развитием массивной губчатой ткани, из чего можно

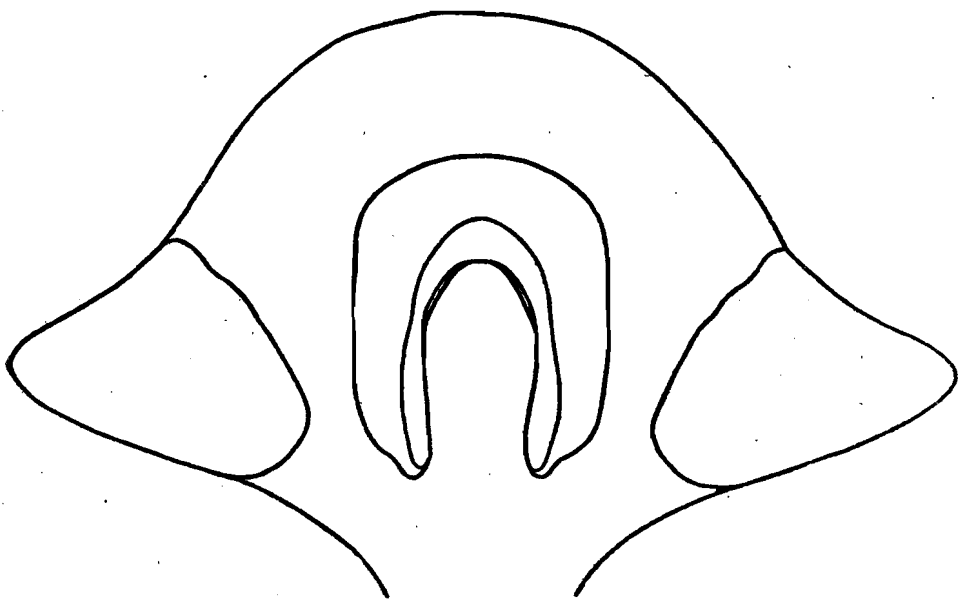


Рис. 83. Реконструкция вентральной стороны *Pycnosteus pauli*, × 1/8.

заключить, что пластинка стиралась интенсивнее; тессеры, закрывавшие вырезку, были подняты выше; кожные зубы крупнее, но более плоские, зубчики многочисленные, длинные и часто разветвляются на два и три. Латеральный край бранхиальной пластинки не выпуклый, как у *P. palaeformis*, а слегка вогнутый. Тессеры бранхиальной пластинки значительно крупнее, чем у *Psammosteus*.

## *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon, 1901)

Табл. XXVI, фиг. 3; табл. XXVIII, фиг. 1—3; табл. XXIX, фиг. 1, 2; табл. XXX, фиг. 1—4; рис. 84—95.

1836. Покровы земноводных и рыб — Parrot, стр. 27—30; табл. III, фиг. 4, 4*a*, 11, 11*a*; табл. IV, фиг. 14 (?), 17, 17*a*, 17*b*.
? 1845. *Asterolepis granulata* — Agassiz, стр. 94, 147; табл. 30, фиг. 12; табл. 30а, фиг. 12.
1901. *Ganosteus tuberculatus* — Rohon, стр. 12—13; табл. I, фиг. 2 (non табл. II, фиг. 23).
1901. *Psammosteus* — Rohon, рис. 2.
1930. *Pycnosteus palaeformis* Preobr. — Gross, стр. 5—11, 13 (pars); табл. I, фиг. 9*b*; табл. II, фиг. 3.
1933а. *Pycnosteus palaeformis* Preobr. — Gross, стр. 13 (pars); табл. II; рис. 22, 23.
1935. *Pycnosteus palaeformis* — Gross, табл. II, фиг. 1.
1940а. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon) — Обручев, стр. 768.
1947б. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon) — Обручев, стр. 196; табл. L, фиг. 6.
1956. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon) — Марк, стр. 77—81; табл. I, фиг. 2—6; табл. II, фиг. 2, 3; табл. III, фиг. 1—3; рис. 3, 4, 5*a*, 6.
1956. *Pycnosteus cf. tuberculatus* — Марк, стр. 81; рис. 5*б*, *в*.
1961. *Pycnosteus tuberculatus* — Mark, стр. 34; рис. 3*b*.

Происхождение названия: tuberculatus — покрытый бугорками.

Тип. Место хранения оригинала И. В. Рогона (1901, табл. I, фиг. 2) неизвестно. В том случае, если он окончательно утрачен, неотипом может служить оригинал Ф. Паррота 1836 г. (табл. II, фиг. 4), ПИН, № 2442/4. Восточный берег оз. Буртниеки; средний девон, буртниекские слои (табл. XXVI, фиг. 3 настоящей работы).

Диагноз. Крупный вид. Края вырезки вентральной пластинки полозообразные и высокие. Дорзальная пластинка почти круглая. Кожные зубы довольно крупные, с частыми длинными зубчиками, разветвляющимися два-три раза надвое. Бранхиальная пластинка стенобазальная, с вогнутым латеральным и выпуклым задним краем. Покрытая мягкими тканями медиальная часть вентральной стороны широкая. На этой пластинке кожные зубы часто сливаются в короткие ребрышки. Орбитальная пластинка выпуклая, с вогнутой латеральной стороной и маленьким глазным отверстием. Около латерального края отверстия утолщение.

Геологический возраст и распространение. Средний девон, буртниекские слои. Встречается часто: у Каркси и Хярма на р. Ыхне, у Сымерпалу и Сульби на р. Пюхайыги (Эстония) на р. Салаце ниже Мазсалацы, у Рамниеки на р. Гауе и против хут. Леей на р. Абаве (Латвия), на рч. Еглине, притоке Желчи (Псковская обл.).

История изучения. И. В. Рогон описал этот вид в качестве одного из двух видов *Ganosteus*. В. Гросс в 1930 г. считал род *Ganosteus* синонимом *Pycnosteus*, в 1933 г. признал его самостоятельность, но объединил оба вида Рогона в один — *G. tuberculatus*. Между тем из его описания явствует, что он имел в виду тот вид Рогона, у которого

кожные зубы неодинаковой величины, то есть *G. stellatus*. В 1940 г. Д. В. Обручев указал, что *G. tuberculatus* следует отнести к роду *Pycnosteus*, а типом рода *Ganosteus* следует считать *G. stellatus* потому, что хотя *G. tuberculatus* описан первым, но рекомендацию ст. 30 Международных правил зоологической номенклатуры здесь лучше не применять, так как если признать *G. tuberculatus* типом рода *Ganosteus*, то род *Pycnosteus* должен стать синонимом последнего, между тем *Pycnosteus* основан на хорошо описанном образце, а *Ganosteus* — на обломках, плохо описанных и неизвестно где находящихся.

Описанная Л. Агассисом *Asterolepis granulata*, «происходящая из Риги», была Вудвордом (1891а, стр. 207) помещена в число кожных пластин, недостаточно охарактеризованных. В. Гросс (1932, стр. 17) исключил ее из числа видов *Asterolepis*, указав, что это может быть остаток *Pycnosteus*. Действительно, один из рисунков Агассиса (табл. 30а, фиг. 12) напоминает схематически изображенные кожные зубы *P. tuberculatus* — на нем видны как будто обрубленные, кончающиеся на одном уровне, но не ветвящиеся зубчики. Однако описание Л. Агассиса (стр. 194) как будто больше напоминает *Ganosteus stellatus*, но плохое качество рисунка и недостаточно полное описание не позволяют решить, какой это вид.

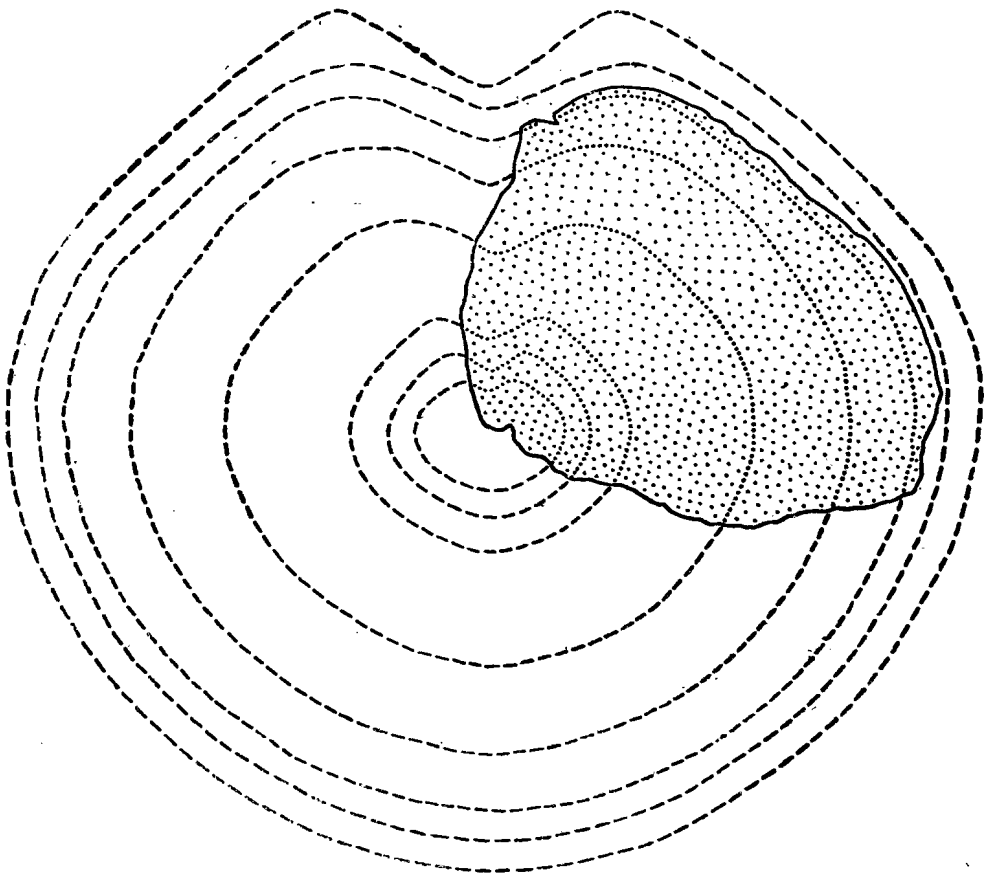


Рис. 84. Дорзальная пластинка *Pycnosteus tuberculatus*, передняя часть правой половины.

Pi 712, × 1/4. Каркси; буртниекские слои.

Э. Марк в 1956 г. описала бранхиальную и орбитальную пластинки, фрагменты дорзальной и вентральной пластинок и чешуи *P. tuberculatus* и дала реконструкцию поперечного разреза туловища. Позже (1961) этот разрез был дополнен и была дана реконструкция вентральной стороны. Впоследствии оказалось, что бранхиальная пластинка, описанная в 1956 г. под названием *P.* cf. *tuberculatus*, относится к *P. tuberculatus*.

Описание. По новым сборам можно дополнить описание вида. Крупный фрагмент слабо выпуклой дорзальной пластинки (Pi 712, рис. 84), длиной 22 и шириной 25,5 см, имеет хорошо выраженные линии нарастания, дающие возможность реконструировать пластинку, размеры которой могли быть: длина — 41, ширина — 50 см, $l:w=0{,}8$.

Таким образом, ширина пластинки превышала длину. На переднем крае была неглубокая вырезка. Судя по идущим параллельно линиям нарастания, пропорции пластинки мало изменялись с ростом, хотя у молодых особей ширина еще больше превышала длину ($l:w$, вероятно, было 0,6). Толщина небольшая по сравнению с вентральной — 2—4 мм. Центр роста находился примерно в геометрическом центре пластинки. Тессеры на ней, во всяком случае примерно на передних двух третях длины, отсутствовали. Скульптура не отличается от скульптуры вентральной пластинки.

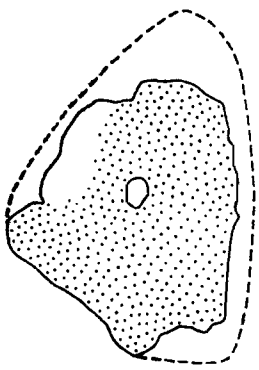


Рис. 85. Левая орбитальная пластинка *Pycnosteus tuberculatus*.
Pi 116, × 1. Каркси; буртниекские слои.

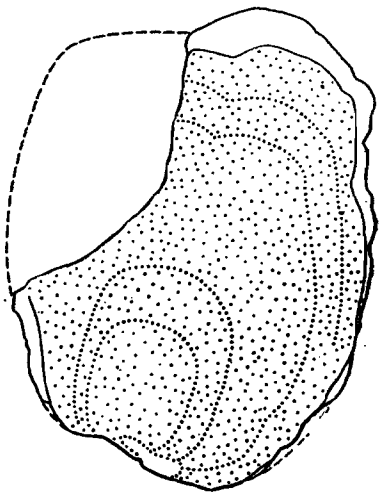


Рис. 86. Левая корнуальная пластинка *Pycnosteus tuberculatus*.
Pi 735, × 1/2. Каркси; буртниекские слои.

Благодаря находкам орбитальной пластинки у других псаммостеид можно дать контуры ее и для *P. tuberculatus* (рис. 85). На другом экземпляре (Pi 267) сохранилось орбитальное отверстие длиной 4,0 и шириной 4,2 мм. У первой пластинки (Pi 116) длина его чуть больше ширины (4,0 и 3,8 мм).

Левая корнуальная пластинка (Pi 735, рис. 86) удлиненная, несколько асимметричная. Длина 12, ширина 8,7 см (у полной пластинки 9,5), $l:w=1{,}2$, толщина 1—6 мм, поперечная выпуклость 0,5 см. Каемка без скульптуры имеет ширину 0,3—1 см. Задний край изогнут вниз и частично стерт. Примерно в середине его находится центр роста.

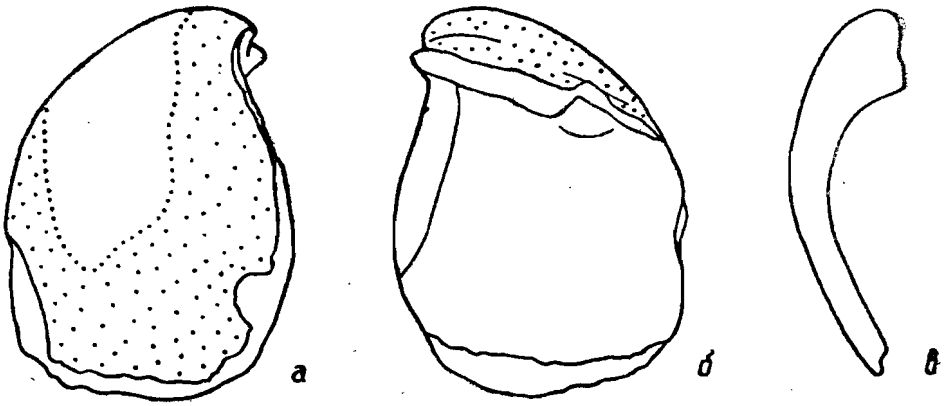



Рис. 87. Правая медиальная маргинальная пластинка *Pycnosteus tuberculatus*. Pi 736, × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона, *в* — продольный разрез. Каркси; буртниекские слои.

Правая медиальная маргинальная пластинка (Pi 736, рис. 87; табл. XXVIII, фиг. 3) единственная находка у псаммостеид, кроме *Drepanaspis*. Она яйцевидная, длиной 5, шириной 3,7 см, толщиной 2—13 мм, выпуклость продольно 0,9, поперечно 0,5 см. На краях каемка без кожных зубов шириной 1—6 мм. Примерно треть внешней поверхности стерта и покрыта массивной губчатой тканью. Передний край загнут вверх, поперечно вогнут и покрыт кожными зубами.

На основании прежде всего фрагмента передней (Pi 264) и боковой части (Pi 113; Марк, 1956; рис. 4*а*) сделана рекон-

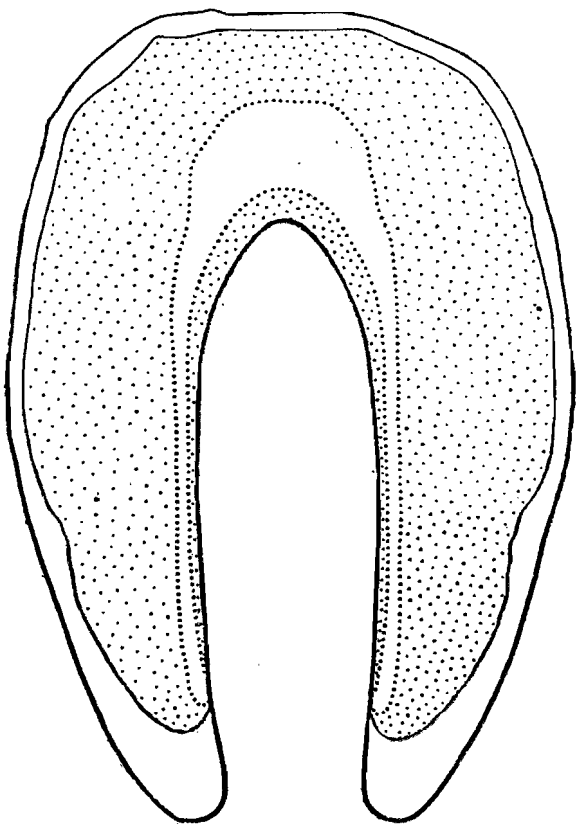


Рис. 88. Реконструкция вентральной пластинки *Pycnosteus tuberculatus*, × 1/4.

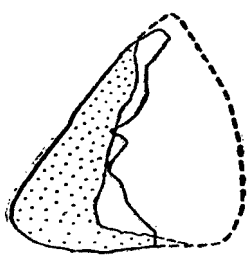
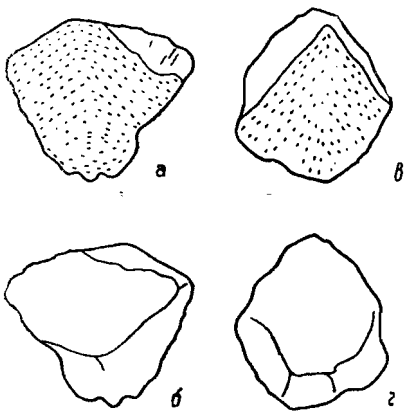


Рис. 89. Бранхиальная пластинка молодой особи *Pycnosteus tuberculatus*.
Pi 741, × 1/2. Каркси; буртниекские слои.

струкция вентральной пластинки (рис. 88). Скульптура показана на табл. XXVIII, фиг. 1.

Описание бранхиальных пластинок (Марк, 1956, стр. 78—80, 81; рис. 5; табл. I, фиг. 2) можно дополнить изображением вариантов скульптуры: обычные круглые или неправильные кожные зубы (табл. XXVIII, фиг. 2), возле краев более крупные (табл. XXIX, фиг. 1) или слившиеся в короткие гребешки (табл. XXIX, фиг. 2).

Найдена и другая пластинка молодой особи (описание первой — Pi 117— см. Марк, 1956, стр. 79; табл. I, фиг. 3). У нее (Pi 741, рис. 89) медиальная часть обломана. Длина 5,9, ширина 3,5 см (у полной пластинки 6,3 и 6 см), $l : w \sim 1{,}1$, у старых особей 0,5. Толщина 2—4 мм. Передний край прямой, задний слегка выпуклый. Примерно треть дорзальной стороны покрыта кожными зубами (у старых индивидов — половина).




Можно дополнить описание тессер и чешуй. Тессера Pi 120 изображена на рис. 90*а, б*. Она покрывала тремя краями соседние тессеры, четвертый край покрывался другой тессерой. Pi 119 (рис. 90*в, г*; Марк, 1956, стр. 80; табл. I, фиг. 5) тоже тессера, с такими же краями.

Рис. 90. Тессеры *Pycnosteus tuberculatus*.
× 1. *а* — Pi 120, *б* — то же, внутренняя сторона, *в* — Pi 119, *г* — то же, внутренняя сторона, Каркси; буртниекские слои.

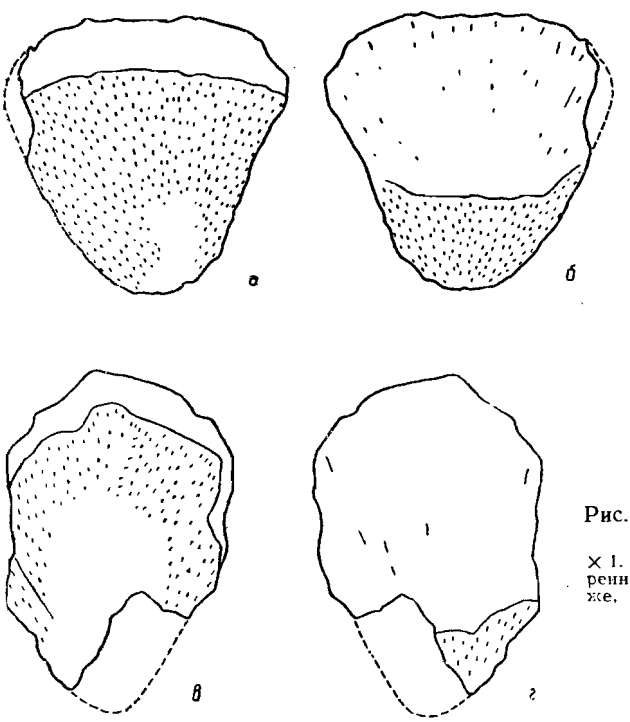



Рис. 91. Коньковые чешуи *Pycnosteus tuberculatus*.
× 1. *а* — Pi 268, *б* — то же; внутренняя сторона, *в* — Pi 447, *г* — то же, внутренняя сторона. Каркси; буртниекские слои.

Коньковые чешуи разнообразной формы; Pi 268 (табл. XXX, фиг. 1; рис. 91*а, б*) и Pi 447 (рис. 91*в, г*) меньше, Pi 717 и 272 (рис. 92, 93) крупнее. Размеры (в см):

| | Pi 268 | Pi 447 | Pi 717 | Pi 272 |
|---|---|---|---|---|
| Длина (*l*) | 3,5 | 4,3 | 7,2 | 8,8 |
| Ширина (*w*) | 3,5 | 2,9 | 6,6 | 1,9 |
| *l* : *w** | 0,9 | 1,6 | 1,1 | 4,8 |
| Максимальная толщина | 0,3 | 0,3 | 0,6 | 1,3 |
| Высота выпуклости | 0,4 | 0,5 | 1,2 | 0,4 |
| Угол между задними краями | 56° | 48° | 50° | 9° |
| Длина заднего свободного кончика | 1,3 | 0,8 | 3,7 | 4,9 |

* *l* : *w* даны по реконструкциям.

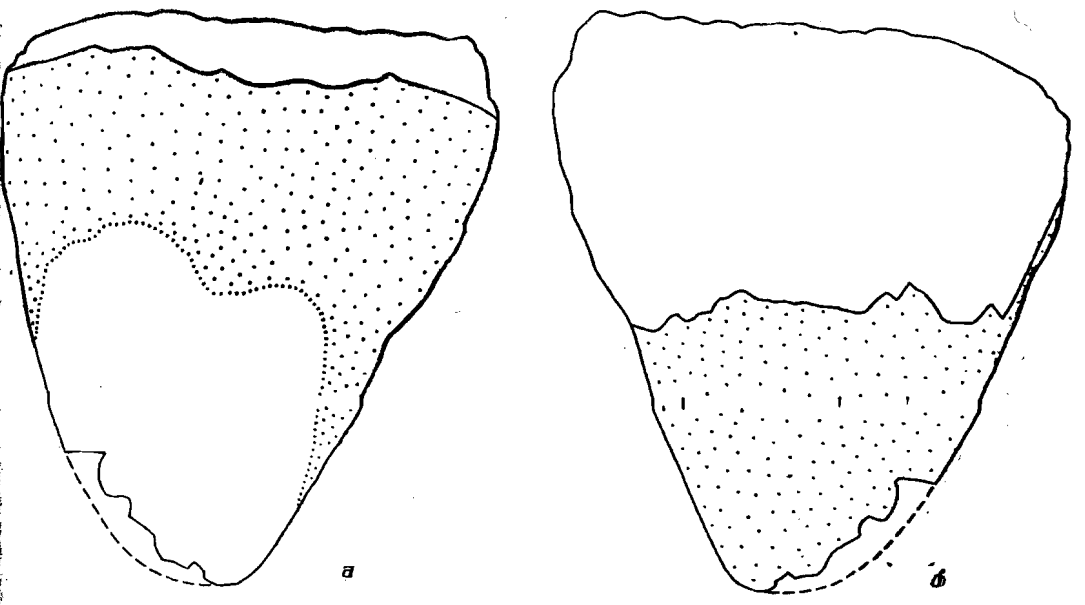



Рис. 92. Коньковая чешуя *Pycnosteus tuberculatus*.
Pi 717, × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона. Каркси; буртиекские слои.

Pi 268, вероятно, дорзальная, так как она без массивной губчатой ткани, также, по-видимому, и Pi 272. Сильно стертые Pi 447 и 717 — вентральные. Более короткие и широкие Pi 268, 447, 717 помещались на передней части хвоста. На его задней части находилась узкая и длинная чешуя Pi 272, свыше 1 см толщиной.

Скульптура видна на табл. XXX, фиг. 2 и 3. На некоторых коньковых чешуях (табл. XXX, фиг. 2) кожные зубы удлиненные, но не вытянуты так сильно, как на других (табл. XXX, фиг. 3; см. также Марк, 1956, табл. II, фиг. 2). На последней чешуе между крупными кожными зубами, имеющими вид гребешков длиной до 2,5 мм, находятся весьма мелкие кожные зубы.

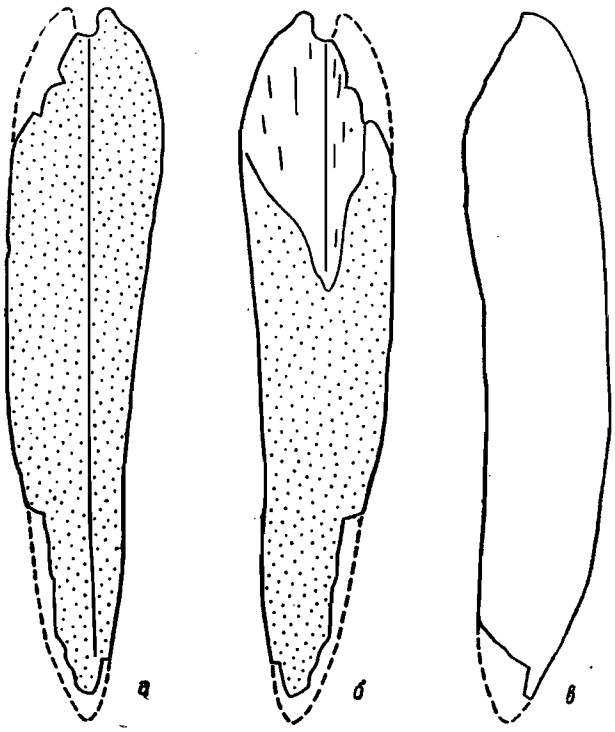


Рис. 93. Коньковая чешуя *Pycnosteus tuberculatus*.
Pi 272, × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона, *в* — вид сбоку. Каркси; буртиикские слои.

Из чешуй сохранились лучше всего Pi 269 и 118. Первая (табл. XXX, фиг. 4; рис. 94*а*) более широкая: длина 2,6, высота 4,7 см, $l : w = 0{,}5$, толщина 1—2 мм. Размеры второй (рис. 94*б*, Марк, 1956, табл. 1, фиг. 4): длина 2,8, ширина 3 см, толщина 0,5—1 мм, $l : w = 1$. Обе чешуи покрыты удлиненными кожными зубами, на переднем крае каемка без кожных зубов шириной до 4 мм.

Сделаны реконструкции вида с дорзальной и вентральной стороны (рис. 95*а, б*) и сбоку (рис. 96), продольный разрез через туловище (рис. 95*в*) и реконструкция молодой особи (рис. 97).

Сравнение. *P. tuberculatus* более крупный вид, чем *P. palaeformis* и *P. pauli*. Задняя часть боков его вентральной пластинки более отвесна. Около вырезки этой пластинки имеется широкая вертикальная

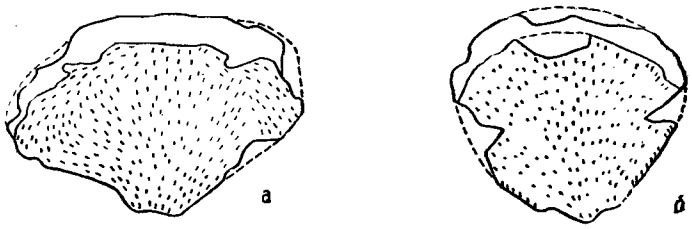


Рис. 94. Чешуи *Pycnosteus tuberculatus*.
× 1. *а* — Pi 269, *б* — Pi 118. Каркси; буртниекские слои.

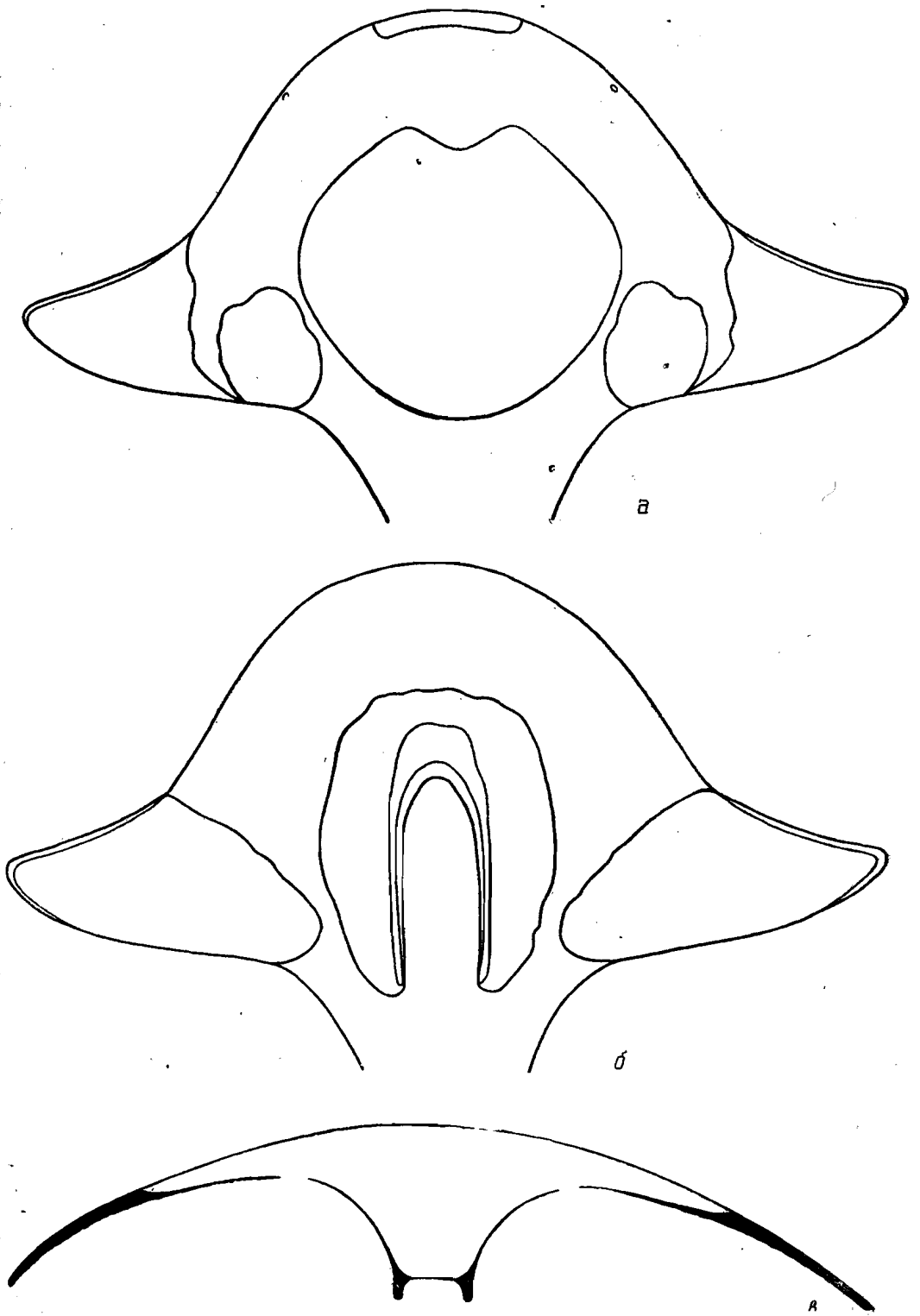



Рис. 95. Реконструкция *Pycnosteus tuberculatus*.
× 1/8. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона, *в* — поперечный разрез через туловище.

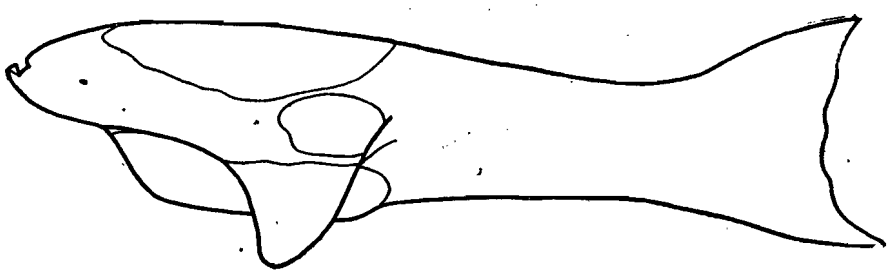


Рис. 96. Боковой вид *Pycnosteus tuberculatus*, реконструкция.

полоса со скульптурой, показывающая, что пластинки, закрывающие вырезку, были приподняты еще выше над субстратом, чем у других видов. Кожные зубы сложнее, чем у *P. pauli*: они крупнее и количество их зубчиков больше. Дорзальная пластинка такая же плоская, как у *P. pauli*, и тоже имела неглубокую вырезку на переднем крае. Бранхиальная пластинка шире и короче, чем у *P. pauli*. Почти на всей ее дорзальной стороне развиты вместо обычных кожных зубов гребешки.

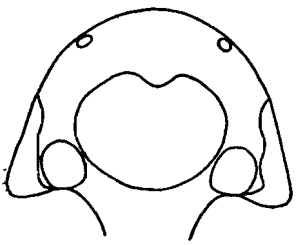


Рис. 97. Реконструкция молодой особи *Pycnosteus tuberculatus*.

## Род Ganosteus Rohon, 1901

Происхождение названия: ganos — блеск, украшение, osteon — кость (греч.).

Типовой вид. *Ganosteus stellatus* Rohon, 1901.

Диагноз. Дорзальная и вентральная пластинки без тессер. Бранхиальные пластинки относительно длинные и широкие. Кожные зубы очень крупные, высокие, с длинными разветвляющимися зубчиками, окружены мелкими кожными зубами.

Геологический возраст и распространение. Средний девон, арукюльские и буртниекские слои Эстонии, Латвии и Ленинградской области; верхний девон, гауйские слои Латвии.

История изучения. Остатки этого рода изображены Ф. Парротом (1836), установлен род И. В. Рогоном (1901), который различал в нем два вида: *G. stellatus* с кожными зубами разной величины и *G. tuberculatus* с одинаковыми. В. Гросс (Gross, 1930), считал этот род идентичным с *Pycnosteus*, позднее (1933a) он признал его самостоятельность, но оба вида соединил в один — *G. tuberculatus*. Д. В. Обручев (1940a) указал, что *C. tuberculatus* Rohon (non Gross) следует отнести к роду *Pycnosteus*, с которым он сходен по характеру кожных зубов и по эврибазальным бранхиальным пластинкам. Типовым видом *Ganosteus* следует считать *G. stellatus*.

Характеристика и сравнение. Вентральная пластинка без тессер, с глубокой вырезкой и относительно высокая. Она, вероятно, шире, короче и ниже, чем у *Pycnosteus*. Дорзальная пластинка также без тессер и своей почти круглой формой наиболее близка к той же

пластинке у *Sch. splendens*, *Pycnosteus* и *Tartuosteus*. Кожные зубы близки по форме к кожным зубам *Pycnosteus*, но более сложные.

Объем рода. Кроме типового, один вид: *G. artus* Mark-Kurik n. sp.

## *Ganosteus artus* Mark-Kurik. n. sp.

Табл. XXXI, фиг. 1—4; рис. 98—104

Происхождение названия: artus — густой, плотный, по плотно расположенным кожным зубам.

Голотип. Левая бранхиальная пластинка (рис. 98; табл. XXXI, фиг. 1); колл. В. Пауля; ГМ АНЭ, Pi 129. Тамме на оз. Выртсъярв, Эстония; средний девон, арукюльские слои.

Диагноз. Довольно крупный вид. Кожные зубы высокие, конусовидные, тесно посаженные. Зубчики кожных зубов сравнительно короткие. Бранхиальная пластинка эврибазальная и широкая.

Геологический возраст и распространение. Арукюльские слои среднего девона Эстонии: Тамме на оз. Выртсъярв, Хааслава на руч. Мыра, Калласте на Чудском оз. и Вильянди.

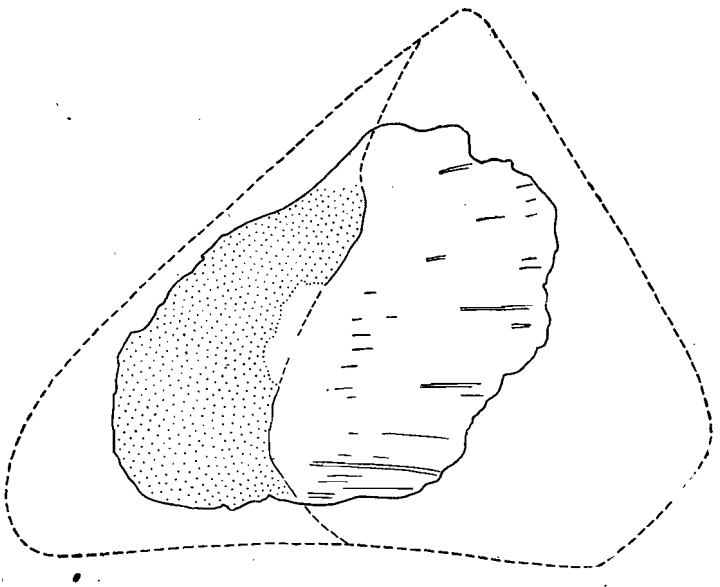


Рис. 98. Бранхиальная пластинка *Ganosteus artus*.
Pi 129 (голотип), × 1/3. Оз. Выртсъярв, Тамме; арукюльские слои.

Описание. Голотип — левая бранхиальная пластинка (Pi 129, рис. 98) эврибазальная. Все ее края обломаны. Длина 14,7, ширина 16 см, $l : w \sim 0{,}9$. Толщина краев 0,5—0,7 см, в передней части латерального края до 1 см. Латеральный край выпуклый. Граница кожных зубов на дорзальной стороне идет почти прямо от переднего угла к заднему краю. Свободная от скульптуры поверхность бороздчата. Кожные зубы (табл. XXXI, фиг. 1) крупные (диаметр 1,7—2,2 мм, у заднего края 2,8—3,2 мм), высокие, с острой верхушкой. Зубчики (11—12) начинаются в виде ребрышек от верхушки зуба, сравнительно

длинные, тонкие, разветвляются на две и три ветви. Маленькие простые кожные зубы между большими встречаются довольно редко.

Пластинка Pi 132 (рис. 99) также левая. Проксимальная часть ее обломана. Длина и ширина почти одинаковы: 10,2 и 10,8 см. Толщина у проксимального излома 1,3 см, около краев 3—4 мм. Дорзальная поверхность плоская, вентральная поперечно чуть вогнутая. Наружный угол тупой. Латеральный край выпуклый, но у переднего угла срезан в результате прижизненного повреждения и покрыт анормальными кожными зубами. Оба внешних края покрыты массивной губчатой тканью, но не в одинаковой мере: на дорзальной стороне она образует полоску почти одинаковой ширины

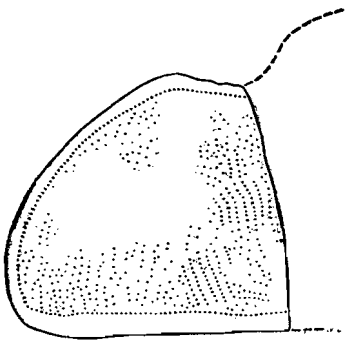


Рис. 99. Бранхиальная пластинка *Ganosteus artus*, дистальная часть.
Pi 132. × 1/3. Хааслава; арукюльские слои.

(5—8 мм) на латеральном и заднем краях, а на вентральной — только на латеральном крае, шириной 3—8 мм, тогда как задний покрыт ею лишь около наружного угла.

Скульптура несколько отличается от скульптуры голотипа. Кожные зубы крупнее. На дорзальной стороне (табл. XXXI, фиг. 2) они образуют продольные извилистые ряды и вытянуты поперечно, местами более или менее круглые, диаметр около наружного и переднего углов 2,6—2,8 мм, у заднего 3—3,7 мм. Зубчики очень длинные, сравнительно тонкие, высокие и редкие. Они дают по две ветви, разветвляющиеся еще на две и на три. Количество зубчиков, в зависимости от величины кожного зуба, 8—13. Центральная часть зуба маленькая, со сравнительно длинными зубчиками, соприкасающимися с зубчиками других зубов. Поэтому границы между отдельными кожными зубами не особенно отчетливы. Верхушки их сверху стерты, но, вероятно, были первоначально острые. Между крупными кожными зубами встречаются иногда маленькие (диаметр 0,7 мм), с шестью-семью простыми короткими зубчиками. На вентральной стороне скульптура сохранилась хуже. Извилистые ряды кожных зубов видны только около проксимального излома. Кожные зубы такие же, как на дорзальной стороне. Около переднего и наружного углов беспорядочно расположенные куполовидные кожные зубы изменчивой величины с короткими зубчиками. Они сидят на нормальных кожных зубах и, следовательно, являются вторичными.

На основании Pi 129 и 132 сделана реконструкция (рис. 98). Длина полной пластинки ~21, ширина ~26,5 см, $l : w \sim 0{,}8$.

Пластинка молодой особи (Pi 740, рис. 100) треугольная, плоская. Она имеет длину 5,7, ширину 5,3 см (у полной пластинки 6,0 и 5,9), $l : w = 1{,}0$, толщина 1—3 мм. Передний край чуть выпуклый, задний прямой, кожные зубы на дорзальной стороне занимают меньшую поверхность, чем у старых особей.

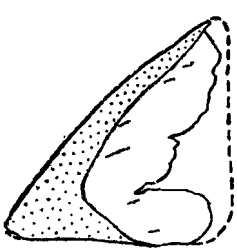


Рис. 100. Бранхиальная пластинка молодой особи *Ganosteus artus*.
Pi 740. × 1/2. Оз. Выртсъярв, Тамме; арукюльские слои.

Фрагмент вентральной пластинки — задняя часть левой половины (Pi 128, рис. 101) — плоский, длиной 15,9, шириной 11,3 см, толщиной до 1 см, около бокового края 3 мм.

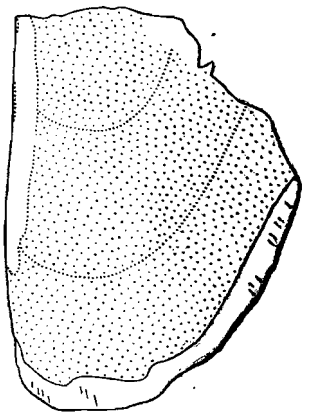


Рис. 101. Вентральная пластинка *Ganosteus artus*, задняя часть левой половины.
Pi 128, × 1/3. Оз Выртсъярв, Тамме; арукюльские слои.

Стороны пластинки в задней части образовывали с ее дном угол примерно в 40°. Вдоль прямого края вырезки идет полоска массивной губчатой ткани, не доходящая до заднего конца, шириной 9 мм, длиной 10 см. Боковой и задний края лишены кожных зубов на ширину 0,8—1,2 см. На внутренней поверхности

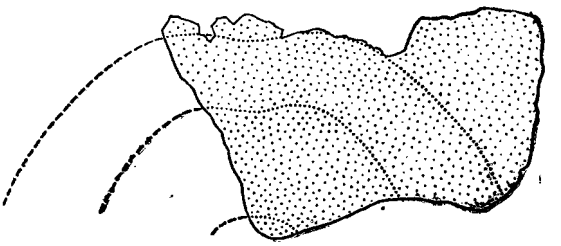


Рис. 102. Вентральная пластинка *Ganosteus artus*, фрагмент передней части.
Pi 133, × 1/3. Чудское оз., Калласте; арукюльские слои.

около края вырезки есть полоска со скульптурой шириной 9 мм, смятая в продольные складки и не доходящая до заднего края. Кожные зубы крупнее около нижнего переднего угла фрагмента, то есть в наиболее близком к центру роста месте. Их диаметр здесь 1,4—1,7 мм, ближе к краям меньше. Кожные зубы высокие, конусовидные, тесно расположенные, верхушки их стерты, очертания круглые или несколько асимметричные. Зубчики (11—13) сравнительно короткие, около верхушки широкие, разветвляются на две и три ветви, которые тоже дихотомируют. Между крупными кожными зубами довольно часты маленькие простые, диаметром 0,2—0,4 мм, с острыми верхушками и 6—7 зубчиками. На внутренней поверхности (табл. XXXI, фиг. 3) кожные зубы сохранились лучше. От их острых верхушек начинаются ребрышки, которые ниже переходят в зубчики.

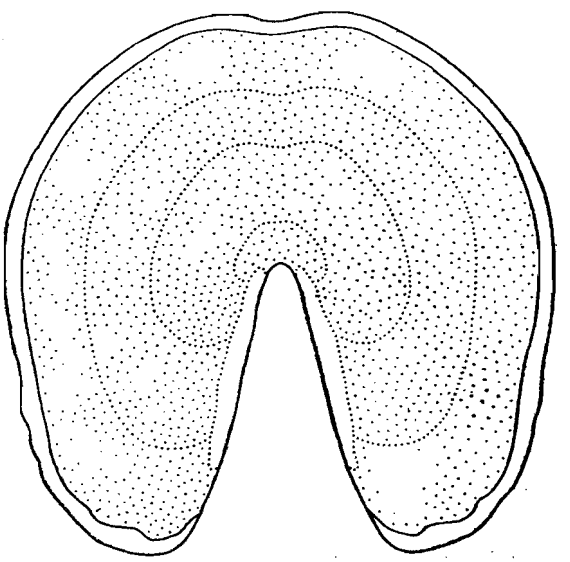
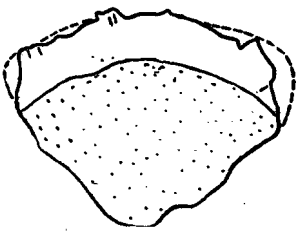


Рис. 103. Реконструкция вентральной пластинки *Ganosteus artus*. × 1/4.

Другой фрагмент — передняя часть левой стороны (Pi 133, рис. 102). Все края обломаны. Размеры этого поперечно изогнутого куска: ширина в передней части 14, длина 9 см, толщина 3—6 мм. Имеется одна хорошо выраженная линия нарастания, показывающая, что на одной из более ранних стадий роста пластинка имела неглубокую вырезку на переднем крае и ширину около 19 см. Так как ширина вне этой линии нарастания 5 см, то ширина полной пластинки примерно 30 см. Длина ее почти такая же. Стороны пластинки в передней части находились, вероятно, по отношению к ее дну под углом в 36°. Кожные зубы у заднего левого угла куска, недалеко от которого находился центр роста, мелкие, диаметром 1 мм и меньше, дальше увеличиваются до 1,7—2,2 мм. Крупные зубы образуют полосу шириной около 4 см. От этой полосы до ясно выраженной линии нарастания располагаются опять более мелкие кожные зубы. Вне линии нарастания снова появляются крупные зубы, образующие диагональные, чуть извилистые ряды. Так как описываемый образец принадлежит центральной части пластинки, его кожные зубы крупнее, чем на первом фрагменте. Кроме того, их зубчики в периферической части несколько длиннее. Между большими кожными зубами есть маленькие. По Pi 128 и 133 сделана реконструкция пластинки (рис. 103).



Чешуя (Pi 200, рис. 104; табл. XXXI, фиг. 4) имеет ширину 3,5, длину 2,7 см, $l : w = 0{,}8$, толщину 1,5—2 мм. Передний край с широкой полосой без скульптуры (5—7 мм) выпуклый, задние почти прямые.

Рис. 104. Чешуя *Ganosteus artus*.
Pi 200. × 1. Тамме?

Чешуя плоская. Передние кожные зубы мелкие, диаметром 0,3—0,5 мм, и вытянуты вдоль края, к заднему углу диаметр увеличивается до 1,5—2 мм.

Сравнение. Кожные зубы похожи на кожные зубы *G. stellatus*, но мельче и не окружены мелкими. Бранхиальные пластинки эврибазальные, более тонкие, без острого латерального угла, как у *G. stellatus*. Форма вентральной пластинки сходная. Пластинка немного меньше, шире, короче и ниже, чем у *Pycnosteus palaeformis*. Форма переднего края на более ранних стадиях (а возможно, и на более поздних) напоминает таковую у молодых особей *Schizosteus striatus*.

## *Ganosteus stellatus* Rohon, 1901

Табл. XXXII, фиг. 1, 2; табл. XXXIII, фиг. 1—6, табл. XXXIV, фиг. 1, 2; табл. XXXV, фиг. 1, 2; рис. 105—120

1838. Покровы земноводных и рыб — Parrot, стр. 28—29; табл. III, фиг. 9, 10, 13.
1857. Ихтиодорулиты — Pander, стр. 102; табл. 7, фиг. 22.
1889. *Coccosteus megalopteryx* — Trautschold, стр. 36, сноска.
1891a. *Psammosteus arenatus* Agassiz — Woodward, стр. 127 (pars).
1901. *Ganosteus stellatus* n. sp. — Rohon, стр. 12, 13, 21; табл. I, фиг. 7, 8; табл. II, фиг. 23.
1930. *Pycnosteus* — Gross, стр. 13 (pars).
1933a. *Ganosteus tuberculatus* Rohon — Gross, стр. 17; табл. I, фиг. 4, 5, 7.
1940a. *Ganosteus stellatus* Rohon — Обручев, стр. 768.
1947б. *Ganosteus stellatus* Rohon — Обручев, стр. 196; табл. L, фиг. 5.

Происхождение названия: stellatus — звездчатый, усеянный звездами.

Лектотип. Рогон, 1901, табл. I, фиг. 7 и 8. Место хранения неизвестно. Если оригинал окончательно утерян, то неотип: фрагмент дорзальной (?) пластинки (табл. XXXIII, фиг. 2; Обручев, 1947, табл. 50, фиг. 5); колл. Д. В. Обручева, 1931; ПИН, № 220/506. Река Еглина у мельн. Теппо, Псковская обл.; средний девон, буртниекские слои.

Диагноз. Бранхиальная пластинка довольно широкая, с длинным основанием. Дорзальная и вентральная пластинки без тессер; первая примерно сердцевидной формы, с центром роста почти в середине пластинки; $l : w = 0{,}9$. Покрытая тессерами широкая задняя вырезка овальной вентральной пластинки доходит почти до центра роста или же полностью зарастает.

Геологический возраст и распространение. Появляется, возможно, уже в верхах арукюльских слоев среднего девона (Вапрамяэ, Эстония). Широко распространен в буртниекских слоях Прибалтики (Каркси, Сымерпалу, Сульби на р. Пюхайыги — Эстония; р. Салаца, Рамниеки на р. Гауе, оз. Буртниеки, Леей на р. Абаве — Латвия), Псковской обл. (р. Еглина, приток Желчи). Редко в гауйских слоях верхнего девона (Эрмани на р. Гауе, Страупе на р. Брасле — Латвия) и в низах аматских слоев (р. Оредеж у дер. Бор, Ленинградская обл.).

История изучения. См. историю изучения рода.

Описание. Неотип (табл. XXXIII, фиг. 2), по-видимому, фрагмент дорзальной пластинки. Толщина 2—5 мм, внутренняя поверхность гладкая, с отдельными плоскими бугорками. Наружная поверхность несет крупные, редкие кожные зубы с круглым основанием, конусовидные, 2—5 мм в диаметре и 1 мм в высоту. Как правило, каждый крупный кожный зуб окружен кольцом из одного ряда мелких, более простых. Местами (правый и левый край фотографии) имеются зоны кожных зубов средней величины или ряды крупных кожных зубов, разделенные зонами мелких, не окружающих первых кольцами.

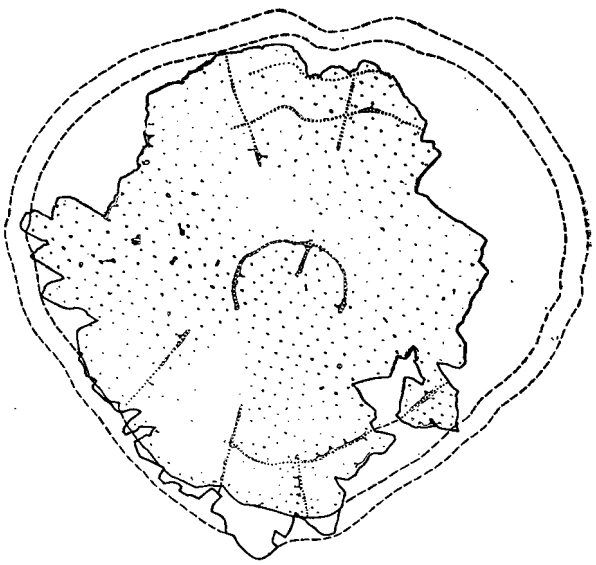


Рис. 105. Дорзальная пластинка *Ganosteus stellatus*.
Pi 716, × 1/4. Каркси; буртниекские слои.

Кожные зубы сильно дифференцированы. Крупные представляют усложненное и увеличенное подобие кожных зубов *Pycnosteus tuberculatus*. Их зубчики очень длинные, дважды и трижды ветвящиеся, обычно на две, редко на три ветви. Все эти ветви кончаются на одном уровне, так что очертания кожных зубов резкие, и они не соединяются зубчиками друг с другом даже там, где нет разделяющих их мелких кожных

зубов. Мелкие кожные зубы, диаметром 0,3—0,5 мм, более простые, с немногочисленными мало ветвящимися зубчиками. Они напоминают кожные зубы *Pycnosteus palaeformis*.

Более или менее полные дорзальные пластинки, Pi 716 и 713, найдены в Каркси. Первый экземпляр (рис. 105) длиной 25,5, шириной 24 см. Края обломаны, длина и ширина были больше — 28 и 29,5 см, $l : w = 0{,}9$. Толщина в середине 3—3,5 мм, к краям уменьшается до 1 мм. Пластинка более или менее равномерно выпуклая, высота выпуклости 1,8 см. Центр роста чуть впереди геометрического центра пластинки (11 см от переднего края). Около центра роста и у краев кожные зубы образуют концентрические ряды. Местами имеются радиальные валики и линии нарастания, дающие возможность установить форму молодых и более старых особей. У первых ширина, вероятно, еще больше превышала длину ($l : w$ примерно 0,8) и вырезка на переднем крае была очень слабо выражена, так что пластинка имела овальную форму. В более старом возрасте пластинка приобретала сердцевидную форму: на переднем крае была небольшая вырезка, на заднем — выступ. Возле последнего ширина края без кожных зубов максимальная (2,7 см), в других частях меньше — около 1 см. Кожные зубы около центра роста очень маленькие — диаметром 0,4—0,7, редко 1 мм, в остальной части крупнее, 2,5—3 мм. Между ними мелкие кожные зубы. Около заднего края чередуются ряды более крупных и более мелких кожных зубов.

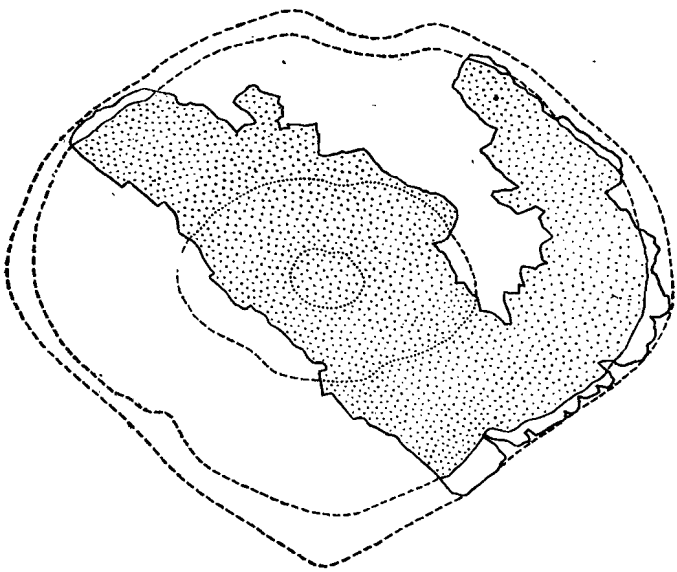


Рис. 106. Дорзальная пластинка *Ganosteus stellatus*.
Pi 713, × 1/3. Каркси; буртниекские слои.

Другая пластинка (Pi 713, рис. 106) менее полная, но благодаря довольно хорошей сохранности правого края и линий нарастания можно восстановить ее форму и размеры. Предполагаемая длина пластинки 21, ширина 25,5 см, $l : w = 0{,}8$. Пластинка меньше и относительно шире первого экземпляра. Толщина 2—3 мм, по краю 1 мм. Ширина каемки без скульптуры 0,6—1,3 см.

Бранхиальные пластинки, найденные в отложениях разного возраста, несколько различаются по форме и скульптуре. У пра-

вой пластинки из Каркси (Pi 715, рис. 107) латеральный угол и медиальная часть частично обломаны, длина вдоль границы свободной части 13, ширина 18 см. Полные размеры были на несколько сантиметров больше и ширина превышала длину. Толщина свободной части 5—7 мм, медиальной — 2—5 мм. Латеральный край выпуклый, задний вогнутый, угол между ними 28°. Граница кожных зубов почти прямая, образует с задним краем угол в 127°. Кожные зубы относительно мелкие, диаметром 1,2—2 мм, только на вентральной стороне около латерального угла — 3—3,5 мм. Между более крупными встречаются весьма мелкие.

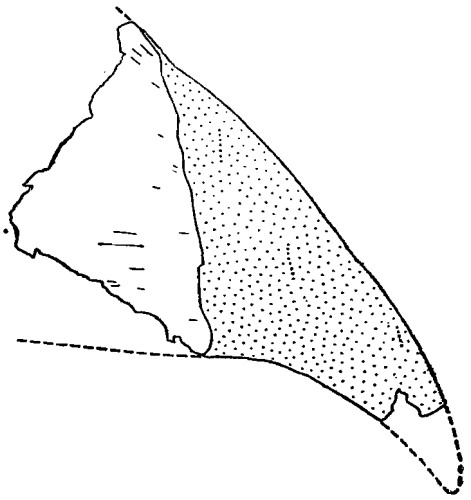


Рис. 107. Бранхиальная пластинка *Ganosteus stellatus*.
Pi 715, дорзальная сторона, × 1/3. Каркси; буртниекские слои.

Относительно мелкой скульптурой покрыт также фрагмент из обнажения ниже Мазсалацы на р. Салаца в Латвии (Pi 284, рис. 108), длиной 6,5, шириной 13 см. Толщина свободной части 2—9 мм, медиальной — 4 мм. Латеральный край выпуклый, так же как и медиальная часть заднего края, латерально задний край вогнут. Угол между латеральным и задним краями 55°, между задним краем и границей кожных зубов он мог быть 93°. На пластинке, особенно на

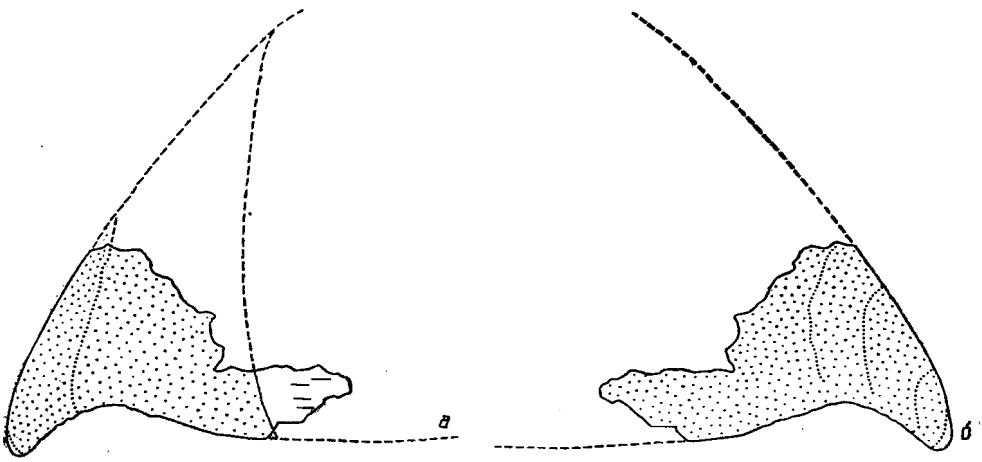



Рис. 108. Бранхиальная пластинка *Ganosteus stellatus*.
Pi 284. фрагмент дистальной части, × 1/3. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Р. Салаца ниже Мазсалацы; буртниекские слои.

вентральной стороне, хорошо сохранились линии нарастания. Диаметр крупных кожных зубов дорзальной стороны 0,8—1,8 мм, возле латерального угла больше — 2—3 мм. Кожные зубы вентральной стороны крупнее, до 3,5 мм.

Правая бранхиальная пластинка Pi 224 из более высоких слоев (Рамниеки, Латвия) (рис. 109) в медиальной части сохранилась лучше,

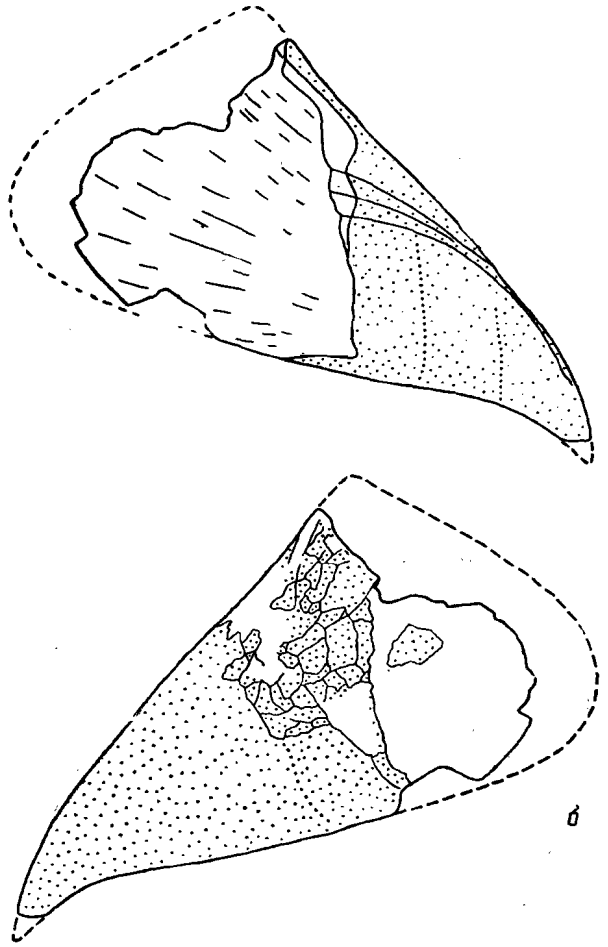



Рис. 109. Бранхиальная пластинка *Ganosteus stellatus*.

Pi 224, × 1/4. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Р. Гауя, Рамниеки; буртниекские слои.

чем другие. Латеральный угол чуть обломан. Длина вдоль границы кожных зубов 14 см. В результате прижизненного повреждения участок около латерального края ненормально толстый (до 2,7 см) и как будто смятый в складки. У нормально развитой пластинки такой же величины длина была явно больше. Ширина 28 см, $l : w = 0{,}5$. Толщина свободной части 8—10 мм, медиальной — 5—10 мм. Угол между выпуклым передним и вогнутым задним краем 31°, между задним краем и границей кожных зубов 109°. Диаметр крупных кожных зубов 2—3 мм. На вентральной стороне широкая полоса (до 10 см) в передней части покрыта асимметричными тессерами, в задней части тессеры отпали. Диаметр тессер 0,5—3 см, границы неясные. Ширина свободной части на дорзальной стороне 15 см, на вентральной — 19 см. Диаметр кожных зубов 2—3,5 мм. На пластинке, особенно около латерального и заднего краев, часты вторичные кожные зубы с довольно гладкими верхушками (табл. XXXII, фиг. 1; табл. XXXIII, фиг. 1).

Еще выше, в абавских слоях (Леей, Латвия), найдено несколько экземпляров. Наиболее полные из них — ПИН, № 1491/30 и 1491/8. Первый (рис. 110) — в основном свободная часть пластинки длиной

12 см, толщиной 6—11 мм. Угол между передним и задним краями 32°, между задним краем и границей свободной части 132°. Латеральный угол загнут больше назад, чем у Pi 715 и 224. Скульптура грубее, чем

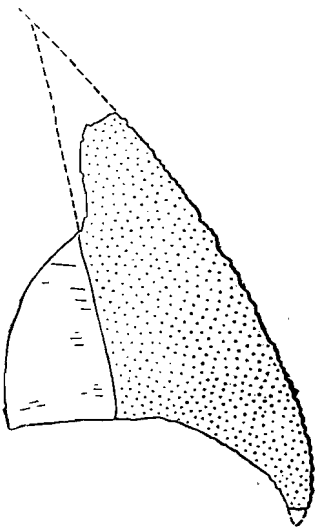


Рис. 110. Бранхиальная пластинка *Ganosteus stellatus*, дорзальная сторона.
ПИН, № 1491/30, × 1/3. Р. Абава, Леей; буртниекские слои.

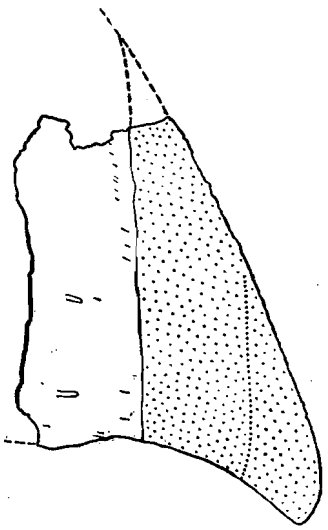


Рис. 111. Бранхиальная пластинка *Ganosteus stellatus*, дорзальная сторона.
ПИН, № 1491/8, × 1/3. Р. Абава, Леей; буртниекские слои.

у других пластинок, диаметр кожных зубов 3,5—4 мм (табл. XXXV, фиг. 1). Другой экземпляр (табл. XXXIV, фиг. 1; рис. 111) сохранился лучше. Длина вдоль границы свободной части 12 см, ширина 11 см. Толщина свободной части 7—11 мм, медиальной — 4—10 мм. Латеральный край почти прямой, задний вогнутый. Угол между ними 42°, между задним краем и границей кожных зубов 121°. Средний диаметр кожных зубов 2,5—3,5 мм. Латеральный угол сильно стерт.

В Леей найдено несколько фрагментов молодых особей. На основании главным образом фрагментов ПИН, № 1491/9 и 1491/40 сделана реконструкция свободной части бранхиальной пластинки (рис. 112). С помощью ее можно установить, что угол между передним и задним краями был 25°, между задним краем и границей свободной части — 143°.

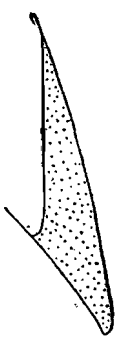


Рис. 112. Реконструкция дистальной части бранхиальной пластинки молодой особи *Ganosteus stellatus*, × 1/2.

Размеры описанных бранхиальных пластинок (в см):

| | Pi 715 | Pi 284 | Pi 224 | ПИН, 1491/30 | ПИН, 1491/8 | ПИН, 1491/9 + 1491/40 (реконстр.) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Длина вдоль границы кожных зубов, см | 13 | (16) | 14 | (16) | (16) | (8) |
| Угол между латеральным и задним краями | 28° | 55° | 31° | 32° | 42° | 25° |
| Угол между задним краем и границей кожных зубов | 127° | 93° | 109° | 132° | 121° | 143° |
| Толщина свободной части, мм | 5—7 | 2—9 | 8—10 | 6—11 | 7—11 | 4—8 |
| Толщина медиальной части, мм | 2—5 | 4 | 5—10 | 6—8 | 4—10 | 3—5 |

Данные в скобках приведены по реконструкциям.

Как видно из таблицы, трудно установить определенное направление в изменении формы бранхиальных пластинок в связи с различным геологическим возрастом остатков.

Более закономерно изменяется, может быть, величина кожных зубов, которая постепенно увеличивается. При более или менее равной величине пластинок более старых особей (Pi 715, 284, 224; ПИН 1491/30 и 1491/8) величина угла между латеральным и задним краями колеблется в среднем в пределах примерно 25° (от 28 до 55°), угла между задним краем и границей кожных зубов — примерно 30° (от 93 до 132°). Pi 284 имеет самый большой угол между латеральным и задним краями и наименьший между задним краем и свободной частью, то есть его свободная часть самая широкая. У молодой особи, наоборот, угол между латеральным и задним краями меньше, чем у других пластинок (25°), а между задним краем и границей кожных зубов — 143°. Следовательно, ширина свободной части на дорзальной стороне была меньше, чем у старых особей.

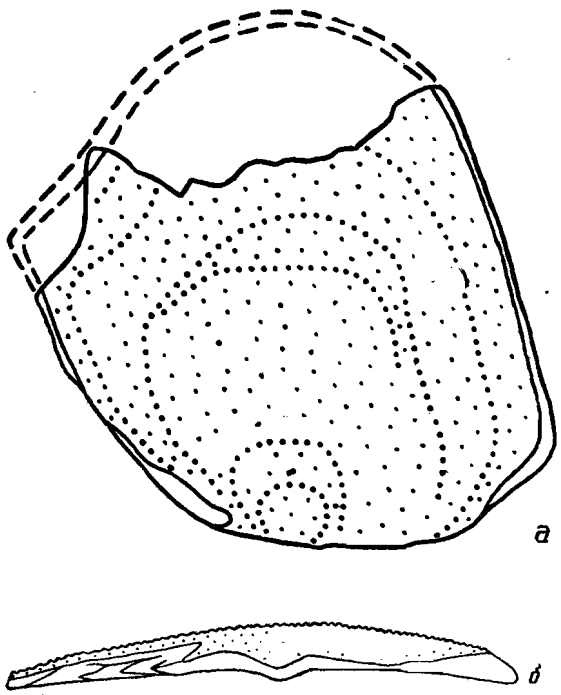



Рис. 113. Левая корнуальная пластинка *Ganosteus stellatus*.

*а* — Pi 174, × 1, *б* — то же, вид сзади. Р. Салаца ниже Мазсалацы; буртниекские слои.

Левая корнуальная пластинка Pi 174 (табл. XXXIV, фиг. 2; рис. 113) имеет наилучшую сохранность. Она найдена на р. Салаце. Форма ее неправильная, длина 6 см. Передний край частично обломан, так что длина могла быть на 1 см

больше. Ширина 7 см, но могла быть около 7,5 см, $l : w = 0{,}9$. Пластинка дорзально выпукла. Выпуклость в поперечном направлении 0,7 см, в продольном 0,4 см. Центр роста возле утолщенного заднего края, покрытого кожными зубами (рис. 113*б*), имеет направленный вниз выступ. Толщина у выступа 7 мм, в остальной части 2—4 мм, края без скульптуры, окружающие почти всю пластинку, тоньше — 1,5—2 мм. Эти края были, вероятно, покрыты тессерами, задний был свободен; длина его, вероятно, такая же, как у жаберного отверстия. Линии нарастания выражены в виде полосок более мелких кожных зубов среди крупных (диаметром 2—3,5 мм). Судя по первой линии нарастания, у очень молодой особи корнуальная пластинка была почти круглая, а затем стала угловатой. Кожные зубы (табл. XXXV, фиг. 2) прекрасно сохранились, хотя у большинства крупных острые верхушки стерты или обломались при жизни. На месте обломанных возникали новые кожные зубы (обычно по одному, реже по два) более простой формы, препятствовавшие проникновению микроорганизмов в открытую полость обломанных кожных зубов. Описанная пластинка принадлежит небольшой особи. Два экземпляра крупнее, особенно Pi 285. Его ширина (неполная) 18 см. Толщина до 5 мм. Каемка без кожных зубов около центра роста очень широкая — свыше 2 см. Судя по линиям нарастания, форма пластинки была неправильно овальная. Пластинки Pi 285 и 282 найдены в Леей (Латвия), их крупные размеры показывают, что более поздние представители *G. stellatus* могли быть большими рыбами.

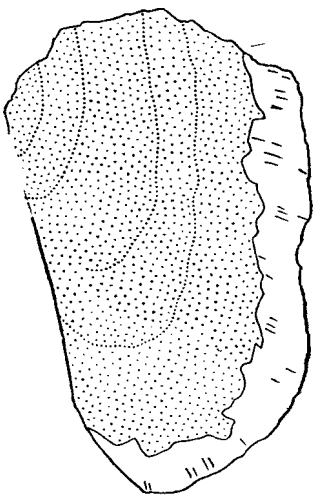


Рис. 114. Вентральная пластинка *Ganosteus stellatus*, задняя часть левой половины.
Pi 714, × 1/3. Каркси; буртниекские слои.

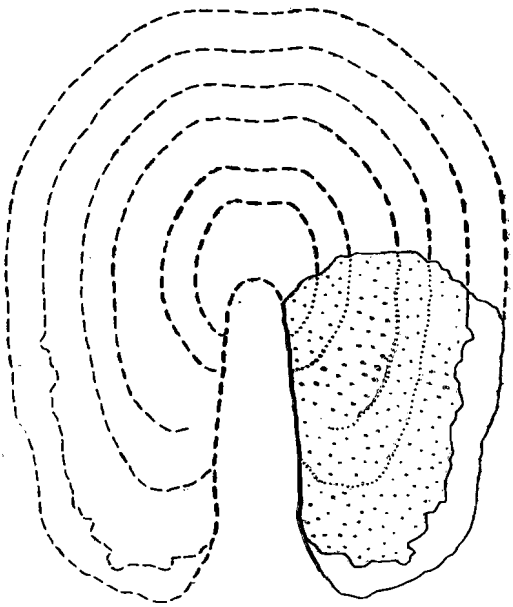


Рис. 115. Реконструкция вентральной пластинки *Ganosteus stellatus*, × 1/4.

Вентральная пластинка представлена фрагментами. Наиболее крупный — фрагмент задней части левой половины пластинки (Pi 714, рис. 114) длиной 18,6, шириной 11,5 см. Толщина в периферической части 1—2, возле края вырезки 4—5 мм. Фрагмент имеет хорошо выраженные линии нарастания и полностью, за исключением пе-

реднего, сохранившиеся внешние края, которые дают возможность реконструировать форму пластинки (рис. 115). При реконструкции использован фрагмент передней части вентральной пластинки *G. artus* (Pi 133). Длина пластинки могла быть около 31, ширина 25 см, $l : w = 1{,}2$. Задняя вырезка была, вероятно, длинная, доходя почти до центра роста, который находился чуть ближе к переднему краю. Ширина края без скульптуры 0,8—2,5 см. Вторичный дентин не развит. Верхушки кожных зубов около задней вырезки стерты. Бока пластинки в задней части могли образовывать с ее дном угол примерно в 25—35°. Кожные зубы возле центра роста имеют диаметр 1,5, дальше от него 2—3,5 мм. Их основание, состоящее из тонких частых зубчиков, имеет многоугольную неправильную форму. На линиях соприкосновения крупных кожных зубов встречаются довольно редко мелкие. На внутренней стороне вдоль края вырезки есть неширокая (3—5 мм) полоска кожных зубов. Небольшая ширина этой полоски показывает, что тессеры, заполнявшие заднюю вырезку, были приподняты немного выше нижней поверхности вентральной пластинки.

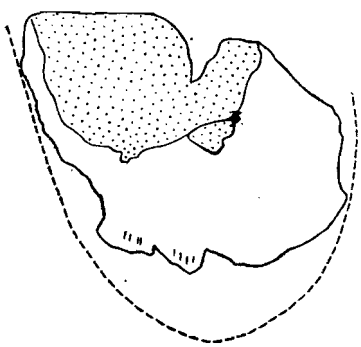


Рис. 116. Вентральная пластинка *Ganosteus stellatus*, задняя часть левой половины.
Pi 729, × 1/2. Р. Абава. Леей; буртниекские слои.

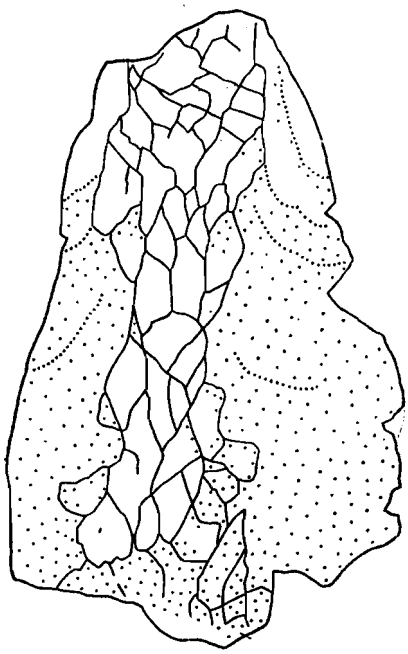


Рис. 117. Вентральная пластинка *Ganosteus stellatus*, фрагмент задней центральной части.
Pi 730. × 1/2. Р. Пюхайыги, Сульби; буртниекские слои.

Pi 729 (рис. 116) из Леей показывает, что в ходе развития ширина края без скульптуры в задней части пластинки увеличивалась. У данного экземпляра она достигает 6 см. Этот край был, по-видимому, покрыт тессерами, о чем свидетельствует неправильной формы тессера, сохранившаяся у границы кожных зубов. Длина ее 1,2, ширина 2 см.

Pi 730 из Сульби (Эстония), длиной 16,5, шириной 10 см (рис. 117) — задняя центральная часть пластинки, у которой широкая задняя

вырезка полностью заросла. Передняя часть и боковые края более тонкие, 5—6 мм. Передняя, т. е. центральная часть пластинки, сильно стерта. Стерты также и тессеры, закрывающие вырезку, но здесь пластинка имеет наибольшую толщину — 1,1 см. Тессеры неправильные, часто удлиненные. Их границы, особенно в передней части, трудно установить; длина 0,5—2 см, ширина 0,1—1,5 см. Ширина вырезки ближе к центру роста 3—4 см, затем уменьшается до 2 см, а сзади опять больше — 5 см. Внутренняя поверхность гладкая, без следов задней вырезки. Кожные зубы крупные (3—5 мм), расположены редко, поверхность между ними покрыта мелкими кожными зубами (табл. XXXII, фиг. 2).

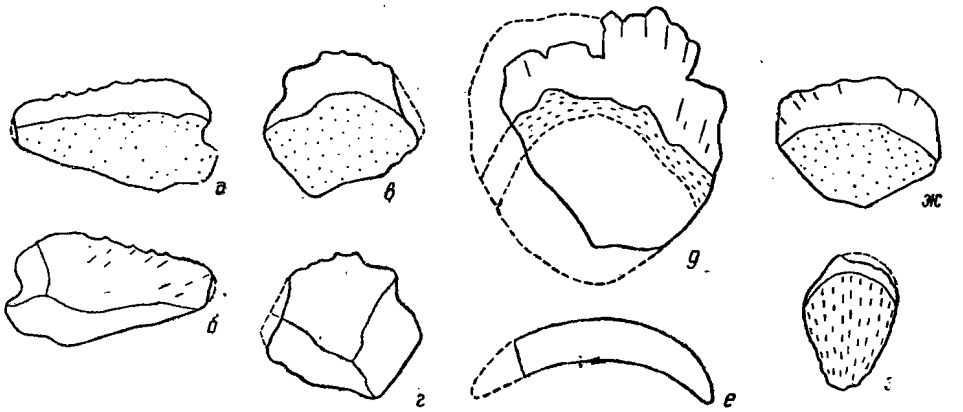



Рис. 118. Тессеры и чешуи *Ganosteus stellatus*.

× 1. *а* — тессера, Pi 287; *б* — то же, внутренняя сторона; *в* — тессера, Pi 275; *г* — то же, внутренняя сторона; *д* — коньковая чешуя, *Pi* 281; *е* — то же, поперечный разрез; *ж* — чешуя, Pi 276; *з* — чешуя, Pi 277. Pi 287 найдена в Каркси, Pi 281 — в Рамниеки, р. Гауя, Pi 275, 276 и 277 — в Леей, р. Абава; буртниекские слои.

Тессера Pi 287 (табл. XXXIII, фиг. 3; рис. 118*а*, *б*) из Каркси удлиненная. Длина непокрытого кожными зубами переднего края 2,6 см. Толщина 1—3 мм. Один из задних краев длинный и почти прямой, другой короткий и в середине вогнут. Этими краями тессера покрывала соседние тессеры. Кожные зубы около заднего угла крупные (2—3 мм), на остальной поверхности мелкие (1 мм и меньше).

Тессера Pi 275 (рис. 118*в*, *г*) из Леей неправильно ромбическая, длиной 1,8, шириной 2 см, толщиной 1—4 мм. На внешней и внутренней стороне имеются широкие края (до 7 мм), которые были в контакте с соседними тессерами. Кожные зубы небольшие.

Коньковые чешуи (из Леей) все обломанные. Pi 281 (рис. 118*д*, *е*) относительно широкая, короткая и массивная, длина 3,2, ширина 2,9 см, толщина 2—7 мм, $l : w \sim 1{,}1$. Передний край лишен на ширину до 1,6 см скульптуры и зубчат. Скульптура сильно стерта. Две килевые чешуи имеют более удлиненную форму. ПИН, № 1491/14 (табл. XXXIII, фиг. 4), длиной 5,5, шириной 1,4 см, толщиной 2—8 мм, покрыта вытянутыми кожными зубами, крупными на внешней, более мелкими на внутренней стороне. Задний кончик стерт. На внутренней стороне длина поверхности, покрытой скульптурой, 3,2 см. Другая чешуя (ПИН, № 1491/15, табл. XXXIII, фиг. 5) удлиненная, с изогнутым задним кончиком, длиной 4,1 см, толщиной до 7 мм, крышеобразная. Кожные зубы удлиненные, длиной 1—2 мм.

Две чешуи из Леей (Pi 276 и 274, рис. 118*ж*) шире и короче, одинаковых размеров, ширина 2,1, толщина 1—2 мм. Полоса без

кожных зубов на переднем крае имеет ширину 4—5 мм. Третья чешуя (Pi 277, табл. XXXIII, фиг. 6, рис. 118з) длиннее — 1,8 см, ширина ее 1,2 см. Кожные зубы плотно расположены, продольно вытянуты, длина их 2,2—2,5 мм, верхушки направлены назад, зубчики короткие. Между крупными кожными зубами встречаются мелкие, длиной 0,5—1 мм.

На основании материала из Каркси сделаны реконструкция дорзальной стороны (рис. 119) и реконструкция молодой особи с дорзальной стороны (рис. 120).

Сравнение. Форма бранхиальных пластинок

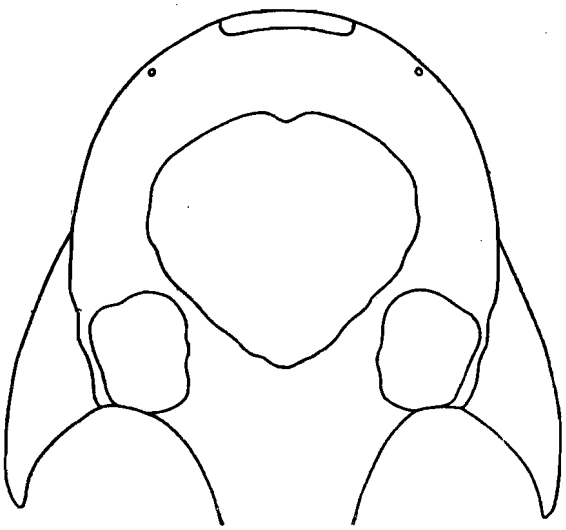


Рис. 119. Реконструкция дорзальной стороны *Ganosteus stellatus*, по материалу из Каркси, × 1/8.

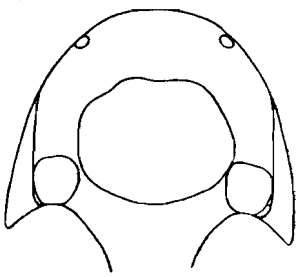


Рис. 120. Реконструкция молодой особи *Ganosteus stellatus*.

изменчива. Некоторые приближаются к эврибазальным пластинкам *G. artus*, другие — к стенобазальным пластинкам *Psammosteus*. Особенно близки бранхиальные пластинки молодых особей *G. stellatus* и *Psammosteus bergi*, которые имеют одинаковый угол между латеральным и задним краями.

Намечается определенное направление развития вентральной пластинки. У более ранних представителей полоса с кожными зубами на внутренней стороне ее у́же, чем у *G. artus*, то есть тессеры, закрывавшие вырезку, находились немного выше субстрата. Потом задняя вырезка зарастала и пластинка становилась очень толстой.

Корнуальная пластинка более близка по форме к пластинке *Tartuosteus maximus*, чем к пластинке *Psammolepis proia*, то есть она имеет менее правильную форму.

## Род Psammolepis Agassiz, 1845

1840. *Placosteus* — Agassiz, стр. XXXIII (pars).
1844. *Psammosteus* Agass. — Agassiz, стр. XXXIII (pars).

Происхождение названия: psammos — песок, lepis — чешуя; кожные зубы похожи на песчинки.

Типовой вид. *Psammosteus paradoxus* Agassiz, 1844.

Диагноз. Дорзальная и вентральная пластинки покрыты тессерами не полностью. Вокруг их центров роста зона без тессер. У более развитых форм центральная часть дорзальной пластинки покрыта тес-

серами; у менее развитых вентральная может быть лишена тессер. Тессеры крупнее на периферии пластинок. Вентральные пластинки без вырезки сзади, бранхиальные длинные и довольно широкие, частично узкие; ростральные короткие и широкие. Кожные зубы мелкие, тесно посажены, с короткими зубчиками.

Геологический возраст и распространение. Средний девон, живетский ярус, арукюльские и буртниекские слои. Верхний девон, франский ярус, швянтойский горизонт (гауйские и аматские слои), может быть снетогорские и косминские слои. Главное девонское поле, Тиман; верхний красный песчаник Шотландии.

История изучения. Род установлен Агассисом для пластинок с «чешуями», получивших название *Psammolepis paradoxa*. В 1840 г. он привел только название; в письме от 1. XII 1842 г., напечатанном во 2-м томе «Геологии России» Мурчисона, Вернейля и Кейзерлинга, он дал короткий диагноз (Agassiz, 1845, стр. 406).

В монографии Агассиса (Agassiz, 1844) род *Psammolepis* слит с родом *Placosteus*, включавшим виды *arenatus*, *undulatus* и *maeandrinus*, под названием *Psammosteus*. Название *Psammolepis* восстановлено Гроссом (Gross, 1933a).

Характеристика и сравнение. К роду относятся крупные, широкие и плоские рыбы длиной около 80 см, покрытые довольно массивным панцирем. *Psammolepis* наиболее близка по величине и форме тела к *Schizosteus*. У них сравнительно узкие и длинные бранхиальные пластинки, но вентральная пластинка *Psammolepis* и, следовательно, вентральная сторона туловища более плоские. До некоторой стадии роста дорзальная и вентральная пластинки не имели тессер, а затем покрывались ими. Исключение составляют *Psl. alata*, *Psl. undulata* и *Psl. venyukovi*. У первой вся дорзальная пластинка покрыта тессерами, у второй в периферической части есть зона без тессер, у третьей вентральная не имеет тессер.

Ростральные пластинки *Psl. venyukovi* и *Psl. paradoxa* широкие и короткие. У первой один прерывистый ряд тессер. У *Schizosteus splendens* есть также тессеры, но только краевые.

Дорзальные пластинки известны полностью у *Psl. proia*, *Psl. paradoxa*, *Psl. venyukovi*, *Psammolepis* (?) sp. и частично у *Psl. abavica*, *Psl. alata* и *Psl. undulata*. У первой пластинка удлиненная ($l : w = 1{,}4$), на переднем прямом крае нет вырезки. У *Psl. paradoxa* и *Psl. venyukovi* пластинки сходные. Они широкие ($l : w = 1—1{,}2$), на переднем крае неглубокая вырезка. Передняя часть дорзальной пластинки *Psl. alata* и *Psl. undulata* узкая, у первой полностью покрыта тессерами, у второй на периферии есть зона без тессер. Имеется пара медиальных дорзальных каналов и три дорзальные поперечные комиссуры, установленные у *Psl. proia* (рис. 123) и *Psl. undulata* (рис. 173).

Пинеальная пластинка ромбическая. У *Psl. abavica* она длиннее ($l : w = 1{,}3$) и массивнее, у *Psammolepis* (?) sp. шире ($l : w = 0{,}8$) и тоньше. У первой кожные зубы расположены неправильно, у второй несколько концентрически и, кроме того, есть четыре короткие и неглубокие борозды, расходящиеся от центра роста.

Орбитальная пластинка найдена у *Psl. paradoxa* и *Psammolepis* (?) sp. Диаметр орбиты 3—4,7 мм. От ее заднего края расходятся бороздки: у *Psl. paradoxa* — четыре, у *Psl.* (?) sp. — шесть. У *Schizosteus* и *Pycnosteus* борозд нет, а диаметр орбит тот же.

Посторбитальная пластинка у *Psl. venyukovi* крупная, удлиненная, латерально выпуклая. На медиальном крае крупные тессеры. У *Schizosteus* краевых тессер нет и задняя часть пластинки уже.

Корнуальная пластинка *Psl. proia* яйцевидная и более правильная, чем у *Tartuosteus* и *Ganosteus*, $l:w$ у *Psl. proia* и *G. stellatus* 0,9, у *T. maximus* 1.

Бранхиальные пластинки известны у всех видов. Их форма варьирует довольно сильно и ближе всего к *Schizosteus*. У *Psl. venyukovi* пластинка длинная и узкая ($l:w=1,5$), также, вероятно, у *Psl. abavica* и *Psl. paradoxa*. У *Psl. alata* и *Psl. undulata* длина и ширина почти одинаковы ($l:w=0,8$—$1,2$). У *Psl. proia* и, возможно, *Psl. heteraster* ширина немного превышала длину ($l:w=0,9$). *Psl. abavica* и *Psl. paradoxa* имели наиболее массивные пластинки, толщиной до 1,5 см. У остальных видов толщина не превышала 0,9 см; у *Psl. venyukovi*, *Psl. heteraster* и *Psl. undulata* пластинки более тонкие (0,4—0,5 см). Латеральный край у *Psl. paradoxa* и *Psl. venyukovi* сильно выпуклый, у других более прямой. Наружный угол острее у *Psl. undulata* и *Psl. heteraster* (41—49° и 52°), у других около 70—80°, у *Psl. paradoxa* и *Psl. venyukovi* более 90°. Кожные зубы покрывают меньше половины дорзальной стороны у *Psl. abavica*, *Psl. venyukovi* и, возможно, *Psl. paradoxa*, у *Psl. proia* — половину, у остальных — больше половины. Полоса без кожных зубов на вентральной стороне узкая (1—1,5 см), за исключением *Psl. proia* (4,7 см).

Вентральная пластинка значительно площе, чем у *Schizosteus*, *Tartuosteus* и *Ganosteus*. Выпуклость у *Psl. paradoxa* около 4 см. Пластинка удлиненная, особенно у *Psl. alata* — $l:w\sim1,9$, у других, вероятно, 1,5, у *Psl. abavica*, по-видимому, меньше. Вырезка заднего края существовала у молодых особей, у старых зарастала. Толщина наибольшая у *Psl. venyukovi* и *Psl. paradoxa* (1,2 и 1,4 см), у других немного меньше. Тессеры покрывали значительную часть поверхности, за исключением зоны вокруг центра роста в передней части. У *Psl. venyukovi*, возможно, нет тессер.

Тессеры мельче в центре и крупнее на периферии медиальных пластинок. Здесь они чешуеобразные, с четкими границами. Величина их больше, чем у *Psammosteus*. Кожные зубы редко располагаются концентрически [у *Psammolepis* (?) sp.].

Кожные зубы ближе всего к таковым у *Schizosteus* и *Tartuosteus*.

Объем рода. Кроме типового, семь видов: *Psl. proia* Mark-Kurik n. sp., *Psl. abavica* Mark-Kurik n. sp., *Psl. alata* Mark-Kurik n. sp., *Psl. heteraster* Gross, *Psl. venyukovi* Obruchev n. sp., *Psl. undulata* (Ag.) и три неопределенных вида.

### *Psammolepis proia* Mark-Kurik, n. sp.

Табл. XXXVI, фиг. 1, 2; табл. XXXVII, фиг. 1—3; рис. 121—127

1955. *Psammolepis paradoxa* Agassiz — Быстров, рис. 26—29, 33—34.
1961. *Tartuosteus giganteus* (Gross) (pars) — Обручев, стр. 108, 109; рис. 1*а*, 3.
1964. *Psammolepis proia* Mark (nomen nudum) — Tarlo, стр. 11—12.

Происхождение названия: proios — ранний (греч.), так как этот вид появляется раньше других видов.

Голотип. Неполная вентральная пластинка (рис. 121; табл. XXXVI, фиг. 1*а*, *б*); колл. В. Пауля, 1936; ГМ АНЭ, Pi 148. Тамме на берегу оз. Выртсъярв, Эстония; средний девон, арукюльские слои.

Диагноз. Вид средней величины. Вентральная пластинка покрыта тессерами, за исключением зоны у центра роста. Тессеры асимметрично-многоугольные, обычно в поперечном направлении вытянутые. Кожных

зубов 24—26 на 1 см. На вентральной пластинке они расположены неплотно, круглые или асимметричные, относительно высокие, с довольно редкими и короткими зубчиками. Передняя часть дорзальной пластинки уже задней, передний край прямой, область без тессер занимает около трети ее поверхности. Бранхиальная пластинка длинная и относительно широкая. Кожные зубы ее более неправильные и по величине менее равномерные. Корнуальная пластинка укороченно-яйцевидная.

Геологический возраст и распространение. Средний девон, арукюльские слои. Кроме типового местонахождения, Арукюла у Тарту и Калласте на Чудском оз. (Эстония).

Описание. Голотип — часть вентральной пластинки (Pi 148, рис. 121), с обломанными и окатанными краями; длина 22,8, ширина 11,8 см, толщина 6—8 мм. Пластинка была, вероятно, удлиненная. Она чуть выпукла поперечно. Внешняя поверхность очень сильно стерта и состоит почти полностью из массивной губчатой ткани. Передняя треть покрыта кожными зубами. Судя по контурам этой части, пластинка молодых была, вероятно, почти круглая (с более узкой передней частью), с довольно широкой задней вырезкой, доходящей до центра роста (в 1,5 см от переднего излома). У взрослых вырезка, вероятно, отсутствовала. Тессеры (рис. 121; табл. XXXVI, фиг. 1*а*) обычно многоугольные, поперечно вытянутые. Среди крупных тессер, шириной 1,6—2 и длиной 1—1,5 см, встречаются мелкие. Кожные зубы (табл. XXXVI, фиг. 1*б*) мелкие (24—26 на 1 см), круглые или чуть асимметричные, относительно высокие, не особенно плотно расположенные.

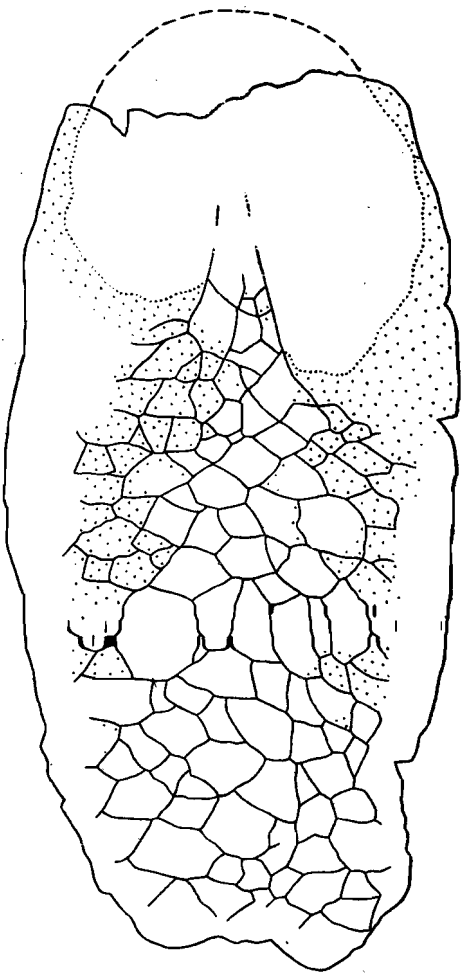


Рис. 121. Вентральная пластинка *Psammolepis proia*.
Pi 148 (голотип), × 1/2. Оз. Выртсъярв; Тамме, арукюльские слои.

Зубчики довольно редкие (7—8), короткие и тонкие. На бугорках почти гладкой внутренней поверхности встречаются выходы сосудов.

Дорзальная пластинка Pi 151 (рис. 122) несколько крупнее вентральной, удлиненная, ее задняя часть шире передней. Длина 38,8 см, ширина переднего прямого края 8,5, максимальная ширина 27,2 см, $l : w = 1{,}4$. Боковые края выпуклые, задний немного вогнут и несет в середине острие длиной 3 см. Пластинка тонкая в сравнении с вентральной. Наибольшая толщина в средней части — 5 мм, у краев — 1—2 мм. Пластинка в общем плоская, особенно впереди. В зад-

ней части выпуклость до 2 см, в середине — продольное углубление. Центр роста на границе первой трети длины. Вокруг него расположены концентрическими рядами кожные зубы, от него расходятся слабо дугообразные радиальные борозды. Видны концентрические линии нарастания, показывающие, что пластинка на более ранних стадиях роста тоже была удлиненная, более равномерной ширины. Она росла интенсивнее назад. Покрытая кожными зубами зона вокруг центра роста имеет длину 15,5, ширину 14 см и занимает треть площади пластинки. Центр роста позади геометрического центра этой зоны. С боков и позади нее пластинка покрыта тессерами, которые в виде узкой полосы имеются и спереди от нее. Размеры тессер в краевой части: длина 0,9—1,1, ширина 1,4—1,6 см, у заднего острия тессеры длиннее и уже, в передней части боковых краев шире и короче, в середине пластинки длина и ширина 0,8 см и меньше. Тессеры квадратные или ромбические. Скульптура пластинки (табл. XXXVI, фиг. 2) несколько отличается от скульптуры вентральной пластинки: около центра роста кожные зубы более крупные (27—28 на 1 см), к переднему краю они становятся мельче (32—34 на 1 см). Кожные зубы более или менее круглые, зубчики довольно редкие (6—9), относительно длинные и продолжаются в виде ребрышек до верхушки. Последняя сравнительно острая. На тессерах кожные зубы вытянутые, их 32—36 на 1 см. Около заднего угла они крупнее (23—25 на 1 см) и их верхушки направлены назад. Внутренняя поверхность гладкая.

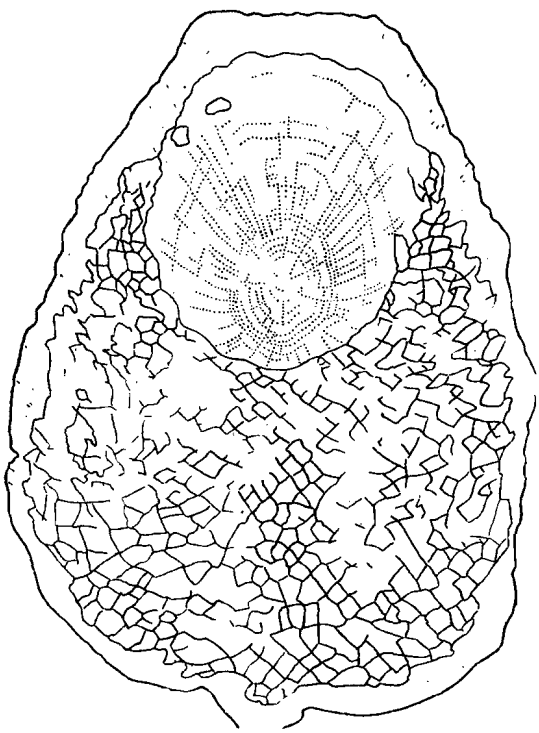


Рис. 122. Дорзальная пластинка *Psammolepis proia.*

Pi 151. × 1/4. Оз. Выртсъярв, Тамме; арукюльские слои.

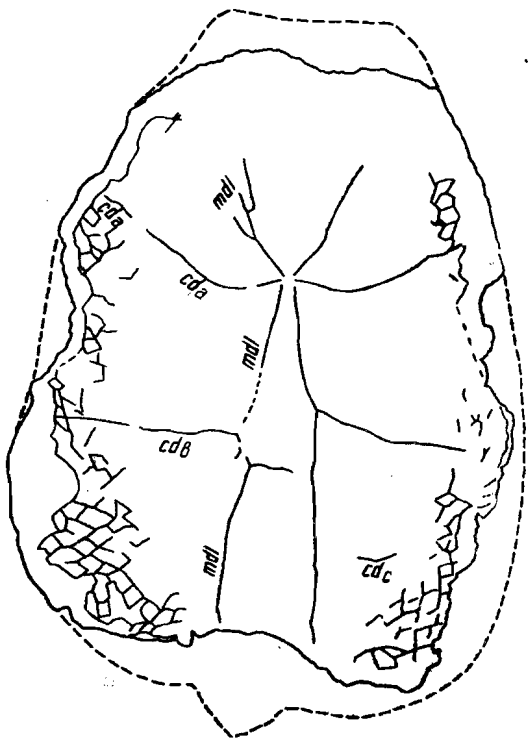



Рис. 123. Дорзальная пластинка *Psammolepis proia.*

Pi 152. × 1/4. *mdl* — медиальный дорзальный канал, *cd a—c* — дорзальные поперечные комиссуры. Оз. Выртсъярв. Тамме; арукюльские слои.

Pi 152 (рис. 123) имеет длину 33 и ширину 25 см, края обломаны. Она лишена скульптуры, только около краев видны контуры тессер. На поверхности открыты каналы боковой линии. Имеется пара медиальных дорзальных каналов, которые сближаются у центра роста, и три дорзальные поперечные комиссуры. Первая пересекает медиальные каналы у центра роста, другая проходит на границе задней трети пластинки, но между дорзальными каналами она продолжается еще дальше назад. Наконец, справа имеется отрезок третьей комиссуры. Находящиеся впереди от центра роста отрезки медиальных каналов Д. В. Обручев (1961, стр. 108) ошибочно назвал пинеальными каналами. На внутренней поверхности пластинки в 5 см от переднего края начинается плоский валик длиной 6,6 см и шириной до 6 мм.

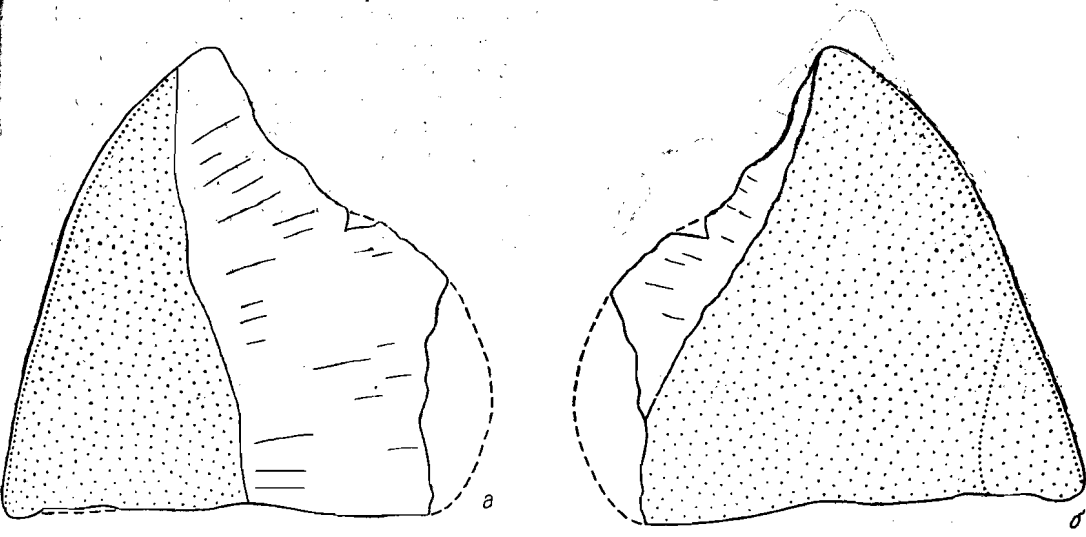



Рис. 124. Бранхиальная пластинка *Psammolepis proia*.
Pi — 166, × 1/4. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Оз. Выртсъярв, Гамме, арукюльские слои.

Левая бранхиальная пластинка (Pi 166, рис. 124) длинная и сравнительно широкая. Ее внутренний край частично обломан. Длина 24,7 см, ширина (неполная) 20,3 см; $l : w \sim 0{,}9$; толщина в середине пластинки 9 мм, у краев: латерального — 5—7 мм, заднего — 2—3 мм, внутреннего — 0,5—1 см. В поперечном направлении пластинка выпукла дорзально (до 3,8 см). Латеральный край, состоящий из массивной губчатой ткани, медиально — выпуклый, латерально — прямой. Задний край, на котором массивная губчатая ткань менее развита, прямой. Угол между этими краями 72°. Внутренний край впереди немного вогнут. Половина дорзальной поверхности покрыта кожными зубами, на вентральной не покрыто 4,7 см. Граница кожных зубов на дорзальной стороне слегка извилиста и образует с задним краем угол в 81°, на вентральной (рис. 124*б*) она почти прямая. Ее угол с задним краем 61°. Линии нарастания около наружного угла на вентральной стороне показывают, что у молодых пластинка была уже. На дорзальной стороне кожных зубов около наружного угла 12—18, у переднего угла 20—24, около границы кожных зубов 38 на 1 см. У наружного угла зубы довольно высокие, вытянуты параллельно заднему краю, реже почти круглые, с короткими зубчиками. В середине латерального края встречаются гребешки из слившихся крупных кожных

зубов, которые образуют острый угол с краем и чередуются с рядами более мелких кожных зубов. У переднего угла (табл. XXXVII, фиг. 1) кожные зубы круглые, удлиненные или треугольные, иногда с более длинными зубчиками медиально и с направленными к боковому краю верхушками. Около внутреннего края они удлиненные и частично слились в продольные гребешки. На вентральной стороне кожные зубы мельче, в середине латерального края встречаются вместо гребешков ряды крупных кожных зубов, между которыми находятся мелкие.

Скульптура бранхиальной и вентральной пластинок сходна: кожные зубы довольно высокие, расположены неплотно, количество зубчиков небольшое.

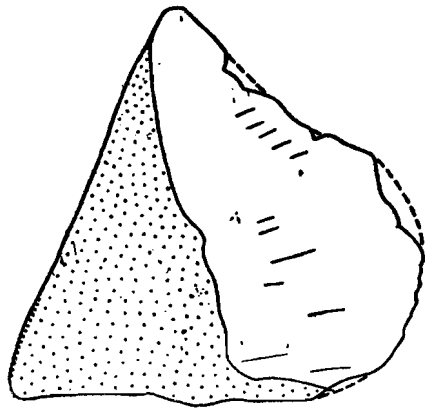


Рис. 125. Бранхиальная пластинка *Psammolepis proia*.
Pi 167. × 1/4. Тамме?

Близкую по форме бранхиальную пластинку (Pi 167, рис. 125) можно отнести к настоящему виду только с сомнением, так как величина ее меньше (длина 22,8, ширина 23 см, $l : w = 0{,}9$), в поперечном направлении она вогнута дорзально (до 1,8 см), как у *Psammosteus bergi*. Латеральный край слегка вогнут, его угол с задним 66°. Граница кожных зубов не кончается резко у заднего края, а поворачивает недалеко от него медиально; угол ее с задним краем 76°. Кожные зубы более крупные: у наружного угла их 14—16, у переднего — 15—16, у границы кожных зубов 28—32 на 1 см. У наружного угла они более или менее круглые, чуть вытянутые, зубчики их длинные и взбегают в виде ребрышек к верхушке зуба. В средней части латерального края кожные зубы слились в короткие, параллельные краю гребешки с более длинными зубчиками проксимально (табл. XXXVII, фиг. 2). Около переднего угла и границы кожных зубов последние опять округлые или удлиненные; медиальные зубчики очень длинные. Несмотря на все отличия, скульптура близка к скульптуре Pi 166: кожные зубы довольно высокие, округлые или удлиненные и располагаются неплотно.

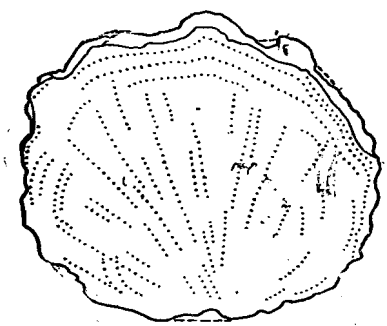


Рис. 126. Левая корнуальная пластинка *Psammolepis proia*.
Pi 165. × 1/2. Оз. Выртсъярв, Тамме; арукюльские слои.

Левая корнуальная пластинка (Pi 165, рис. 126) яйцевидная: длина 8, ширина 9,2 см, $l : w = 0{,}9$. Она толще у заднего края — 5 мм, у остальных — 1—2 мм, более выпуклая продольно (8 мм), чем поперечно (4 мм). Вдоль переднего и боковых извилистых краев полоска без кожных зубов. Центр роста у заднего края. На внутренней поверхности базальный слой

отсутствует. Кожных зубов около центра роста 18—20, около переднего и правого краев 20—22 на 1 см. Кожные зубы (табл. XXXVII, фиг. 3) более или менее круглые, асимметричные, веерообразные или вытянутые (особенно у переднего и боковых краев, где их латеральные зубчики длиннее).

Сделана попытка реконструкции дорзальной стороны (рис. 127).

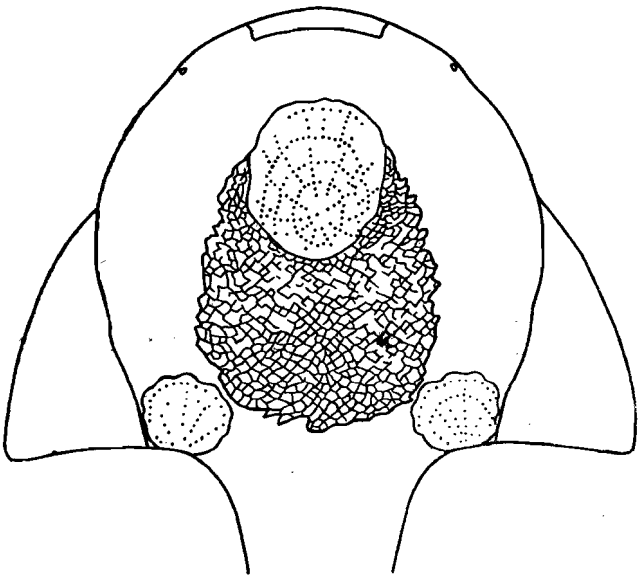


Рис. 127. Реконструкция дорзальной стороны *Psammolepis proia*, × 1/8.

Сравнение. Вентральная пластинка напоминает *Psammolepis paradoxa*, но тессеры больше вытянуты поперечно, следы вырезки на заднем крае зоны без тессер вокруг центра роста у *Psl. proia* длиннее, по очертаниям эта зона напоминает *Schizosteus striatus*. У бранхиальной пластинки латеральный и задний края прямее, чем у *Psl. paradoxa*, поверхность с кожными зубами на дорзальной стороне шире и латеральный угол острее. Кожные зубы мельче, реже посажены, с более редкими зубчиками. Скульптура вентральной пластинки близка к скульптуре центральной части этой пластинки *Tartuosteus giganteus*, так что обломки их можно спутать, но у *Psl. proia* кожные зубы выше, располагаются не такими правильными рядами и количество их зубчиков меньше. Корнуальная пластинка более правильной формы, чем у *T. maximus* и *Ganosteus stellatus*.

### *Psammolepis abavica* Mark-Kurik, n. sp.

Табл. XXXVIII, фиг. 1—3; табл. XXXIX, фиг. 1, 2; табл. XL, фиг. 1—3; рис. 128—134

Происхождение названия: по р. Абаве в Латвии.

Голотип. Передняя часть левой бранхиальной пластинки (рис. 128; табл. XXXVIII, фиг. 1*а*, *б*); ГМ АНЭ, Pi 168. Левый берег р. Абавы, против хут. Леей, Латвия; средний девон, абавские слои.

Диагноз. Бранхиальная пластинка эврибазальная, массивная, с узкой свободной частью. Дорзальная и вентральная также массивные и около центра роста не имеют тессер. Тессеры ромбические или неправильные. Кожные зубы веерообразные, многоугольные и асимметричные, их 17—36 на 1 см.

Геологический возраст и распространение. Верхи среднего девона, абавские слои Латвии; кроме типового местонахождения, к ЮЗ от г. Цесиса у хут. Ракстe.

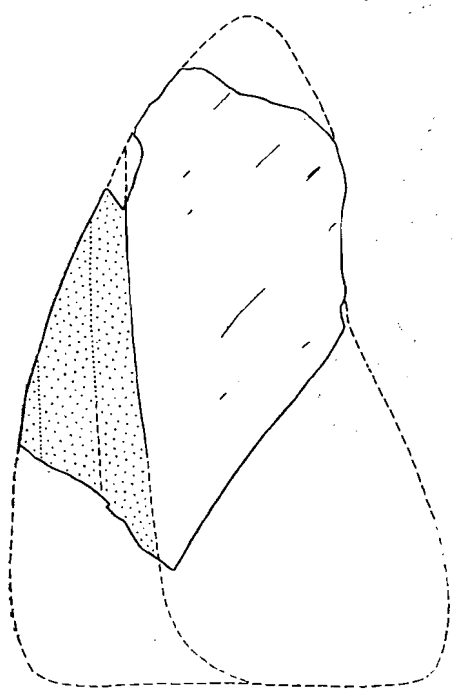


Рис. 128. Бранхиальная пластинка *Psammolepis abavica*, передняя часть.
Pi 168 (голотип). × 1/3. Р. Абава, Леей; буртниекские слои.

Описание. Голотип — неполная левая бранхиальная пластинка Pi 168 (рис. 128; табл. XXXVIII, фиг. 1) длиной 19, шириной 11,5 см, толщиной на краях 3—5 мм, возле границы свободной части до 1,5 см. По линиям нарастания голотипа и других фрагментов (Pi 731, 147) сделана реконструкция полной пластинки (рис. 128). Длина пластинки была примерно 25,5, ширина 16,5 см, $l : w = 1{,}5$. Латеральный край слегка выпуклый, внутренний в середине, по-видимому, слабо вогнутый. Задний край и граница кожных зубов образовывали угол примерно в 90°. Полоса без кожных зубов на вентральной стороне 0,6—1 см. Кожные зубы (табл. XXXVIII, фиг. 1*а*) веерообразные или удлиненные, реже (около внешнего края) многоугольные. Их 26—34 на дорзальной стороне и 24—27 на 1 см на вентральной. Коротких зубчиков 10—14. Медиально кожные зубы пологие, латерально более крутые (табл. XXXVIII, фиг. 1*б*); по медиальной стороне почти до верхушки идут ребрышки.

На фрагменте бранхиальной пластинки Pi 170 (табл. XXXVIII, фиг. 2) наружный угол из-за прижизненного повреждения (укуса) вогнут и покрыт вторичными кожными зубами, а на дорзальной стороне есть царапина, почти перпендикулярная линиям нарастания, также покрытая вторичными кожными зубами (табл. XXXIX, фиг. 1). Последние частично более крупные и имеют большее количество зубчиков.

Пинеальная пластинка (ПИН, № 1491/29, рис. 129; табл. XXXVIII, фиг. 3) примерно ромбическая. Задние края обло-

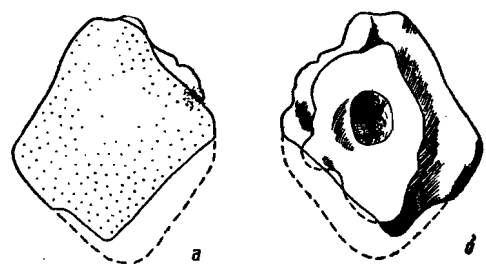



Рис. 129. Пинеальная пластинка *Psammolepis abavica*.
ПИН. № 1491/29. × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона. Р. Абава, Леей; буртниекские слои.

маны. Длина 3, ширина 2,6 см, $l : w \sim 1{,}3$. Плоская внешняя сторона почти полностью покрыта кожными зубами, только на правом переднем крае их нет. На внутренней стороне центральная утолщенная часть (5,5—6 мм) окружена более тонкой краевой. Толщина края 2—4 мм. В центральной части, ближе к переднему краю, удлиненная пинеальная ямка. Ее передняя стенка положе задней. Длина ямки 7, ширина и глубина 5 мм. Кожные зубы многоугольные и асимметричные, реже веерообразные, с ясными ребрышками на латеральной стороне, их 22—28 на 1 см.

На фрагменте задней части дорзальной пластинки Pi 291 (рис. 130) сохранился частично внешний край. Длина 14,5, ширина 10 см, толщина 5—9 мм (у края 3—6 мм). Тессеры крупные, неправильной, реже ромбической формы, длина их 0,8—1,8, ширина 0,6—2 см. Между крупными тессерами встречаются мелкие. На крупных хорошо выражены линии нарастания, центр роста тессер на заднем крае. Кожные зубы (табл. XXXIX, фиг. 2) веерообразные, реже алебардообразные или удлиненные, на 1 см их 25—28. Фрагмент Pi 723

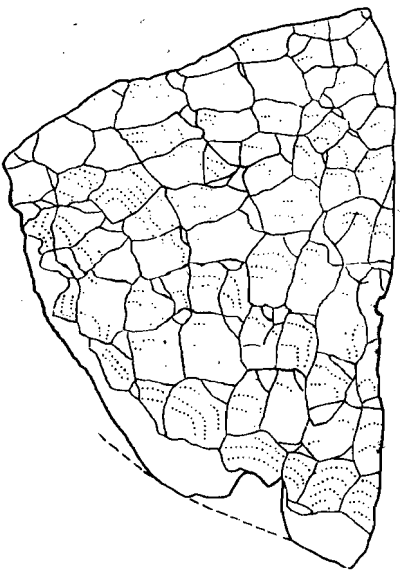


Рис. 130. Фрагмент дорзальной пластинки *Psammolepis abavica*.
Pi 291, × 1/2. Р. Абава, Леей; буртниекские слои.

показывает, что вокруг центра роста была поверхность без тессер, шириной около 10 см.

ПИН, № 1491/4 (рис. 131), по-видимому, задняя правая часть вентральной пластинки молодой особи, длиной 10,5, шириной 10 см, толщиной 2—7 мм, частью покрыта кожными зубами и несколько стерта; хорошо выражены линии нарастания. Край без скульптуры шириной до 3,4 см. Между ним и границей кожных зубов идет полоса ромбических или неправильных тессер, шириной до 2,5 см. Длина тессер 0,2—1,3, ширина 0,4—2 см. Кожные зубы (табл. XL, фиг. 1)

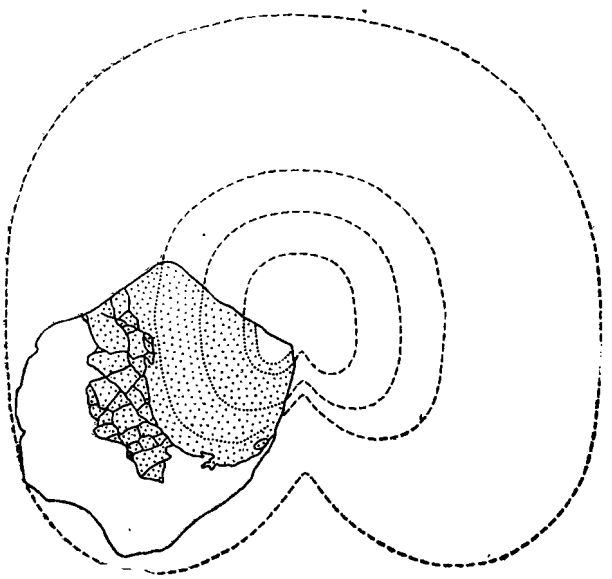
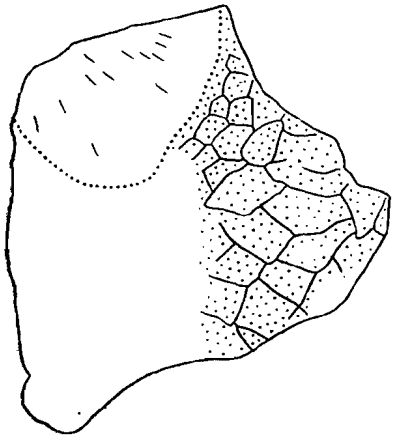


Рис. 131. Вентральная пластинка *Psammolepis abavica*, фрагмент задней части правой половины.
ПИН, № 1491/4, × 1/3. Р. Абава, Леей; буртниекские слои.

многоугольные или неправильные, на тессерах большей частью удлиненные, реже веерообразные, 17—22 на 1 см.



ПИН, № 1491/6 (рис. 132) — обломок пластинки довольно старой особи, длиной и шириной 10 см, толщиной 0,6—1 см. Две трети поверхности сильно стерты и состоят из вторичного дентина. В передней части стертой поверхности видна линия нарастания, показывающая форму задней половины пластинки на более молодой стадии. Остальная поверхность покрыта асимметричными или ромбическими тессерами. Более мелкие тессеры находятся ближе к центру.

Рис. 132. Фрагмент вентральной пластинки *Psammolepis abavica*.
ПИН, № 1491/6, × 1/2. Р. Абава, Леей; буртниекские слои.

Форму вентральной пластинки трудно установить. Судя по линиям нарастания № 1491/4, она у более молодых особей была круглая, задняя вырезка — короткая и широкая. У старых особей вырезка зарастала и вся пластинка, за исключением центра, была покрыта тессерами. Возможно, что у старых особей она была относительно короткая и широкая.

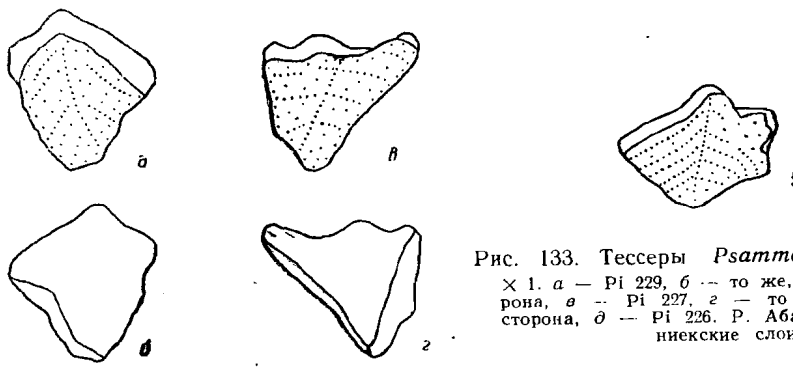



Рис. 133. Тессеры *Psammolepis abavica*.
× 1. *а* — Pi 229, *б* — то же, внутренняя сторона, *в* — Pi 227, *г* — то же, внутренняя сторона, *д* — Pi 226. Р. Абава, Леей; буртниекские слои.

Тессеры ромбические (Pi 229, рис. 133*а*, *б*) или асимметричные (Pi 227, рис. 133*в*, *г*; Pi 226, рис. 133*д*); их размеры: 1,8—2 × 1,2—2 см, толщина 1—3 мм. Передние края без скульптуры были покрыты другими тессерами, задние покрывали, в свою очередь, соседние тессеры.

Коньковая чешуя ПИН, № 1491/5 (рис. 134*а*, *б*) короткая и широкая, вероятно, из передней части вентральной стороны хвоста. Длина 2,4, ширина 2,8 см, $l : w = 0{,}9$, толщина 2—4 мм. Передний край без кожных зубов, задний кончик стерт. На внутренней стороне покрыто скульптурой 6 мм. Чешуя слабо выпуклая. Кожные зубы веерообразные или чуть удлиненные. Скульптура Pi 230 близка к описанной (табл. XL, фиг. 2).

Ромбические чешуи Pi 179 и 228 (рис. 134*в*, *г*) имеют длину 1,3—1,9, ширину 0,8—1,4 см, толщину 1,5—2,5 мм. Кожные зубы удлиненные (табл. XL, фиг. 3).

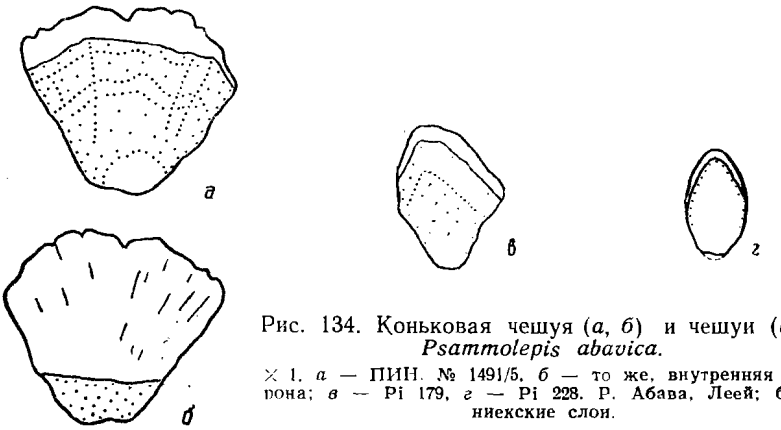



Рис. 134. Коньковая чешуя (*а*, *б*) и чешуи (*в*, *г*) *Psammolepis abavica*.

× 1. *а* — ПИН. № 1491/5, *б* — то же, внутренняя сторона; *в* — Pi 179, *г* — Pi 228. Р. Абава, Леей; буртниекские слои.

Сравнение. Бранхиальная пластинка *Psl. abavica* узкая и длинная, напоминает пластинки *Schizosteus striatus*, *Psammolepis paradoxa* и *Psl. venyukovi*, но, вероятно, еще у́же, чем у последних. По массивности она ближе к *Psl. paradoxa*. Судить о форме дорзальной пластинки трудно. Возможно, что зона без тессер вокруг центра роста больше, чем у *Psl. venyukovi*, и такая же или больше, чем у *Psl. paradoxa*. Тессеры близки по форме к тессерам *Psl. paradoxa* и *Psl. venyukovi*, но кожные зубы мельче, более разнообразной и менее правильной формы. Скульптура близка к скульптуре *Tartuosteus maximus*, так что по мелким обломкам эти виды трудно отличить.

## *Psammolepis paradoxa* Agassiz, 1844

Табл. XLI, фиг. 1—3; табл. XLII, фиг. 1—4; табл. XLIII, фиг. 1—3; табл. XLIV, фиг. 1—5; табл. XLV, фиг. 1—3; табл. XLVI, фиг. 1, 2; рис. 135—146

1840. *Psammolepis paradoxa* — Agassiz, стр. XXXIV (nomen nudum).
1840. *Placosteus acunatus* — Agassiz, стр. XXXIII ( nomen nudum).
1844. *Psammosteus paradoxus* Agassiz — Agassiz, стр. 104; табл. B, фиг. 5, 6; табл. 27, фиг. 2—4.
1844. *Psammosteus arenatus* Agassiz — Agassiz, стр. 105; табл. 31, фиг. 7—10.
1845. *Psammolepis paradoxus* Agassiz — Agassiz, стр. 406, 407; табл. II, фиг. 9.
1845. *Placosteus arenatus* Agassiz — Agassiz, стр. 404.
1845. *Psammosteus paradoxus* Agassiz — Agassiz, стр. 417.
1845. *Psammosteus arenatus* Agassiz — Agassiz, стр. 413, 417.
1857. *Asterolepis* ? — Pander, стр. 21—27 (pars); табл. 7, фиг. 16.
1860. *Psammosteus paradoxus* Agassiz — Eichwald, стр. 1517.
1891a. *Psammosteus arenatus* Agassiz — Woodward, стр. 127.
1893. *Psammosteus paradoxus* — Rohon, стр. 70, 71, 88, 92, 103; табл. I, фиг. 41.
1901. *Psammosteus* — Rohon, стр. 5—6, 9—11, 15—18; табл. I, фиг. 1, 3—6, 9—13; табл. II, фиг. 14—16, 18.
1911. *Psammosteus undulatus* Agassiz — Преображенский, стр. 29 (pars).
1915. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Kiaer, стр. 36 (pars); табл. 4, фиг. 1.
1930. *Psammosteus paradoxus* Agassiz — Gross, стр. 5—14; табл. I, фиг. 3—9A, 9C—11; табл. II, фиг. 1, 2, 8.
1931. *Psammosteus paradoxus* Agassiz — Обручев, стр. 94.
1933a. *Psammolepis paradoxa* Agassiz — Gross, стр. 5—8; табл. II, фиг. 8—10, 17, 18, 27, 28; рис. 1A, B, C (?), 2A.
1935. *Psammolepis paradoxa* — Gross, стр. 12—16; табл. 2, фиг. 2, 3, 6; табл. 3, фиг. 1—3; табл. 4, фиг. 2; рис. 6.

1944а. *Psammolepis paradoxa* — Обручев, стр. 147—149; рис. 1, 2.
1947б. *Psammolepis paradoxa* Agassiz — Обручев, стр. 196; табл. L, фиг. 1—3; рис. 55.
1957. *Psammolepis paradoxa* Agassiz — Heintz, стр. 153—162; рис. 1А, 2, 3; табл. 17—19.
1958. *Psammolepis paradoxa* — Stensiö, рис. 134 A—C.
1961. *Psammolepis paradoxa* — Tarlo, рис. 8*e*.

Происхождение названия: paradoxa — странная.

Неотип. Вентральная пластинка; оригинал В. Гросса (1930, табл. I, фиг. 3). Берлин; р. Гауя, Латвия; верхний девон, гауйские слои.

Диагноз. Бранхиальная пластинка эврибазальная и сравнительно узкая. Дорзальная и вентральная пластинки покрыты ромбическими или асимметричными тессерами, за исключением зоны вокруг центра роста. Дорзальная пластинка более или менее пятиугольная, $l : w \sim 1$. Кожные зубы округлые, почти одинаковой формы на всех пластинках, слабо удлиненные даже на чешуях.

Геологический возраст и распространение. Гауйские слои верхнего девона Латвии, р. Гауя и ее притоки (Брасла, Рауне и др.); р. Пиуза, обн. Йыкси, Эстония.

История изучения. Л. Агассис в 1844 г. описал скульптуру двух видов: *Psammosteus paradoxus* и *Ps. arenatus*, отметив сходство кожных зубов обоих видов, отличие между которыми заключается в большей величине кожных зубов и в отсутствии тессер у *Ps. arenatus*. Однако эти виды существовали в литературе до тех пор, пока Гросс (Gross, 1930) не показал, что один из них представляет средние, а другой бранхиальные пластинки одной и той же формы. Под этими двумя названиями в течение 100 лет изображались и описывались многочисленные остатки, только частью принадлежащие к *Psl. paradoxa*.

Х. Пандер (Pander, 1857) изобразил коньковую чешую *Psl. paradoxa* (табл. 7, фиг. 16), которую он, наравне со всеми прочими остатками псаммостеид, принимал за ихтиодорулиты или фулькры *Asterolepis*.

Г. Каде (Kade, 1858) отнес к *Ps. arenatus* остатки с округлыми кожными зубами из валуна, найденного близ Бирнбаума в Познани. Это (фиг. 14), вероятно, бранхиальная пластинка, но принадлежащая другой форме (*Schizosteus*), отличающейся бахромой гребешков на чешуях (фиг. 2) и сильно удлиненными кожными зубами на коньковых чешуях (фиг. 4).

Э. Эйхвальд в 1846 г. (Eichwald, стр. 306—307) относил к *Ps. arenatus* остатки с круглыми кожными зубами (фиг. 40, 41) из валунов на р. Ижоре. Однако в 1860 г. он не упоминает этого вида. Эти остатки из низов лужских слоев относятся к *Schizosteus*. Описание *Ps. paradoxa* он дал в «Lethaea Rossica» по Л. Агассису и Х. Пандеру, так как «сам не наблюдал этих фрагментов», но тем не менее к указанному Агассисом местонахождению «Рига, Кремон» прибавил еще Кокенгузен, берега Двины и Аа.

А. С. Вудворд в «Каталоге» различал оба вида Агассиса, но под названием *Ps. paradoxus* упомянул только два образца (P. 4491 и P. 5959), один с р. Сясь, другой из Юхоры на этой же реке, то есть явно принадлежащие к *Ps. megalopteryx*. К *Ps. arenatus*, кроме, вероятно, правильно отнесенных образцов «из Риги» (P. 6233, P. 709, P. 4598), он причислил также один образец из бирнбаумского валуна (35019c) и два образца будто бы из Caithness (42453). Кроме того, он считает

принадлежащим к этому виду ихтиодорулит, изображенный Пандером (1857, табл. 7, фиг. 22), то есть бранхиальную пластинку *Ganosteus stellatus* и «треугольные шипы» *Coccosteus megalopteryx* Траутшольда.

Под названием *Ps. arenatus* А. С. Вудворд (1891а, стр. 10—11) описал остатки псаммостеид со Шпицбергена. Под этим же названием (с вопросом) Э. Стеншё изобразил их микроскопическое строение (Stensiö, 1932, табл. 66, фиг. 5, 6). Однако эти остатки принадлежат новому виду *Pycnosteus*.

Под названием *Ps. arenatus* Р. Траквер (Traquair, 1896, стр. 261) упоминает, а А. Вудворд (Woodward, 1895, фиг. 1) и Ч. Р. Истмен (Eastman, 1917, фиг. 1) изображают копию из папье-маше дорзальной пластинки из Тартуского (Дерптского) музея. Оригинал изображен И. А. Преображенским (1911, фиг. 12) и отнесен к *Dyptychosteus tessellatus*. В. Гросс (Gross, 1933а, стр. 9) склонен относить его к *Psl. undulata*, так как он происходит из аматских слоев. Во всяком случае, эта пластинка принадлежит не *Psl. paradoxa*, а скорее всего *Ps. praecursor*.

И. В. Рогон (Rohon, 1893) для сравнения с остатками верхнесилурийских рыб с о-ва Сааремаа дал краткое описание микроскопического строения *Ps. paradoxus* с р. Аа (Гауи), (стр. 70—71) и рисунок кожных зубов. В 1901 г. при описании анатомии и гистологии *Psammosteus* он взял за основу образцы *Ps. paradoxus*, не упоминая, однако, этого видового названия. Его образцы происходили с р. Аа (бранхиальные щиты, фиг. 1, 3—4 и чешуи, фиг. 5, 6, 13). Два образца (фиг. 9, 12) происходят будто бы из Кокенгузена на Западной Двине, то есть из снетогорских слоев. Один из них, «mentale» (фиг. 9—10), был изображен Х. Пандером (Pander, 1857, табл. 7, фиг. 19). Из Кокенгузена (Кокнесе) известен только *Ps. maeandrinus*, поэтому оригиналы фиг. 9—12 происходят, вероятно, с р. Гауи. В объяснении к табл. I Рогона неправильно указано двукратное увеличение фиг. 3—4, 7—8 и 9—10. На самом деле все они изображены в натуральную величину.

В 1899 г. И. В. Рогон отнес к *Ps. arenatus* два образца с. р. Цильмы на Тимане, не принадлежащие к этому виду. Один из них (фиг. 4) — бранхиальная пластинка *Psammosteus* cf. *praecursor* (см. табл. LXVII, фиг. 4; табл. LXXVI, фиг. 3). Хотя второй оригинал (фиг. 5) не найден, но и он не может принадлежать *Psl. paradoxa*, так как происходит из косминских слоев, стратиграфически более высоких, чем гауйские.

По мнению В. Гросса (1933а, стр. 5), один из образцов *Psl. undulata*, описанных И. А. Преображенским (1911, стр. 29), именно «кусок бокового щита» с р. Браслы, относится к *Psl. paradoxa* (бранхиальная пластинка).

И. Киер (Kiaer, 1915) объединил под видовым названием *Ps. maeandrinus* все четыре установленных Агассисом вида и описал один образец с Андомской горы, действительно принадлежащий к этому виду, тогда как два других, с. р. Аа возле Вендена (Цесиса), относятся к *Psl. paradoxa*, что ясно видно на его фотографии (табл. 4, фиг. 1).

В. Гросс (Gross, 1930, 1933а, 1935) впервые дал описание более или менее цельных частей панциря *Psl. paradoxa*, гомологизовал их с частями панциря *Drepanaspis* и подробно изучил микроскопическое строение.

Д. В. Обручев (1944а) дал по материалам В. Гросса реконструкцию *Psl. paradoxa* с дорзальной и вентральной сторон и сбоку.

А. П. Быстров (1955) под названием *Psl. paradoxa* описал и изобразил остатки *Psl. proia, Ps. megalopteryx* и других видов псаммостеид.

А. Гейнц (Heintz, 1957) детально описал две дорзальные пластинки *Psl. paradoxa.* Одна из них, почти полная, была изображена Гроссом (1933а). Он также затронул вопрос о росте и повреждениях пластинок этого вида.

Э. Стеншё (Stensiö, 1958) изобразил фрагмент центральной части вентральной пластинки и вторичные кожные зубы на дорзальной пластинке *Psl. paradoxa*, а Л. Б. Тарло (Tarlo, 1961) — поперечное сечение задней части ее туловища.

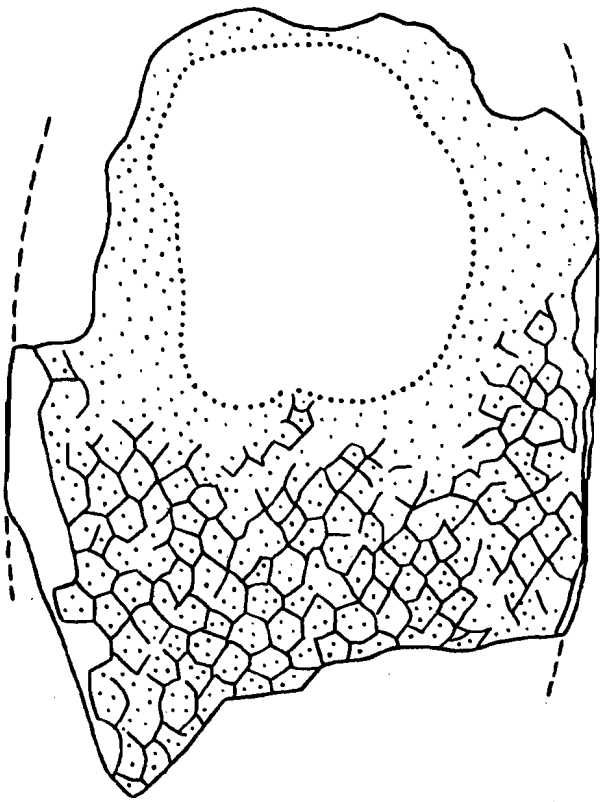


Рис. 135. Вентральная пластинка *Psammolepis paradoxa* (неотип) по Гроссу, 1930 (табл. I, фиг. 3).
Р. Гауя; гауйские слои.

Описание. Вентральная пластинка, описанная В. Гроссом в 1930 (табл. I, фиг. 3) и 1933 гг. (1933а), — неотип. Размеры пластинки (рис. 135) с обломанными концами: длина 20, ширина 17, высота 4,6 см, толщина 14 мм. Передняя часть очень толстая, сильно стертая и состоит из вторичного дентина. Остальная поверхность покрыта кожными зубами и тессерами. На боковых краях полосы без скульптуры. Скульптура показана на фиг. 1 табл. XLI.

ПИН, № 1737/15 (рис. 136), длиной 19, шириной 9,4 см и толщиной 2—8 мм, — левая половина задней части пластинки. Высота могла быть 4 см. Сохранилась сильно стертая более тонкая центральная часть с одной линией нарастания, показывающей форму пластинки на более молодой стадии роста. Сзади от этой линии пластинка также стерта,

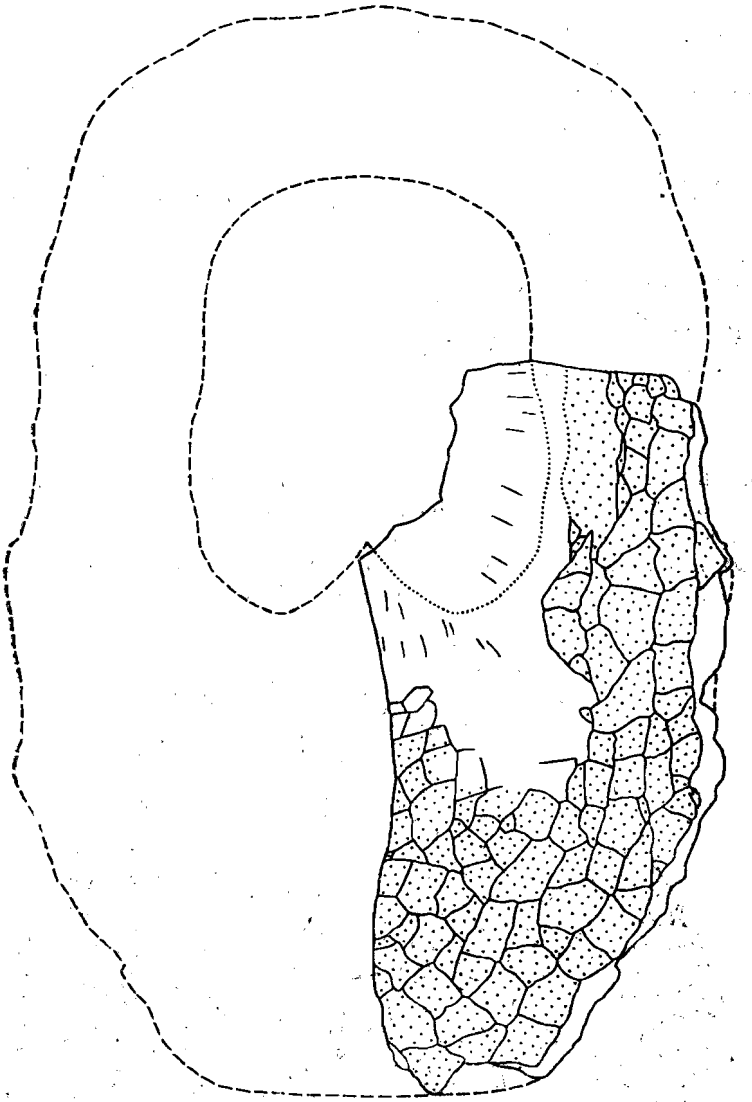


Рис. 136. Вентральная пластинка *Psammolepis paradoxa*, задняя часть левой половины.
ПИН. № 1737/15, × 1/2. Р. Брасла, Страупе; гаудйские слои.

а сбоку от нее находится полоса без тессер, шириной до 1,5 см. Тессеры четырехугольные, ромбические, асимметричные или реже пятиугольные, длиной 0,4—1,9, шириной 0,3—1,9 см. Центр роста тессер — в их заднем или латеральном углу. Кожные зубы, как на неотипе; крупные, куполовидные, реже многоугольные, гладкие, с очень короткими зубчиками, иногда со слабыми ребрышками на боках. Кожных зубов 22—25 на 1 см, зубчиков 10—11. По этому фрагменту и фотографии оригинала В. Гросса сделана реконструкция вентральной пластинки. Ее форма была удлиненная: длина 28,5, ширина 18,5 см; $l : w = 1{,}5$. Судя по линии нарастания, пластинка у молодых особей была, вероятно, без тессер, короче и шире, с широкой и короткой вырезкой сзади. С ростом пластинка удлинялась кзади, и краевая часть ее покрывалась тессерами. Вырезка зарастала и полностью исчезала.

Фрагмент левой половины ростральной пластинки (ПИН, 1737/16, рис. 137) имеет длину 5,1, ширину 5,5 см, толщину 2 мм. По линиям нарастания в передней части фрагмента сделана реконструкция полной пластинки. Боковые и задний края нанесены по аналогии с пластинкой *Psl. venyukovi*. Ростральная пластинка была,

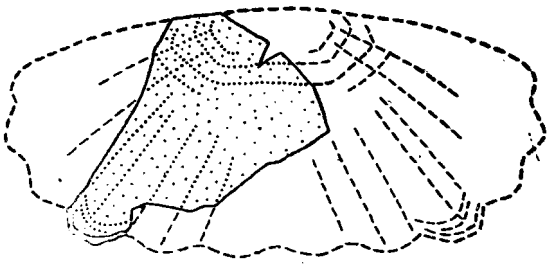


Рис. 137. Ростральная пластинка *Psammolepis paradoxa*
ПИН, № 1737/16, × 1/2. Р. Брасла, Страупе; гауйские слои.

вероятно, вытянута в ширину: длина ~6,5, ширина 14 см, $l : w = 0{,}5$. Пластинка продольно слабо вогнута. На заднем крае неширокая полоска без кожных зубов. Скульптура такая же, как на голотипе.

Дорзальная пластинка описана В. Гроссом (Gross, 1933a) и А. Гейнцем (Heintz, 1957). Наиболее полный экземпляр

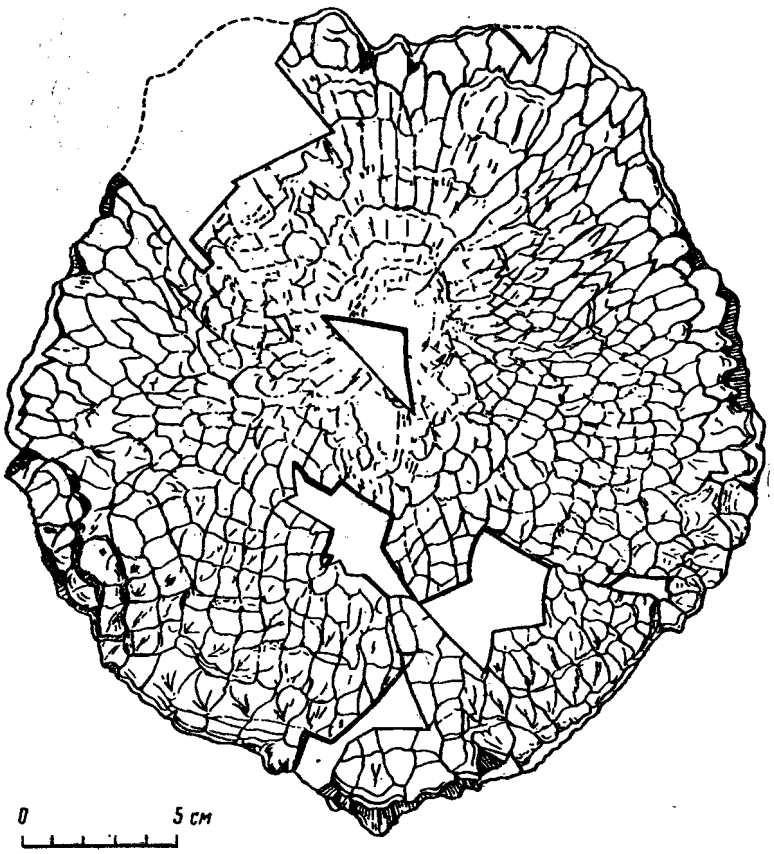



Рис. 138. Дорзальная пластинка *Psammolepis paradoxa*.
Палеонт. музей, Осло, А 172, по Гейнцу, 1957 (рис. 2). Гауя; гауйские слои.

(рис. 138; палеонт. музей, Осло, A. 172) имеет длину 27,1, ширину 25,2 см, толщину 2,8—4,5 мм, $l : w \sim 1{,}1$, максимальная высота (4,5 см) позади центра, передняя часть более плоская. Поперечная выпуклость пластинки больше продольной. Она пятиугольная, передний край слегка вогнут. Центральная зона без тессер с линиями нарастания лежит ближе к переднему краю и достигает 0,24 длины и 0,2 ширины пластинки. У экземпляра из Рижского университета, описанного В. Гроссом (рис. 139), эта зона равна 0,4 длины и 0,3 ширины пластинки и находится почти в центре ее; передний край пластинки более вогнутый.

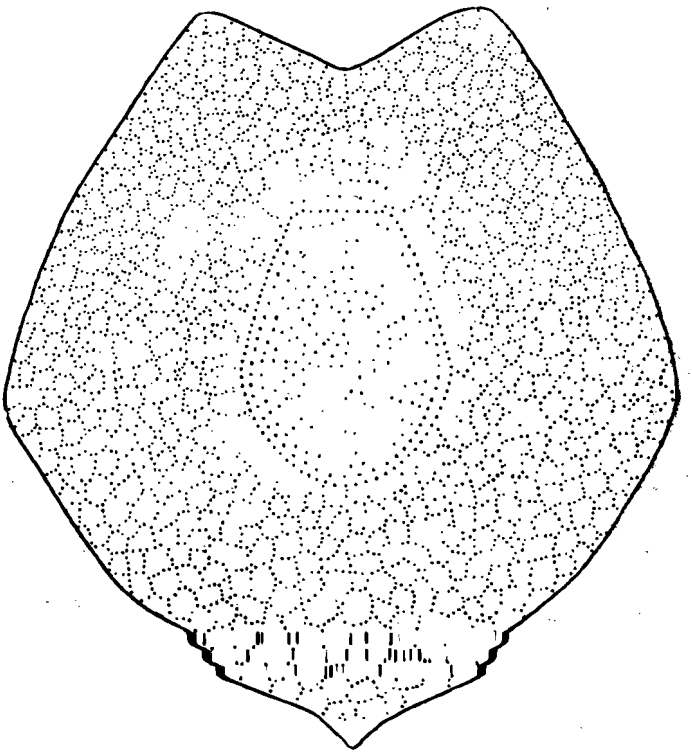


Рис. 139. Дорзальная пластинка *Psammolepis paradoxa*, по Гроссу, 1933a (рис. 1A).
Гауйские слои.

Тессеры A. 172 ромбические, их границы ясные, и они образуют в задней части пластинки ясно выраженные ряды (табл. XLI, фиг. 2). В передней части форма тессер менее определенная и границы их менее ясные. Размеры тессер на Pi 733: длина 1—1,5, ширина 1—1,2 см. У края пластинки (Pi 734) длина тессер до 2, ширина 1,5 см. Их форма ромбическая или неправильная. Задние концы тессер часто приподняты над передними концами следующих тессер (табл. XLII, фиг. 1). Кожные зубы округлые или неправильные, с гладкими верхушками и корот-

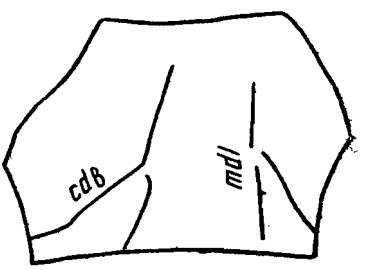



Рис. 140. Фрагмент дорзальной пластинки *Psammolepis paradoxa* (Gross, 1933a, табл. II, фиг. 28). *mdl* — медиальный дорзальный канал, $cd_b$ — вторая дорзальная поперечная комиссура. Гауйские слои.

кими зубчиками, на 1 см их 20—24 (Pi 733), они крупнее на тессерах и мельче в бороздах между ними. На некоторых тессерах заметно концентрическое расположение кожных зубов вокруг центра роста у заднего конца тессеры (табл. XLIII, фиг. 1).

В. Гросс (Gross, 1933a) на табл. II, фиг. 28 изобразил фрагмент дорзальной пластинки с каналами боковой линии (рис. 140 настоящей работы). На нем видны отрезки медиальных дорзальных каналов и второй поперечной комиссуры.

Обломок орбитальной пластинки (Pi 246, табл. XLI, фиг. 3) с отверстием, длиной 2 и шириной 1,8 см. Латерально пластинка толще — 4 мм, медиально тоньше — 0,5—3 мм. Латеральная половина наклонена под углом в 60° к медиальной. Орбитальное отверстие овальное поперечно, его ширина 5, длина 4 мм. От его заднего края расходятся четыре неглубокие борозды. Кожные зубы с короткими зубчиками типичной круглой формы, их 16—18 на 1 см.

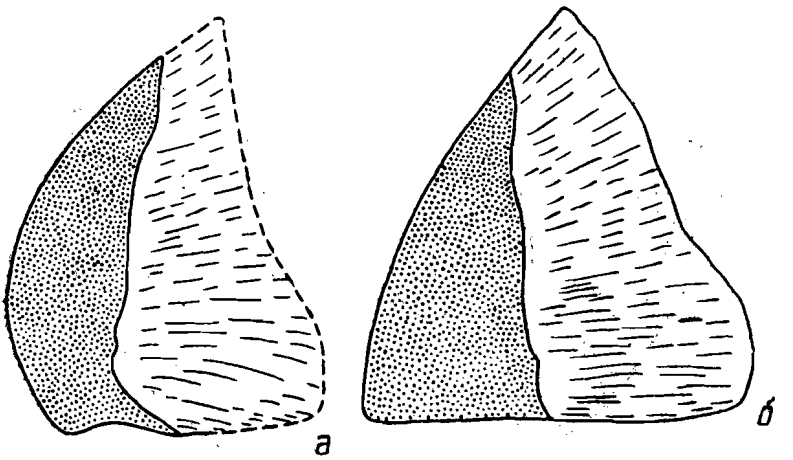


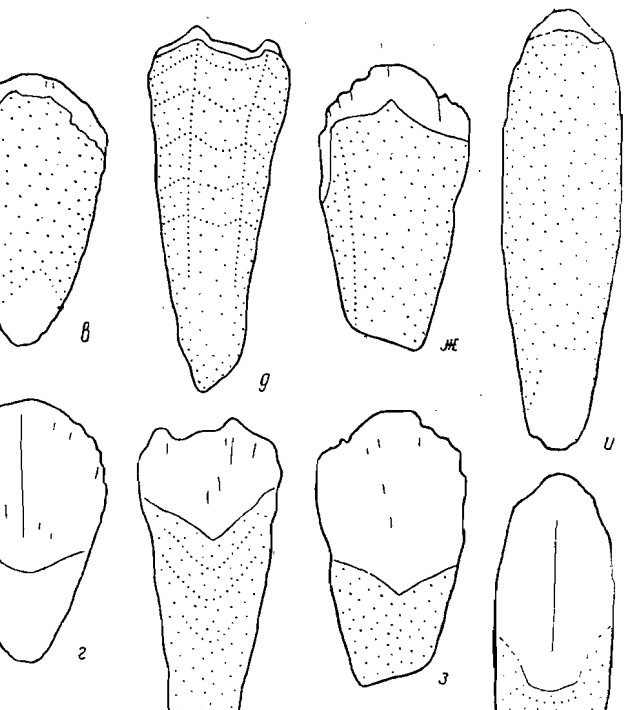

Рис. 141. Бранхиальные пластинки:
*а* — *Psammolepis paradoxa*, гаудйские слои, *б* — неопределимого псаммостеида, Дундага, буртниекские слои (Gross, 1933a, рис. 1B и C).

Бранхиальные пластинки, по В. Гроссу (1933a, стр. 7—8), могут иметь разную форму; их задний край может быть тонкий и закругленный или толстый и прямой. Они короче дорзальной пластинки. Один из экземпляров в Берлинском музее имеет длину 19,15 и неполную ширину 12 см. Большей частью они имеют форму, изображенную на рис. 141*а* и 142. Подробно они описаны В. Гроссом (Gross, 1930, стр. 6—7, табл. I, фиг. 2, 6). Наружный край выпуклый, гладкий, из массивной губчатой ткани; на вентральной стороне узкая полоса вдоль внутреннего края без кожных зубов, на дорзальной ими покрыта только наружная половина, остальная поверхность грубо штриховатая. На границе между этими двумя частями пластинка очень толстая, до 15 мм. Пластинка изогнута поперечно. Очень большая пластинка из Дундаги (Латвия) (рис. 141*б*) имеет в длину 26,5, в ширину 24,5 см, задний край ее прямой и длинный, середина сравнительно тонкая, скульптура отличается от типичной. Найдена в более древних слоях (буртниекских). Пластинка несомненно принадлежит другому виду, но какому именно, пока трудно установить.

Скульптура оригинала В. Гросса (1930, табл. I, фиг. 6; 1933a, рис. 1B) показана на табл. XLII, фиг. 2 и табл. XLIII, фиг. 2. Кожные

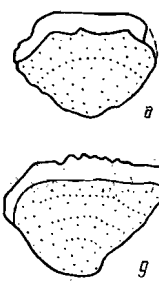
| Горный музей, № 20/119 | | Pi 742 | Pi 235 | Горный музей, № 20/119, рис. 144*и*, *к* |
|---|---|---|---|---|
| рис. 144*а*, *б* | рис. 144*в*, *г* | | | |
| 3,9 | 3,5 | 4,4 | 3,6 | 5,7 |
| 3,1 | 2 | 1,8 | 1,7 | 1,5 |
| 1,2 | 1,7 | 2,4 | 2,5(?) | 3,8 |
| | | 0,6 | 0,4 | |
| | | 0,4 | 0,2 | |
| 40° | 41° | 19° | 23° | 18° |
| 2,5 | 1,2 | 2,9 | 1 | 2,8 |

ем Pi 742, несут следы стирания и являются
задний кончик обломан и покрыт вторичными
ний край обычно закруглен и вдоль него ле-
ов. На внешней стороне кожные зубы немного




ньковые чешуи *Psammolepis paradoxa*.
узей, Ленинград, № 20/119; *д*, *е* — Pi 742; *ж*, *з* — Pi 235.
роны чешуй. Pi 742 найден в Эрмани, Pi 235 — ниже устья
ы на р. Гауе; гауйские слои.

удлиненные и обр
ренняя сторона зад
как и внешняя, но
ложенными. В зад
менее вогнутая, о
ступенькой. В одно
валик, нависающи
стороны представл
пластинчатого сло




× 1. *а* — Pi 23
*д* — Pi 234; *е* —

Чешуи изобр
6, 13) и В. Гросс
8—10. Последние
3—5). Чешуи (рис.
Gross, 1930, табл.
или неправильные

Длина
Ширина

Толщина 1,5—2
кожных зубов; на
(Pi 177 и 232, рис
зубами. Кожные зу
или немного удлин
которых чешуй (та
зубов.

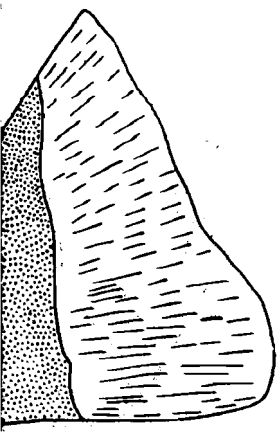
Дается схематич
При реконструкции

Сравнение.
постоянством форм
кими зубчиками. С
по форме бранхиа
ная пластинка у *P*

8), они крупнее на тессерах
торых тессерах заметно кон-
вокруг центра роста у зад-

фиг. 28 изобразил фрагмент
линии (рис. 140 настоящей
ных дорзальных каналов и

нки (Pi 246, табл. XLI,
1,8 см. Латерально пластин-
,5—3 мм. Латеральная поло-
ьной. Орбитальное отверстие
4 мм. От его заднего края
жные зубы с короткими зуб-
8 на 1 см.




пластинки:
*б* — неопределимого псаммостеи-
ross, 1933a, рис. 1B и C).

р В. Гроссу (1933a, стр. 7—8),
край может быть тонкий и за-
короче дорзальной пластинки.
ее имеет длину 19,15 и непол-
и имеют форму, изображенную
саны В. Гроссом (Gross, 1930,
ий край выпуклый, гладкий, из
ной стороне узкая полоса вдоль
дорзальной. ими покрыта толь-
рхность грубо штриховатая. На
пластинка очень толстая, до
Очень большая пластинка из
длину 26,5, в ширину 24,5 см,
ередина сравнительно тонкая,
айдена в более древних слоях
р принадлежит другому виду,
вить.
(1930, табл. I, фиг. 6; 1933a,
2 и табл. XLIII, фиг. 2. Кожные

зубы дорзальной стороны круглые или многоугольные, у внешнего края крупнее, на вентральной стороне часто веерообразные или ромбические. На вентральной стороне фрагмента ПИН, № 2443/8 (табл. XLIII, фиг. 3) зубчики кожных зубов развиты более отчетливо, кожных зубов 18—22 на 1 см.

На фрагменте из коллекции Рижского университета (табл. XLIV, фиг. 1), длиной 10,5, шириной 14,5 см, наружный угол не выпуклый, а вогнутый и покрыт вторичными кожными зубами. Как и у *Psl. abavica* (стр. 170), это результат прижизненного повреждения — укуса.

Тессеры ромбические (Pi 450, 449, рис. 143*а—г*) или асимметричные (Pi 448, рис.



Рис. 142. Бранхиальная пластинка *Psammolepis paradoxa* (Gross, 1930, табл. 1, фиг. 6).
Гаудские слои.

143*д*, *е*). Первые две имеют длину 1,6 и 1
толщину 1—2,5 мм. Длина третьей тессеры
щина 1—2 мм. Через нижнюю часть губчато
боковой линии (рис. 143*е*, *к—к*). Вдоль ка
тессеры слегка выпуклая.

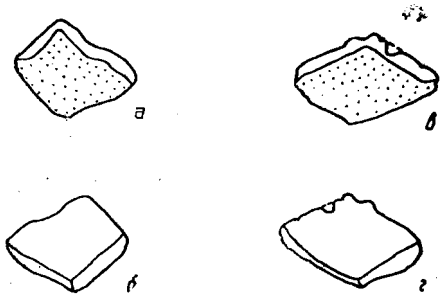



Рис. 143. Тессеры *Psammolepis*
× 1. *а* — Pi 450, *б* — то же, внутренняя сто
то же, внутренняя сторона; *д* — Pi 448, *е* — то
Р. Брасла, Страупе и ниже его; гау

Коньковые чешуи (табл. XLII, фиг.
табл. XLV, фиг. 1—3; рис. 144) разнообразно

удлиненные и образуют дугообразные выпуклые спереди ряды. Внутренняя сторона задней половины покрыта кожными зубами, такими же, как и внешняя, но более мелкими и иногда более беспорядочно расположенными. В задней половине чешуя толще и нижняя поверхность менее вогнутая, отделяется от передней желобовидно выщербленной ступенькой. В одном случае (табл. XLV, фиг. 3) имеется дугообразный валик, нависающий над задней частью. Передняя половина внутренней стороны представляет собой открытую губчатую кость без базального пластинчатого слоя.

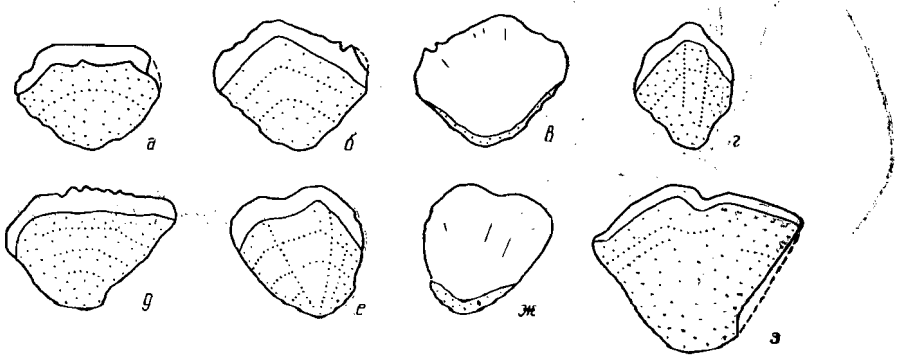



Рис. 145. Чешуи *Psammolepis paradoxa*.
× 1. *а* — Pi 233; *б* — Pi 177, *в* — то же, внутренняя сторона; *г* — Pi 452; *д* — Pi 234; *е* — Pi 232, *ж* — то же, внутренняя сторона; *з* — Pi 178. Р. Брасла, Страупе и ниже его; гауйские слои.

Чешуи изображены И. В. Рогоном (Rohon, 1901, табл. I, фиг. 5, 6, 13) и В. Гроссом (Gross, 1930, табл. I, фиг. 8; 1933а, табл. 2, фиг. 8—10. Последние фигуры воспроизведены нами на табл. XLIV, фиг. 3—5). Чешуи (рис. 145) разной формы, пятиугольные (Pi 233, рис. 145*а*; Gross, 1930, табл. I, фиг. 8), ромбические (Pi 177 и 452, рис. 145*б*, *в*, *г*) или неправильные (Pi 234 и 232, рис. 145*д*, *е*, *ж*). Размеры (в см):

| | Pi 178 | Pi 234 | Pi 177 | Pi 233 | Pi 232 | Pi 452 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Длина | 2,2 | 1,5 | 1,7 | 1,4 | 1,7 | 1,6 |
| Ширина | 2,6 | 2,2 | 1,9 | 1,8 | 1,7 | 1,7 |

Толщина 1,5—2 мм, на краях меньше. На передних краях зона без кожных зубов; на внутренней стороне у заднего края отдельных чешуй (Pi 177 и 232, рис. 145*в*, *ж*) узкая полоска с очень мелкими кожными зубами. Кожные зубы могут быть совсем круглые (табл. XLIV, фиг. 3), или немного удлиненные (табл. XLVI, фиг. 1—2). На задних краях некоторых чешуй (табл. XLVI, фиг. 2) «бахрома» более длинных кожных зубов.

Дается схематическая реконструкция вентральной стороны (рис. 146). При реконструкции использован материал по *Psl. venyukovi*.

Сравнение. *Psl. paradoxa* отличается, за редким исключением, постоянством формы кожных зубов — округлой, куполовидной, с короткими зубчиками. Она ближе всего к *Psl. venyukovi*, в первую очередь по форме бранхиальных и дорзальных пластинок и тессер. Ростральная пластинка у *Psl. paradoxa* уже и длиннее. Основное отличие *Psl.*

*vetjukovi*, вероятно, в отсутствии на вентральной пластинке тессер. Орбитальная пластинка больше всего напоминает *Psammolepis* (?) sp. радиальными короткими бороздами.

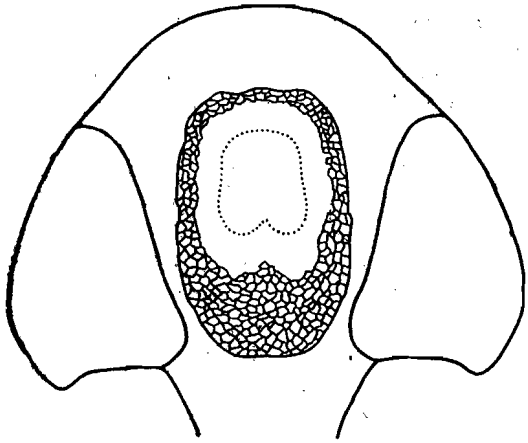


Рис. 146. Реконструкция вентральной стороны *Psammolepis paradoxa*, × 1/8.

*Psammolepis alata* Mark-Kurik, n. sp.

Табл. XLVI, фиг. 3; табл. XLVII, фиг. 1, 2; табл. XLVIII, фиг. 1—3; табл. XLIX, фиг. 1, 2; рис. 147—153

Происхождение названия: alatus — крылатый.

Голотип. Правая бранхиальная пластинка (рис. 147; табл. XLVII, фиг. 1); колл. Э. Марк, 1954; ГМ АНЭ, Pi 258. Обнажение между Сигулдой и Инчукалнсом на р. Гауе (выше «Чертовой пещеры»), Латвия; верхний девон, гауйские слои.

Диагноз. Некрупный вид. Бранхиальная пластинка довольно широкая, в передней части узкая, внутренний край вогнутый. Вентральная пластинка очень узкая. Передняя часть дорзальной пластинки, полностью покрытой тессерами, тоже сравнительно узкая, передний край прямой. Тессеры мелкие (диаметром 3—7 мм), с нечеткими границами. Кожных зубов 16—25 на 1 см; форма их разная, но обычны круглые, гладкие кожные зубы с довольно короткими зубчиками.

Геологический возраст и распространение. Верхняя часть гауйских слоев верхнего девона Латвии и Эстонии. Кроме типового местонахождения, Инчукалнс на р. Гауе и р. Брасла около электростанции (Латвия); Йыкси на р. Пиуза (Эстония); швянтойский горизонт Литвы у Шяушуписа.

Описание. Голотип (Pi 258, рис. 147; табл. XLVII, фиг. 1) — правая бранхиальная пластинка длиной 19,5, шириной 19 см; толщина в середине 9, у краев 2—3 мм, $l : w = 1{,}2$. Задний угол обломан. Пластинка почти совсем плоская. Наружный угол слегка закруглен. Латеральный край прямой, покрыт, главным образом с вентральной стороны, массивной губчатой тканью, мало развитой на слабо вогнутом заднем крае. Внутренний край сильно вогнут и поэтому передняя часть пластинки узкая. Угол между наружным и задним краями 82°. Ширина свободной части на дорзальной стороне 6 см, на вентральной полоска без скульптуры уже (0,2—3,5 см) в передней и шире (до 1,7 см) в задней части. Граница свободной части на дорзальной стороне почти прямая, параллельная передней части внутреннего края, образует с зад-

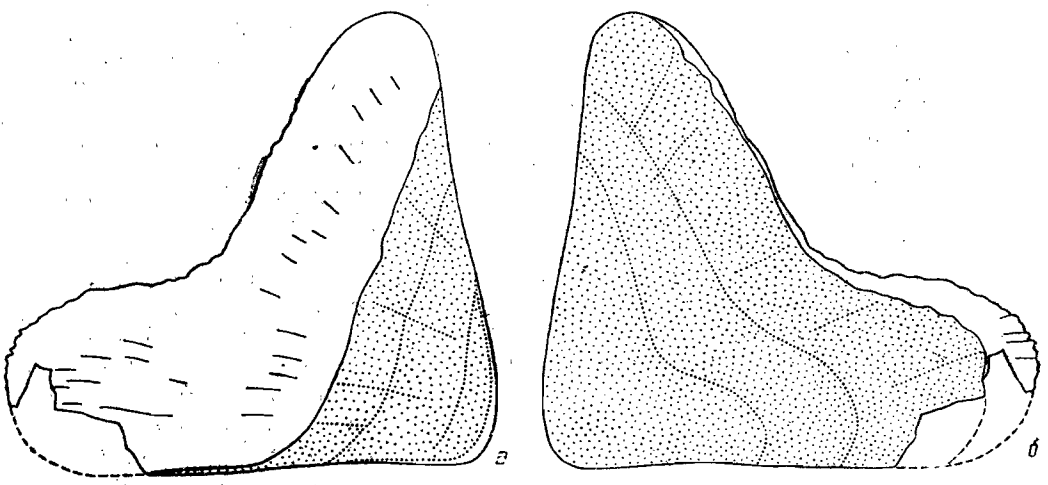


Рис. 147. Бранхиальная пластинка *Psammolepis alata*.
Pi 258 (голотип). × 1/3. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Р. Гауя, обнажение между Сигулдой и Инчукалнсом, выше «Чертовой пещеры»; гауйские слои.

ним краем угол в 69°. Около заднего края очень узкая, далеко заходящая медиально полоска скульптуры. Поверхность без кожных зубов грубо бороздчата. Линии нарастания, лучше выраженные медиально, показывают, что форма пластинки на более молодых стадиях мало отличалась. Кожных зубов на дорзальной стороне у наружного угла 20, около границы свободной части и у переднего угла 22—24 на 1 см. У наружного угла кожные зубы плоские, круглые, реже ромбические или квадратные, вытянутые поперечно, иногда сливающиеся по два; зубчики довольно длинные и идут в виде слабых ребрышек почти до верхушки. Около переднего угла и границы свободной части (табл. XLVII, фиг. 1) кожные зубы округлые и вытянутые продольно, зубчики на медиальной стороне длиннее. На вентральной стороне около

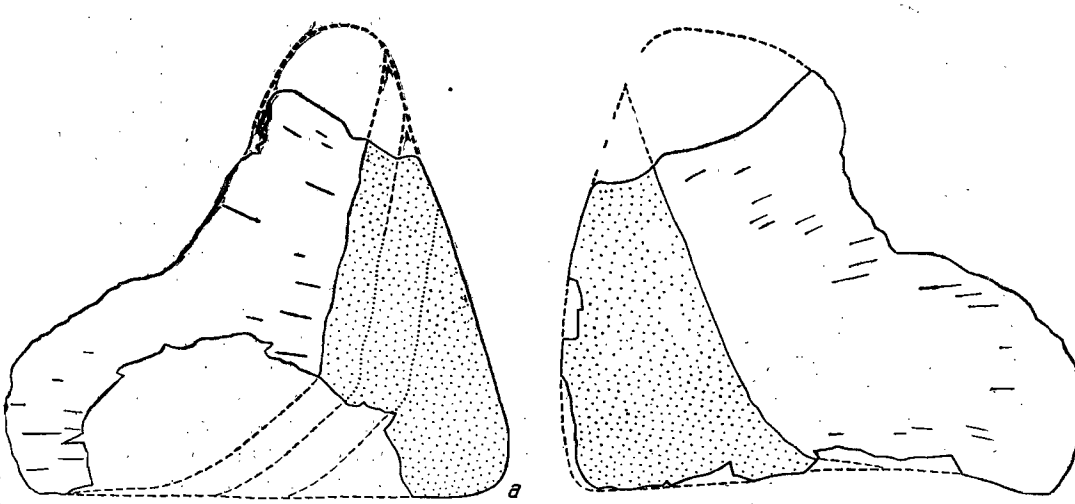


Рис. 148. Бранхиальные пластинки *Psammolepis alata*.
× 1/3. *а* — Pi 173; *б* — Pi 259. Р. Пиуза, Йыкси; гауйские слои.

наружного угла и внутреннего края кожных зубов 20—24 на 1 см; здесь они обычно круглые. Около переднего угла величина кожных зубов заметно больше, число их до 12—16 на 1 см; они куполовидные, довольно высокие и частые; зубчики короткие.

У правой бранхиальной пластинки Pi 173 (рис. 148*а*) длина сохранившейся части 12,3, ширина 19,8 см, $l : w \sim 0{,}9$, толщина посередине 5,5 мм. Пластинка почти плоская поперечно. Наружный край прямой, тонкий (1,5—3 мм) и слабо стертый вентрально. Угол между наружным и задним краями 73°. Полоска без кожных зубов на вентральной стороне имеет ширину 2—6 мм. Линии нарастания выражены хорошо. Кожные зубы хорошо сохранились на дорзальной стороне (табл. XLVIII, фиг. 1), где они крупные — 16—18 на 1 см, круглые, с гладкой верхушкой или неправильные с направленными дистально верхушками (около границы свободной части), расположены диагональными рядами, иногда беспорядочно, местами сливаются по два; между крупными зубами встречаются мелкие (особенно у наружного угла). Зубчики кожных зубов близ наружного угла длиннее, у границы свободной части короче. На вентральной стороне кожные зубы мельче — 18—24 на 1 см.

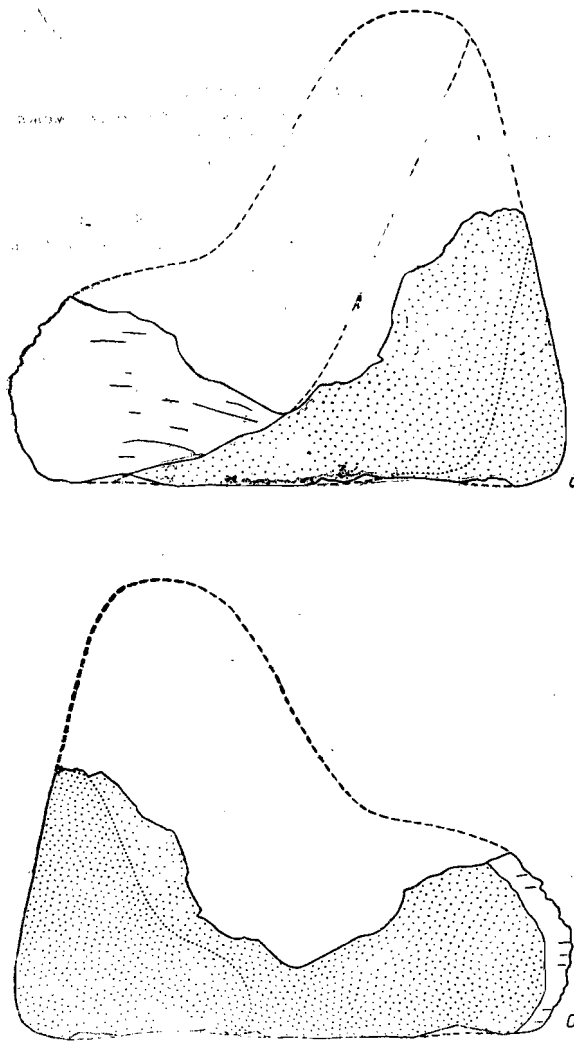



Рис. 149. Бранхиальная пластинка *Psammolepis alata*.

Pi 260, × 1/3. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Р. Пиуза, Йыксн; гаудские слои.

Длина (неполная) левой бранхиальной пластинки Pi 259 (рис. 148*б*) 14, ширина 19,8 см, $l : w \sim 0{,}9$, толщина у переднего излома 7, у краев 1—2 мм. В поперечном направлении пластинка выпукла дорзально (до 2 см). Латеральный край немного выпуклый, задний вогнут, угол между ними (по прямой линии) 83°. Внутренний край около переднего излома выпуклый, дальше слегка вогнут, в задней части снова выпуклый.

Бранхиальная пластинка Pi 260 (рис. 149) была близка по форме к описанным выше, судя по линиям нарастания. Ширина 21,7, длина 10,8 см, $l : w \sim 0{,}8$. Угол между латеральным и задним краями 77°. Часто встре-

чаются сливающиеся по 2—4 кожные зубы, образующие продольные ряды.

Бранхиальная пластинка ПИН, № 2443/15 — крупный обломок латеральной части толщиной до 11 мм. Латеральный и задний края образуют угол в 75°. Наружный угол закруглен. Пластинка равномерно изогнута поперечно. Кожные зубы округлые в передней части вентральной стороны (табл. XVLI, фиг. 3), к заднему краю и наружному углу вытягиваются поперечно; их до 32 на 1 см в средней части, 17 — у переднего конца, 18 — у заднего.

Описанные пластинки несколько отличаются друг от друга. Форма и размеры сходные: ширина 19—21,7 см, $l:w$ у голотипа 1,2, у других 0,8—0,9. Экземпляры из Латвии (Pi 258, ПИН, 2443/15) массивнее, толщиной 9—11 мм, экземпляры из Эстонии — 5,5—7 мм. Латеральный и задний края в общем прямолинейные, угол между задним краем и границей свободной части на дорзальной стороне 60—69°. Кожные зубы разной величины, у № 2443/15 они мельче (в медиальной части на дорзальной стороне 28, на вентральной 32 на 1 см), у Pi 173 и 259 крупнее (на дорзальной стороне 16—18, на вентральной 18—24 на 1 см). Форма кожных зубов разная, преобладают круглые. Зубчики длиннее в латеральной части пластинок, где между крупными часто встречаются мелкие кожные зубы. Нередко кожные зубы сливаются по 2—4.

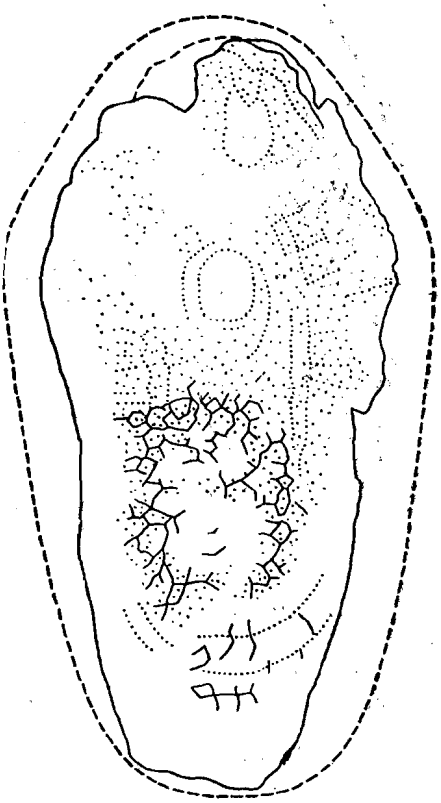
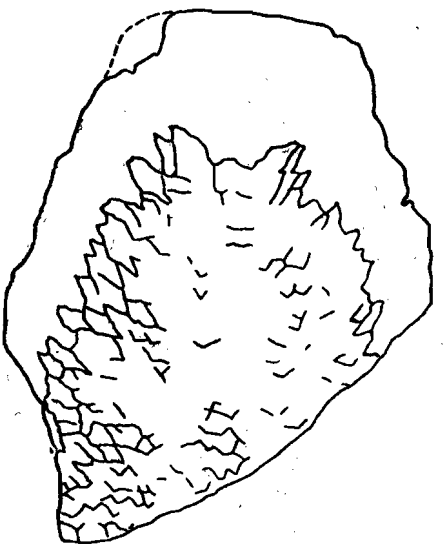


Рис. 150. Вентральная пластинка *Psammolepis alata*.
Pi 172. × 1/2. Р. Пиуза. Йыкси; гаудйские слои.

Вентральная пластинка (Pi 172, рис. 150) почти полная и очень узкая, с окатанными краями такой же толщины, как и средняя часть. Длина 19,5 см; впереди она шире (до 9,1 см), кзади суживается до 3 см; толщина 4—5 мм, $l:w \sim 1{,}9$. Пластинка выпуклая в передней (до 1,2 см), более плоская в задней части. Центр роста на границе первой трети длины. Около него пластинка стерта и покрыта массивной губчатой тканью. Дальше кпереди пластинка тоже несколько стерта, а позади центра роста покрыта тессерами. Тессеры мелкие (диаметр ~6 мм), многоугольные или квадратные, границы очень неясные — едва заметные борозды. Часть тессер отпала. Возле центра роста и латерального края слабо заметные линии нарастания. Задняя часть пластинки лишена кожных зубов и была покрыта тессерами, судя по неровной поверхности. Здесь есть следы дугообразных линий нарастания в виде неглубоких борозд. Кожные зубы (табл. XLVIII, фиг. 2) мелкие в середине (18—22 на 1 см), крупные около краев (14—15 на 1 см), куполовидные, с гладкими верхушками, округлые, иногда неправиль-

ные; в середине они более редкие и с более длинными зубчиками, на периферии частые, с совсем короткими зубчиками; между крупными кожными зубами мелкие, особенно в центре. В сравнении с кожными зубами бранхиальных пластинок они крупнее, выше, с более короткими зубчиками. Очень хорошо сохранилась скульптура на фрагменте (табл. XLVIII, фиг. 3) — крупные, расположенные неправильными диагональными рядами кожные зубы числом 13—22 на 1 см.



Фрагмент передней части дорзальной пластинки (Pi 257, рис. 151) длиной 14,3, шириной 11 см; толщина у заднего излома 5, около краев 1—2 мм. Выпуклость дорзально небольшая (7 мм). Передний край узкий и прямой. Извилистые боковые края образуют с ним угол в 113°. Центр роста, вероятно, чуть позади заднего излома. Кайма без кожных зубов широкая (до 4 см). Остальную поверхность покрывают мелкие тессеры, квадратные в середине и ромбические на периферии, диаметром 3—7 мм. Границы между ними плохо

Рис. 151. Дорзальная пластинка *Psammolepis alata*, передняя часть.

Pi 257, × 1/2. Р. Брасла, обнажение выше электростанции; гаудские слои.

заметны, только в краевой части тессеры разделены неглубокими бороздками. Кожные зубы (табл. XLVII, фиг. 2) значительно мельче, чем на вентральной пластинке, их 24—26 на 1 см. Они куполовидные, с короткими, иногда более длинными зубчиками, расположены рядами, в общем параллельными краям тессер. Внутренняя поверхность почти гладкая.

Правая половина дорзальной пластинки из Литвы (колл. Геол. ин-та, Вильнюс, № 5-1213; рис. 152) имеет длину 17, ширину 9,5 см, толщину 1,5—4 мм. Все края обломаны, но пластинка несомненно была в задней части шире и имела, по-видимому, широкие края без кожных зубов. Вся пластинка была покрыта тессерами диаметром 5—9,5 мм. Кожных зубов в центре (табл. XLIX, фиг. 1*а*) 19—24, по краям (табл. XLIX, фиг. 1*б*) 20—26 на 1 см.

Коньковая чешуя Pi 293 (рис. 153*а*, *б*), вероятно, дорзальная, совсем нестертая. Длина 5,6, ширина 2 см. Передняя часть выпуклая (5 мм), задняя почти плоская. На переднем крае полоска без кожных зубов. Кожные зубы спереди довольно плоские, округлые, с гладкой верхушкой и короткими зубчиками или неправильные, с направленными назад верхушками, их 16—18 на 1 см в продольном ряду; сзади они удлиненные (0,7—1 мм). Между крупными кожными зубами часты мелкие. На внутренней стороне кожные зубы мельче, с направленными назад острыми верхушками.

Коньковая чешуя Pi 182 (рис. 153*в*—*д*) вентральная. Длина при обломанном переднем крае 5,5, ширина 1,5 см. В передней части она сильно выпукла (9 мм), задний острый кончик стерт и покрыт массивной губчатой тканью с обеих сторон. Кожные зубы (табл. XLIX, фиг. 2)

удлиненные (12—13 на 1 см), сверху гладкие, зубчики очень короткие. Между крупными довольно часты мелкие кожные зубы.

Сравнение. *Psl. alata* отличается от *Psl. paradoxa* и *Psl. venyukovi*, вместе с которыми она встречается в гауйском горизонте, меньшей величиной и формой пластинок. Ее бранхиальная пластинка близка по размерам к бранхиальной пластинке *Psl. heteraster*, но она толще, угол между ее латеральным и задним краями больше, а между последним и границей свободной части меньше, спереди пластинка у́же. Последние признаки отличают *Psl. alata* также от *Psl. paradoxa* и *Psl. venyukovi*. Вентральная пластинка значительно у́же, чем у *Psl. paradoxa*, передняя часть

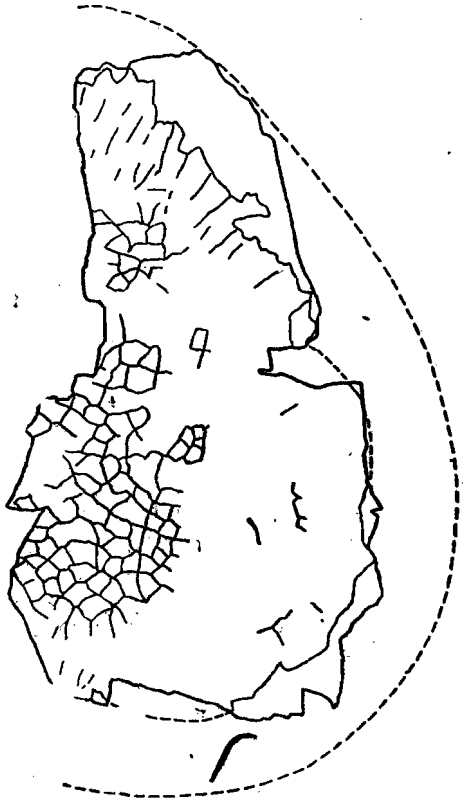


Рис. 152. Дорзальная пластинка *Psammolepis alata*, правая половина.
ГИ Вильнюс, № 5—1213. × 1/2. Шяшупис; швянтойский горизонт

дорзальной тоже гораздо у́же, чем у *Psl. paradoxa* и *Psl. venyukovi*, вырезка на переднем крае отсутствует. По форме дорзальная пластинка *Psl. alata* сходна с таковой у *Psl. paradoxa*, но значительно меньше и полностью покрыта тессерами, которые в сравнении с *Psl. paradoxa* и *Psl. venyukovi* мельче, с менее ясно выраженными границами. Кожные зубы сближают ее с *Psl. undulata* и

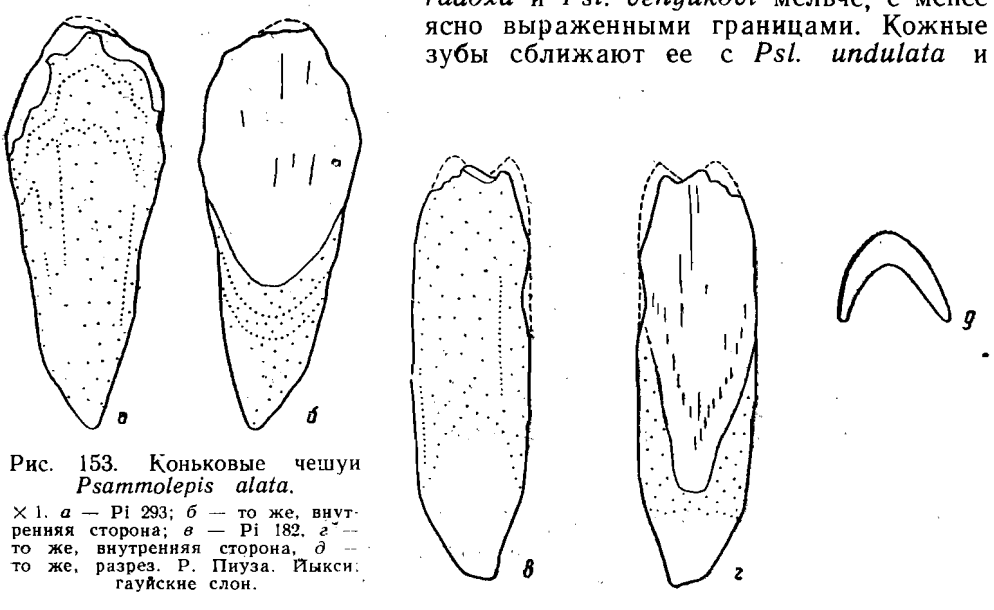



Рис. 153. Коньковые чешуи *Psammolepis alata*.
× 1. *а* — Pi 293; *б* — то же, внутренняя сторона; *в* — Pi 182, *г* — то же, внутренняя сторона, *д* — то же, разрез. Р. Пиуза. Йыкси; гауйские слои.

*Psl. paradoxa*, они отличаются меньшими размерами, более гладкими верхушками и частично более короткими зубчиками. Они менее плоские, чем у *Psl. undulata*.

## *Psammolepis heteraster* Gross, 1930

Табл. L, фиг. 1, 2; рис. 154

1930. *Psammolepis heteraster* n. sp. — Gross, стр. 7, 14; табл. I, фиг. 2.
1933a. *Psammolepis heteraster* Gross — Gross, стр. 8; табл. I, фиг. 2.

Происхождение названия: heteros — другой, разный, asteron — звезда (греч.), по разнообразной величине и форме кожных зубов.

Голотип. Обломок бранхиальной пластинки, оригинал В. Гросса, 1933 (табл. I, фиг. 2), Геологический музей университета, Берлин. Нижнее течение р. Гауи, Латвия (точнее местонахождение не указано); верхний девон, гауйские слои.

Диагноз. Бранхиальная пластинка тонкая, с прямыми латеральным и задним краями, угол между которыми 52°. Кожные зубы разнообразные, их 18—26 на 1 см; дорзально они неправильные или веерообразные, плоские, сверху гладкие, тесно посаженные, с короткими зубчиками, часто сливаются в короткие валики; на вентральной стороне они сидят не так часто и сливаются редко, круглые или поперечно вытянутые, более высокие, между крупными часто попадаются мелкие. Иногда чередуются ряды крупных и мелких кожных зубов.

Геологический возраст и распространение. Верхняя часть гауйских слоев верхнего девона. Нижнее течение р. Гауи в Латвии и р. Пиуза в Эстонии (Йыкси).

История изучения. В 1930 г. В. Гросс дал характеристику скульптуры и заднего края бранхиальной пластинки, а в 1933 г. — фотографию голотипа и дополнительные сведения прежде всего о скульптуре. Он сомневается, не встречается ли толстый и совершенно прямой задний край бранхиальной пластинки иногда также и у *Psl. paradoxa*.

Описание. Pi 171 (рис. 154) дает представление о скульптуре, форме и величине бранхиальной пластинки этого вида. Края ее местами обломаны. Длина почти плоской пластинки в сохранившейся части 14,8, ширина 20 см, $l : w \sim 0{,}8$. Пластинка тоньше фрагментов с. р. Гауи.

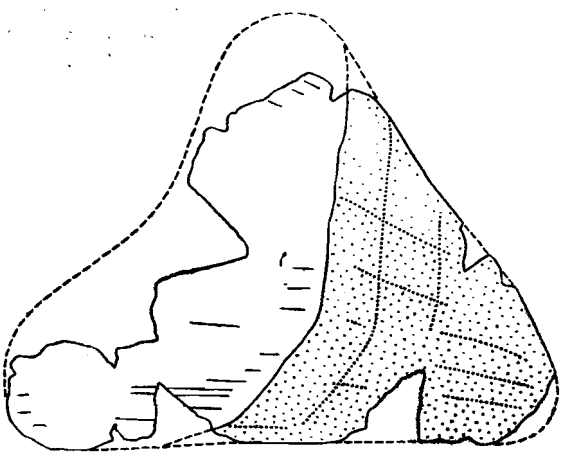


Рис. 154. Бранхиальная пластинка *Psammolepis heteraster*.
Pi 171, × 1/3. Р. Пиуза, Йыкси; гауйские слои.

Толщина в середине 5, у краев 0,5—1,5 мм. Латеральный край очень слабо вогнут в передней и слегка выпуклый в задней части; задний край более или менее прямой. Угол между краями 52°. Лате-

ральный край в середине немного стерт. Граница между латеральной и медиальной частями угловата и образует с задним краем в передней части угол в 81°, а в задней части — 50°. Линии нарастания на дорзальной стороне выражены хорошо и повторяют форму границы свободной части. Медиальная часть около заднего края грубо бороздчата. Кожные зубы сохранились главным образом в передней части пластинки. На дорзальной стороне (табл. L, фиг. 1*а*) они крупнее (20—24 на 1 см), плоские, тесно посаженные, неправильные, реже веерообразные, сверху гладкие, с короткими зубчиками (длиннее с медиальной стороны), часто сливаются по 2—6 в короткие валики, образующие продольные ряды, параллельные линиям нарастания и направленные под очень острым углом к латеральному краю. Около границы медиальной части кожные зубы мельче (24—26 на 1 см), веерообразные, плоские, гладкие, с очень короткими зубчиками, редко сливающиеся по два. На вентральной стороне (табл. L, фиг. 1*б*) кожные зубы круглые или поперечно вытянутые, только у латерального края сливающиеся по 2—3, менее плоские, реже расположенные, 18—22 на 1 см; зубчики продолжаются в виде нерезких ребрышек на куполе зуба; между крупными встречаются очень мелкие кожные зубы, иногда образующие с крупными чередующиеся ряды.

Благодаря любезности В. Гросса у нас имеется фотография скульптуры дорзальной стороны голотипа. Кожные зубы (табл. L, фиг. 2) расположены реже, особенно у латерального угла, и имеют сравнительно длинные зубчики. По сравнению с голотипом кожные зубы Pi 171 образуют менее ясные извилистые ряды.

Сравнение. Бранхиальная пластинка *Psl. heteraster* близка по форме к бранхиальным пластинкам *Psl. alata* и *Psl. undulata*. Кожные зубы ее несколько напоминают скульптуру *Psl. undulata*, но отличаются бо́льшим разнообразием. От *Psl. venyukovi* и *Psl. paradoxa* имеются ясные отличия в форме пластинки, но кожные зубы этих видов иногда довольно сходны с описанными.

## *Psammolepis venyukovi* Obruchev, n. sp.

Табл. LI, фиг. 1, 2; табл. LII, фиг. 1—3; табл. LIII, фиг. 1—3; табл. LIV, фиг. 1, 2; табл. LV, фиг. 1; рис. 155—165

1957. *Psammolepis venyukovi* (Obrutchev) — Heintz, рис. 1*с* (реконструкция).
1958. *Psammolepis* — Mark, рис. 29.
1961. *Psammolepis* — Mark, рис. 1.
1961. *Psammolepis venyukovi* — Tarlo, рис. 86.

Происхождение названия: в память П. Н. Венюкова, классические работы которого послужили основой для исследования Главного девонского поля.

Голотип. Левая бранхиальная пластинка (рис. 155; табл. LI, фиг. 1*а*, *б*), колл. Э. Марк и В. Паульманн, 1953, ГМ АНЭ, Pi 240; Йыкси на р. Пиуза, Эстония; верхний девон, гаудские слои.

Диагноз. Вид средней величины. Бранхиальная пластинка относительно узкая, с выпуклым латеральным и вогнутым задним краями. Вентральная пластинка без тессер. Дорзальная пластинка с неглубокой вырезкой на переднем крае; центр роста отодвинут от середины к этому краю. Тессеры квадратные или многоугольные, в краевой части более крупные. Ростральная пластинка сравнительно широкая. Посторбитальная довольно крупная и широкая в задней части. Кожные зубы круг-

лые, многоугольные, пирамидальные, с короткими зубчиками и резкими ребрышками; между крупными кожными зубами часты мелкие.

Геологический возраст и распространение. Верхний девон, гауйские слои Эстонии (типовое местонахождение) и аматские слои Ленинградской области (р. Оредеж, Ям-Тесово).

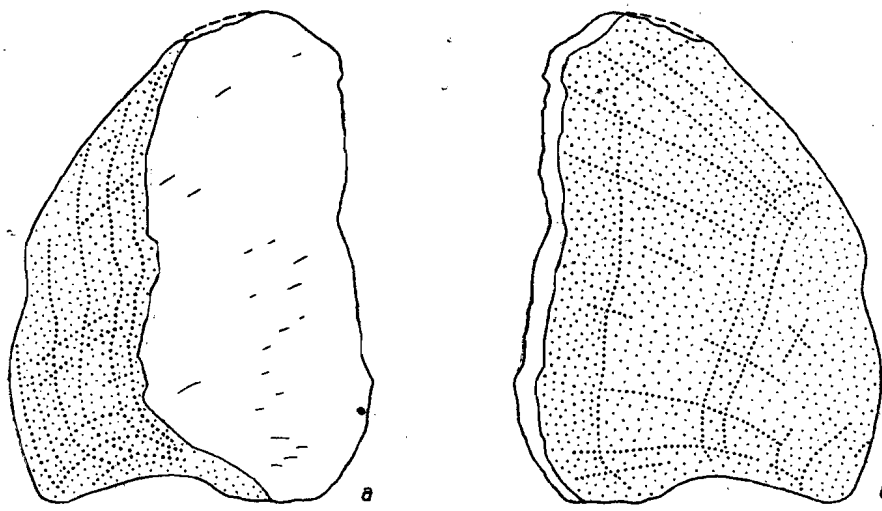



Рис. 155. Бранхиальная пластинка *Psammolepis venyukovi*.
Pi 240 (голотип), × 1/4. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Р. Пяуза, Йыкси; гауйские слои.

Описание. Голотип — левая бранхиальная пластинка (Pi 240, рис. 155), имеет длину 26,8, ширину 18,8 см, $l : w = 1{,}5$; толщина в середине и в медиальной части наружного края 4—5 мм, а в латеральной и у других краев 1—2 мм. Задняя часть пластинки выпуклая (до 2,6 см), передняя почти плоская (6 мм). Наружный угол закруглен. Латеральный край в передней части слабо, а в задней сильно выпуклый. Задний край вогнутый. Массивная губчатая ткань отсутствует; края только местами чуть стерты. Внутренний край почти прямой. На дорзальной стороне ширина поверхности со скульптурой 7,8 см. Граница между свободной и бороздчатой медиальной поверхностями слегка извилистая; недалеко от заднего края она поворачивает медиально почти параллельно краю. Угол этой границы с задним краем (по прямой линии) 90°. Линии нарастания хорошо выражены около границы кожных зубов и параллельны ей. На поверхности без кожных зубов много валиков, на медиальном конце которых находятся отверстия сосудов. Кожные зубы средней величины: на дорзальной стороне их у наружного угла 18—19, около границы кожных зубов 20—22, у переднего угла 17—18 на 1 см; на вентральной стороне они мельче — 24—25 на 1 см, только около наружного края в передней части крупнее. Кожные зубы (табл. LI, фиг. 1*а*) пирамидальные, у основания круглые или прямоугольные, их зубчики, продолжающиеся в виде острых ребрышек до верхушки зуба, короткие. У более крупных кожных зубов зубчики иногда разветвляются на две короткие ветви. Между большими кожными зубами, особенно там, где они имеют более крупные размеры (в латеральной части пластинки) встречаются очень мелкие, несколько асимметричные кожные зубы диаметром 0,1—0,2 мм, с 5—6 зубчиками,

особенно часто на вентральной стороне фрагмента ПИН, № 220/528 (табл. LI, фиг. 2). На пластинке много вторичных кожных зубов, сидящих группами на первичных (табл. LI, фиг. 1*б*).

Особого внимания заслуживает Pi 239 (рис. 156), к дорзальной стороне которой приросла посторбитальная пластинка. Длина бранхиальной пластинки 24, ширина 17,3 см. Латерально она толще Pi 240 — 5 мм, в передней части уже; задний край в результате прижизненных повреждений волнистый (табл. LII, фиг. 1а) и, как и наружный край, покрыт вторичными кожными зубами, особенно около глубокой раны на вентральной стороне у переднего угла (табл. LII, фиг. 1*б*). Покрыт вторичными кожными зубами также и дистальный край посторбитальной пластинки. На вентральной стороне ясно выражены линии нарастания и перекрещивающиеся с ними валики, расходящиеся от наружного угла; на точках пересечения сидят группами вторичные кожные зубы.

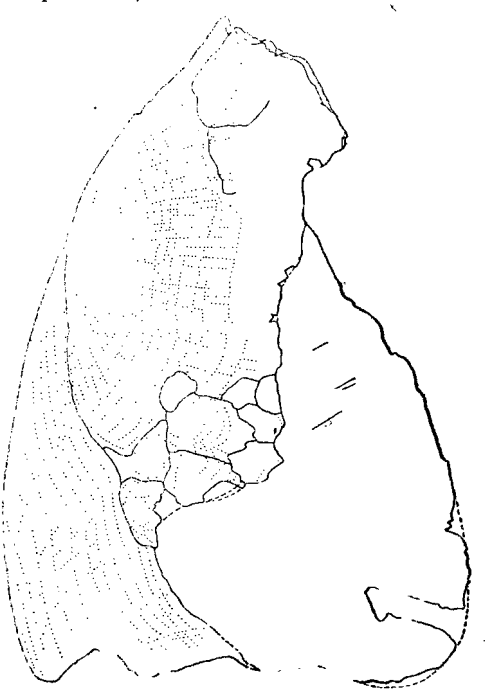


Рис. 156. Бранхиальная и посторбитальная пластинки *Psammolepis venyukovi*.
Pi 239. × 1/3. Р. Пиуза, Йыкси; гаудйские слои.

Посторбитальная пластинка (рис. 157), образующая угол в 39° с бранхиальной, имеет длину 19,4, ширину 10 см и толщину 3 мм. Ее выпуклый латеральный край проходит в задней части по границе кожных зубов на бранхиальной пластинке, а затем, повернув медиально и загнувшись вниз, проходит параллельно к латеральному краю ее. Загнутая передняя часть латерального края утолщена и покрыта массивной губчатой тканью. На медиаль-

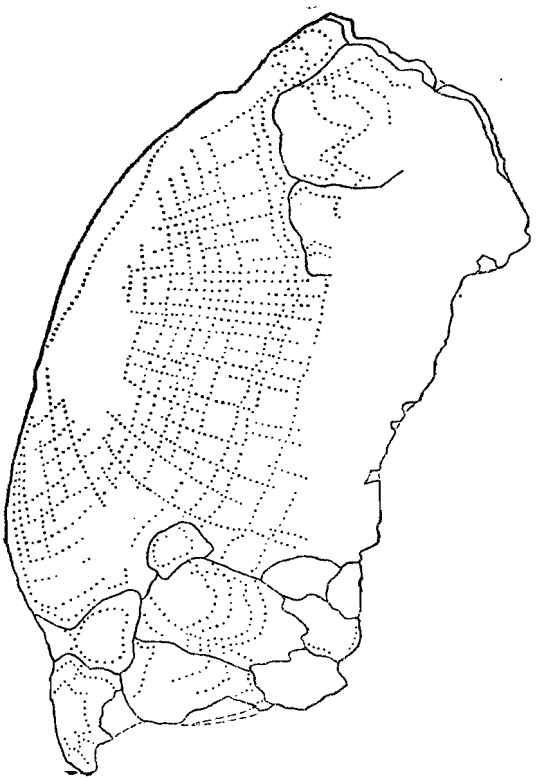


Рис. 157. Посторбитальная пластинка *Psammolepis venyukovi*.
Pi 239, × 1/2. Р. Пиуза, Йыкси; гаудйские слои.

ном крае узкая каемка без кожных зубов, шириной 3 мм, на которую налегали тессеры. Латеральная часть пластинки поперечно слегка вогнута. Центр роста на месте пересечения латерального края с латеральным краем бранхиальной пластинки. От центра роста расходятся почти прямые, а около заднего края дугообразные борозды. Около медиального края ряд асимметричных тессер, частью очень крупных, диаметром 1—4,3 см. Отверстия сосудов на внутренней поверхности находятся на концах тонких трубочек длиной 5 мм.

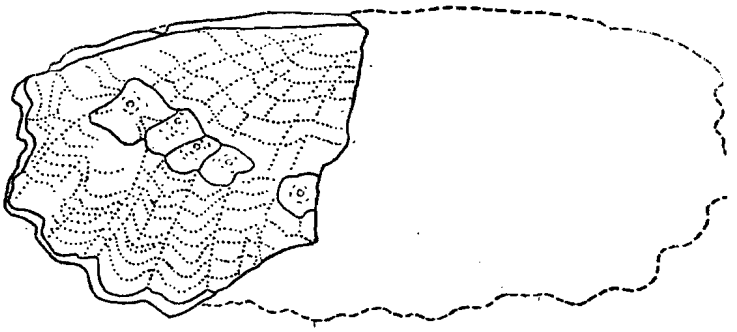


Рис. 158. Ростральная пластинка *Psammolepis venyukovi*.
Pi 186, × 1/2. Р. Пиуза, Йыкси; гауйские слои.

От ростральной пластинки (Pi 186, табл. LIII, фиг. 1*а*, *б*; рис. 158) сохранилась только неполная левая половина длиной 7,8, шириной 9,3 см, толщиной в середине 5, на переднем крае 0,5—1 мм, на боковом и заднем 2—3. Полная ширина ~19 см, $l : w = 0{,}4$. Пластинка продольно немного вогнута — 4 мм. Почти прямой передний край в медиальной части загнут вниз под углом в 60°. Боковой и задний края волнисты и окаймлены узкой полоской без скульптуры. Центр роста недалеко от переднего правого угла фрагмента. Около него хорошо выраженные линии нарастания. В средней части пластинки от переднего латерального угла параллельно линиям нарастания идет дугообразно прерывистый ряд асимметричных тессер. На обломке их 5, диаметром 0,5—1,5 см. Позади ряда тессер линии нарастания повторяют форму его заднего края. От контактов между тессерами идут к заднему краю радиальные борозды. Кожные зубы такие же, как на других пластинках, мелкие между крупными встречаются редко. На внутренней поверхности (табл. LIII, фиг. 1*б*) базальный слой отсутствует и обнажена губчатая ткань.

Дорзальная пластинка Pi 236 (рис. 159) частью обломанная, имеет более или менее овальную форму. Задняя часть шире передней. Длина 24,5, ширина 20,3 см, толщина 2—4 мм, $l : w = 1{,}2$. Передняя четверть почти плоская, дальше пластинка выпуклая (до 2,5 см). На переднем крае неглубокая вырезка шириной 11 см. Края волнистые и несут узкую полоску без скульптуры (2—8 мм). Центр роста на первой трети длины (в 2,7 см от переднего излома). Линии нарастания около него показывают, что пластинка на ранних стадиях роста была удлиненная, передняя часть шире задней. Судя по положению центра роста, наиболее интенсивным рост был в задней части. Пластинка покрыта тессерами, кроме небольшой области около центра роста и впереди от него, где кожные зубы образуют концентрические ряды. Несколько полосок без тессер со слабо выраженными линиями нарастания имеется также около передней части боковых краев. Сзади и левее

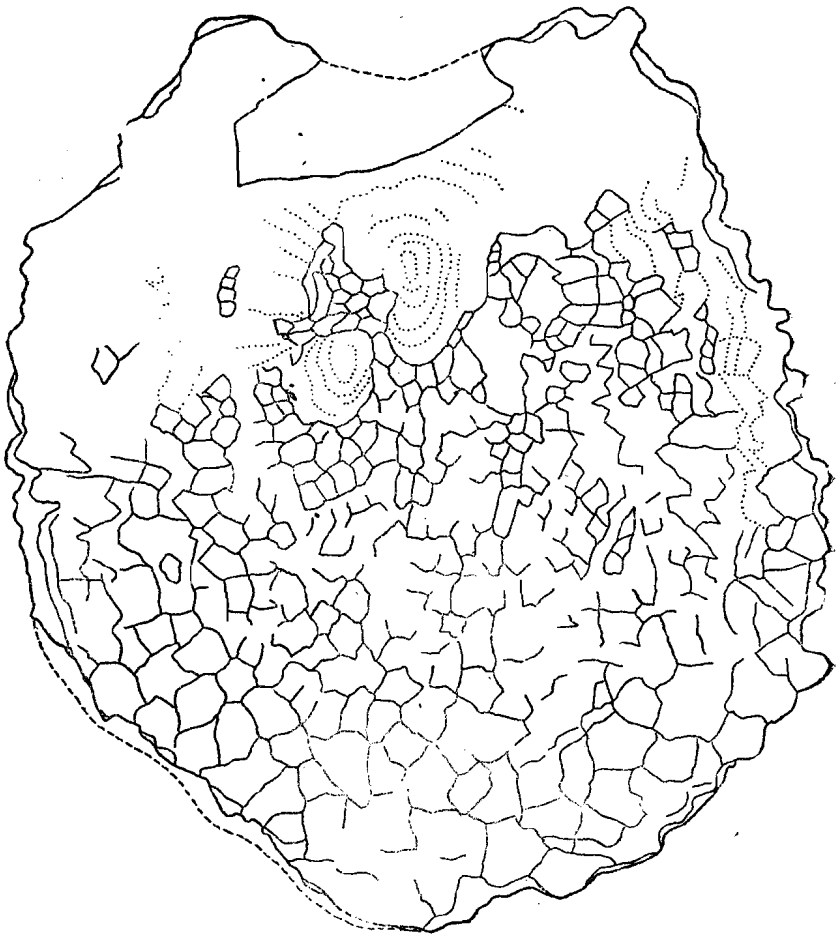


Рис. 159. Дорзальная пластинка *Psammolepis venyukovi*.
Pi 236; × 1/2. Р. Пиуза, Йыкси; гауйские слои.

центра роста находится небольшая поверхность без тессер, где кожные зубы имеют такое же концентрическое расположение, как у центра роста. Таким образом, передняя часть дорзальной пластинки покрывалась тессерами неравномерно. Границы между тессерами нечеткие, и их форма видна только местами, главным образом около краев. В средней части тессеры небольшие, 4—6-угольные или удлиненные; их длина 0,6—1, ширина 0,5—0,7 см. В середине тессер кожные зубы крупнее, на краях мельче; они располагаются рядами, параллельными краям тессер. Около краев пластинки тессеры крупнее; диаметром 1,5—1,9 см, квадратные и 5—6-угольные, реже удлиненные, более крупные кожные зубы около заднего угла. Исключение составляют тессеры в передней части боковых краев — кожные зубы располагаются на них так же, как на мелких тессерах. Кожные зубы такие же, как на бранхиальных пластинках, только их ребрышки выражены менее резко. Кожных зубов 20—22 на 1 см. Центральное утолщение на внутренней поверхности спереди уже (5 мм), сзади шире (1 см); длина 7 см.

Pi 237 (рис. 160*а*) имеет хорошо сохранившуюся скульптуру и тессеры. Центр роста в 5,8 см от переднего края, окружен концентриче-

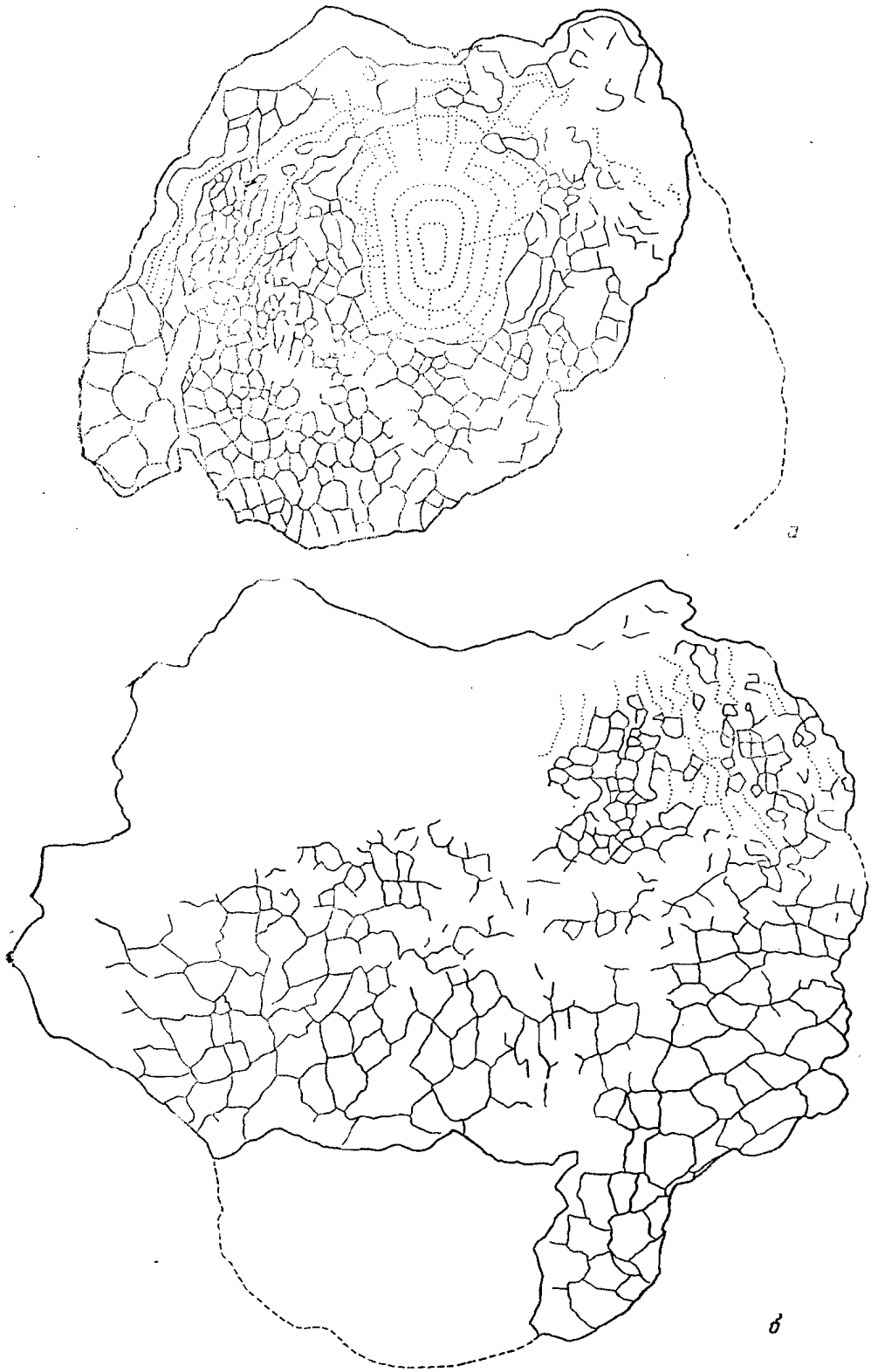



Рис. 160. Дорзальные пластинки *Psammolepis venyukovi*.
× 1/2. *а* — Pi 237 (передняя часть); *б* — Pi 180, Р. Пиуза, Йыкси; гауйские слои.

скими линиями нарастания, показывающими форму пластинки на ранних стадиях роста (табл. LII, фиг. 2). Пластинка плоская, только в задней части более выпуклая. Полоска без кожных зубов имеет ширину до 1,5 см. Тессеры в средней части квадратные, реже многоугольные или почти круглые, в их центральной части кожные зубы крупнее и часто покрыты группами вторичных кожных зубов. Тессеры крупнее около заднего излома (диаметр 9 мм), мельче сбоку (диаметр 4—6 мм). У левого края тессеры крупные, диаметром 1,3—2 см, многоугольные или почти круглые, более крупные кожные зубы в середине или около медиального края. В краевой части пластинки между крупными кожными зубами встречаются мелкие.

Pi 238 имеет позади центра роста, на самом выпуклом месте, повреждение в виде удлиненного углубления длиной 1,7 см и глубиной 4 мм (табл. LII, фиг. 3*а*), выполаживающееся латерально. Повреждение нанесено, вероятно, зубом кистеперой рыбы. На внутренней поверхности (табл. LII, фиг. 3*б*) кость от сильного удара проломилась и образовались отверстие и осколки.

Pi 180 (рис. 160*б*) шире (24,8 см), задняя четверть значительно уже и выпуклее (вышина 5 см), $l : w = 1{,}1$. Границы между тессерами в задней части пластинки более четкие (табл. LIV, фиг. 1*а*), особенно около края, где тессеры разделены неглубокими бороздами. Во многих местах на тессерах сидят большими группами вторичные кожные зубы (табл. LIV, фиг. 1*б*). Нормальные кожные зубы редко пирамидальные, обычно сверху сглаженные. Мелкие кожные зубы между ними относительно редки.

Тессеры на ПИН, № 220/405 (табл. LIV, фиг. 2) имеют 2—6 мм в диаметре. Центральный кожный зуб в 1,5—2 раза больше остальных, обычно ближе к одному краю; другие образуют концентрические ряды, мало заметные, потому что кожные зубы довольно правильно звездчатые и только во внутренних рядах слегка бобовидные. Зубчики развиты хорошо, ребрышки обычно слабо заметны. Диаметр их около 0,5 мм. В бороздах между тессерами есть мелкие неправильные кожные зубы.

К вентральной пластинке принадлежит, вероятно, обломок длиной в 12 см с частью края, одним концом своим достигающий, по-видимому, почти центра пластинки, где толщина его 12,5 мм (ПИН, № 220/398; табл. LV, фиг. 1*а*). Вдоль наружного края полоса шириной в 2 см лишена кожных зубов. Кожные зубы, числом 16—20 на 1 см, благодаря сильно развитым ребрышкам, достигающим часто вершинки зуба, имеют пирамидальную форму, нередко сильно сглаженную. В центральной зоне они вытягиваются радиально, образуя концентрические ряды, между которыми часты мелкие кожные зубы. Зубчики умеренной длины кажутся больше, так как продолжаются в виде ребрышек на стенках зубов. Во многих местах пластинки вторичные кожные зубы, в одиночку или группами, сидят на первичных или на их зубчиках. Отверстия каналов на нижней стороне идут по длине фрагмента, косо к наружному краю. На табл. LV, фиг. 1*б* изображен обломок этой пластинки с хорошо выраженными кожными зубами краевой части.

У коньковой чешуи Pi 453 (рис. 161*а*, *б*), длиной 5,9 и шириной 3,4 см, задний конец обломан. По реконструкции $l : w = 2$. Передний почти прямой край имеет неширокую полоску без скульптуры. Поперечно чешуя довольно плоская (выпуклость 5 мм). Половина внутренней поверхности покрыта скульптурой. Кожные зубы у переднего края круглые или асимметричные, к заднему концу их длина увеличивается. Длина дорзальной коньковой чешуи Pi 242 (рис. 161 *в*—*е*) 8,5, ширина около 2,7 см, $l : w = 3{,}1$. Чешуя крышеобразно выпукла. Из-

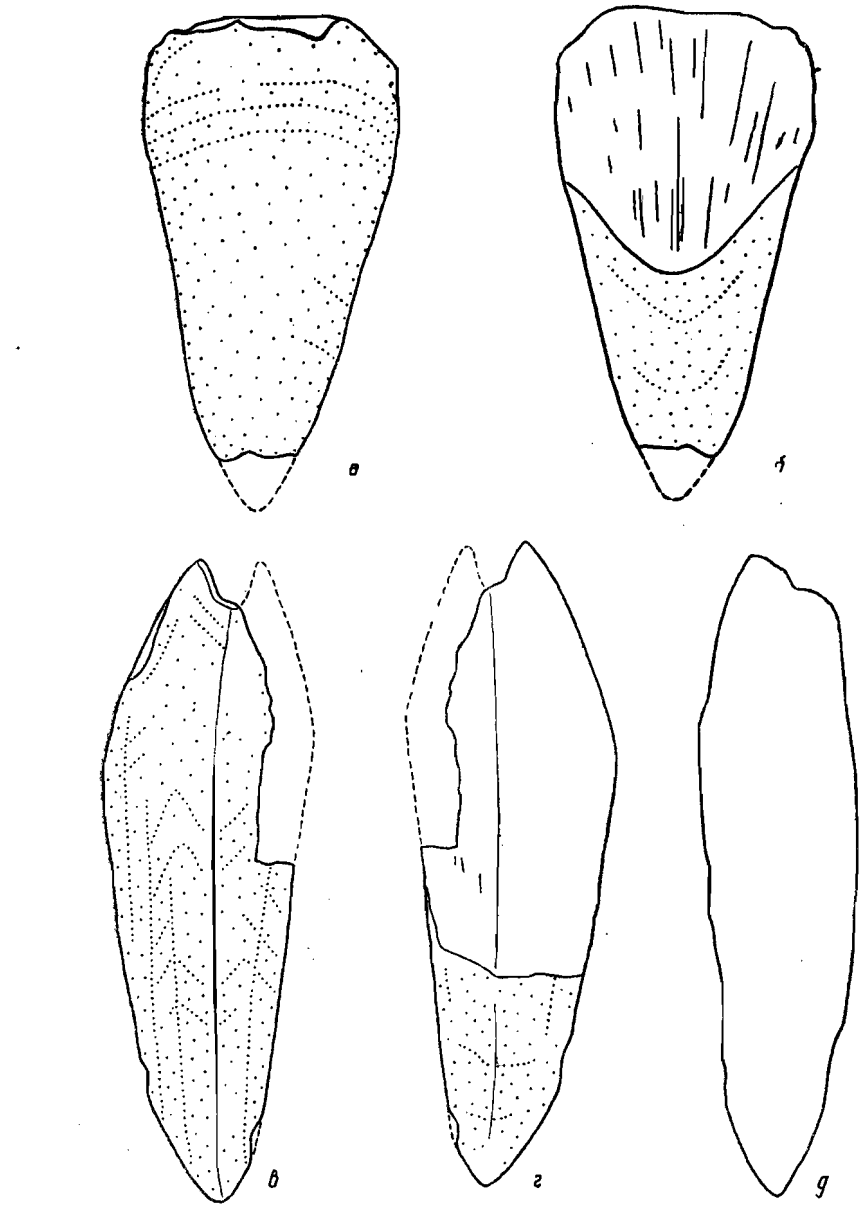



Рис. 161. Коньковые чешуи *Psammolepis venyukovi*.

× 1. *а* — Pi 453, *б* — то же, внутренняя сторона; *в* — Pi 242, *г* — то же, внутренняя сторона, *д* — то же, вид сбоку, *е* — то же, разрез. Р. Пиуза, Йыкси; гаудйские слои.

нутри задний кончик покрыт кожными зубами на длину 2,7 см. Pi 181 (рис. 162) имеет длину 8 см, ширину 3,1, $l : w = 2{,}5$. Передний край в середине вогнут, полоса без кожных зубов очень узкая. Линии нарастания, повторяющие форму переднего края, хорошо выражены. Задний кончик стерт, чешуя вентральная. Кожные зубы (табл. LIII, фиг. 2) удлиненные, крупнее в задней и мельче в передней части; длина их до

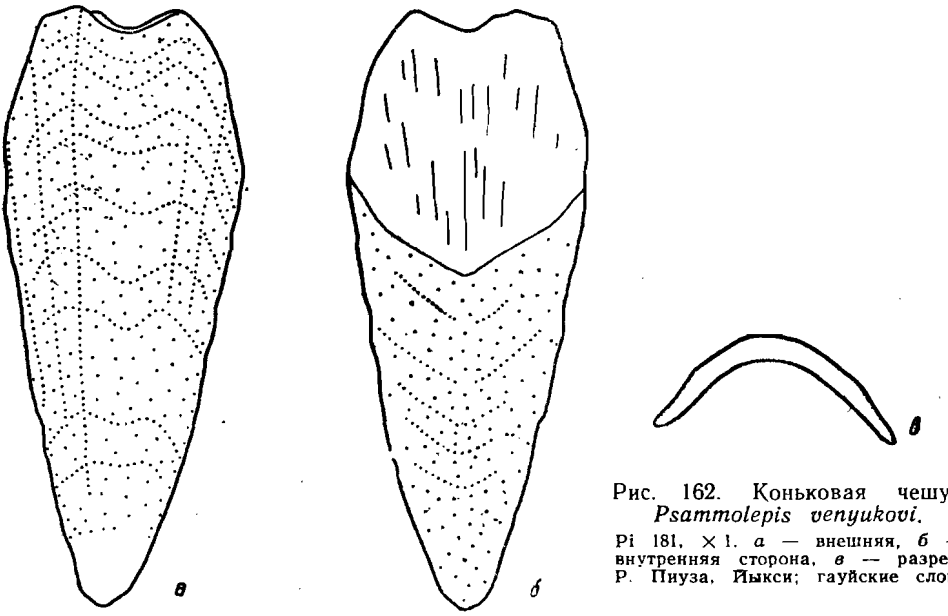
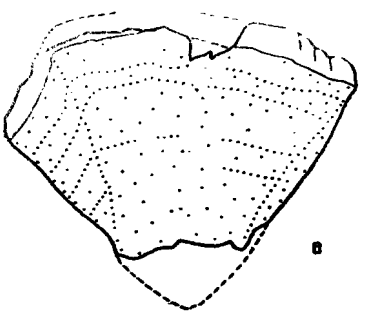


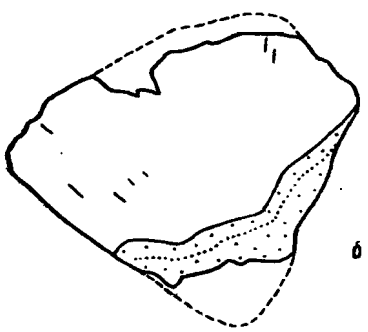
Рис. 162. Коньковая чешуя *Psammolepis venyukovi*.
Pi 181, × 1. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона, *в* — разрез. Р. Пиуза, Йыкси; гауйские слои.

1,8 мм; около переднего края они округлые. Между крупными встречаются мелкие кожные зубы.

Чешуя Pi 245 (рис. 163*а, б*; табл. LIII, фиг. 3) крупная и неправильно треугольная. Задний кончик обломан. Ширина 4,6, длина 2,9 см, толщина 2—4 мм. На переднем крае полоса без кожных зубов. Кожных зубов 16—18 на 1 см; их верхушки направлены назад. Между крупными кожными зубами часты мелкие. На внутренней стороне узкая полоса кожных зубов около заднего угла; они мельче и имеют очень острые, направленные назад верхушки. Ромбические чешуи Pi 243 (рис. 163*в*), длиной 1,8, шириной 2 см, толщиной 0,5—1 мм, и Pi 244 (рис. 163*г*), длиной 1,3, шириной 1,5 см, находились на задней части хвоста, тогда как более крупная чешуя — в передней.



Реконструкция дорзальной стороны *Psl. venyukovi* (рис. 164*б*) уточнена по сравнению с опубликованной А. Гейнцем (Heintz, 1957) и Э. Марк [1958



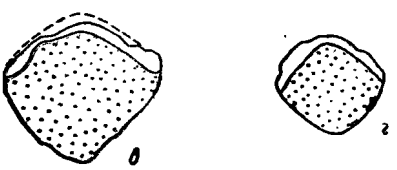
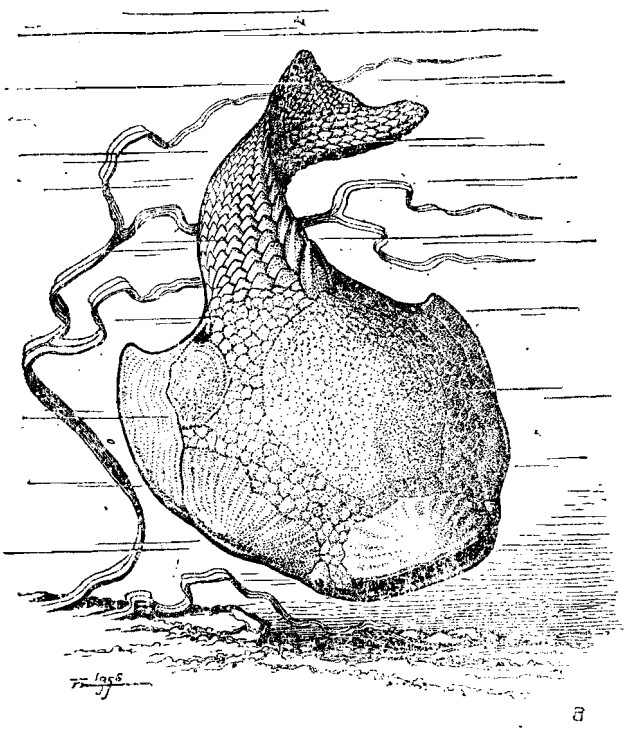
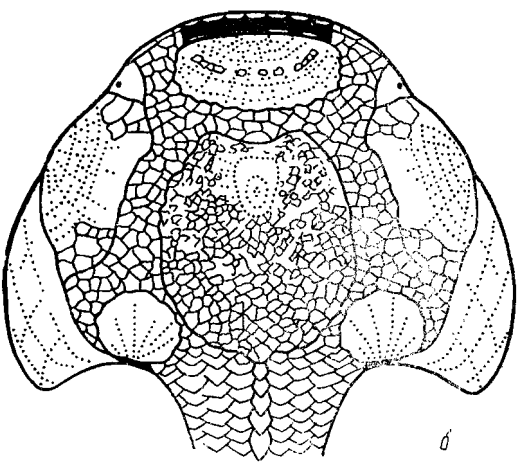


Рис. 163. Чешуи *Psammolepis venyukovi*.
× 1. *а* — Pi 245, *б* — то же, внутренняя сторона; *в* — Pi 243; *г* — Pi 244. Р. Пиуза, Йыкси; гауйские слои.



а



б

Рис. 164. *Psammolepis venyukovi*.
*а* — реконструкция [по Марк, 1958, рис. 29 (рисунок А. П. Быстрова)]; *б* — измененная реконструкция, дорзальная сторона, × 1/8.

(рис. 164*а* настоящей работы), 1961]. На ней показаны тессеры постральной и посторбитальной пластинок, изменены форма корнуальной и положение ее центра роста (по корнуальной пластинке *Psl. proia*). Сделана попытка дать реконструкцию дорзальной стороны молодой особи по линиям нарастания на пластинках (рис. 165).

Сравнение. По форме и величине дорзальной и особенно бранхиальной пластинки *Psl. venyukovi* весьма близка к *Psl. paradoxa*. Дорзальная пластинка отличается тем, что центр роста помещается значительно ближе к переднему краю. Форма и величина тессер и кожных зубов у обоих видов похожие, но кожные зубы *Psl. venyukovi* пирамидальные, с очень резкими ребрышками, а у *Psl. paradoxa*, наоборот, ребрышки слабо развиты и кожные зубы куполовидные. Кроме того, между крупными кожными зубами *Psl. venyukovi* часто встречаются мелкие. Когда кожные зубы этого вида стерты, их очень трудно отличить от кожных зубов *Psl. paradoxa*. По отсутствию тессер на вентральной пластинке *Psl. venyukovi* сильно отличается от *Psl. paradoxa*, а также от *Psl. proia*, *Psl. alata* и *Psl. undulata*, но плохая сохранность этой пластинки не позволяет сравнить ее с другими. От

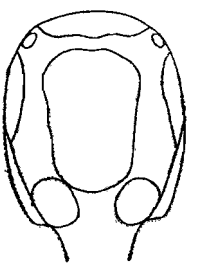


Рис. 165. Реконструкция молодой особи *Psammolepis venyukovi*.

других видов *Psammolepis* гауйских и аматских слоев *Psl. venyukovi* отличается строением дорзальной и бранхиальной пластинок значительно больше, чем от *Psl. paradoxa.*

## *Psammolepis undulata* (Agassiz, 1844)

Табл. LVI, фиг. 1, 2; табл. LVII, фиг. 1, 2; табл. LVIII, фиг. 1—3; табл. LIX, фиг. 1—3; табл. LX, фиг. 1—3; табл. LXI, фиг. 1; рис. 166—175

1840. *Placosteus undulatus* — Agassiz, стр. XXXIII (nomen nudum).
1844. *Psammosteus undulatus* Agassiz — Agassiz, стр. 106; табл. 31, фиг. 11, 12.
1845. *Placosteus undulatus* Agassiz — Agassiz, стр. 404.
1845. *Psammosteus undulatus* Agassiz — Agassiz, стр. 417.
1860. *Psammosteus undulatus* Agassiz — Eichwald, стр. 1517—1518 (pars).
1891a. *Psammosteus undulatus* Agassiz — Woodward, стр. 128.
1897. *Psammosteus tesselatus* n. sp. — Traquair, стр. 377; табл. XI, фиг. 1, 2.
? 1915. *Psammosteus arenatus* Agass. — Doss, стр. 77—78; табл. 2.
1930. *Psammosteus arenatus* Agassiz — Gross, стр. 13.
1930. *Psammosteus* sp. — Gross, стр. 13.
1933a. *Psammolepis undulata* Agass. — Gross, стр. 8—9; табл. I, фиг. 3 (?), 6.
? 1935. *Psammolepis undulata* — Gross, стр. 15; табл. III, фиг. 4.
1942. *Psammolepis undulata* Agass. — Gross, стр. 410; рис. 2A.
1958. *Psammolepis timanica* Obr. — Обручев, стр. 48 (nomen nudum).
1961. *Psammolepis undulata* (Agass.) — Tarlo, стр. 202—204; табл. VII, фиг. 4, 52; рис. 3d, 7a, b.

Происхождение названия: undulata — волнистая, по форме линий, образуемых кожными зубами.

Неотип. Фрагмент бранхиальной пластинки — оригинал Гросса (1933a, стр. 9; табл. I, фиг. 6, табл. LVI, фиг. 1 настоящей работы). Р. Гауя, Тюте (Ķuķe), Латвия; верхний девон, аматские слои.

Диагноз. Бранхиальная пластинка широкая и длинная ($l : w = 0{,}9$), довольно тонкая, отношение свободной части дорзальной стороны к медиальной равно 1,2. Центральная часть дорзальной пластинки покрыта тессерами, на периферии зона без тессер. Тессеры ромбические, квадратные и неправильные в центральной части пластинки, чешуеобразные и асимметричные в краевой. Кожные зубы округлые и многоугольные, сверху гладкие, обычно тесно расположенные, с короткими зубчиками, на бранхиальной пластинке иногда веерообразные или вытянутые; между крупными кожными зубами встречаются мелкие.

Геологический возраст и распространение. Аматские слои верхнего девона Латвии: кроме типового местонахождения, Карлумуйжа и обнажение в 1 км ниже моста Рижского шоссе на р. Амате; вероятно, Писковичи на р. Великой (Псковская обл.), Ям-Тесово на р. Оредеже (Ленингр. обл.), Вастселийна на руч. Мээкси, притоке р. Пиуза (Эстония); швянтойский горизонт Литвы: Армона — приток р. Швянтой; косминские слои Тимана: р. Цильма близ устья Рудянки: верхний красный песчаник (средний девон) Шотландии, Кингстеп, Нэрн.

История изучения. С *Psl. undulata* случилось то же, что и с остальными видами *Psammosteus*, установленными Агассисом, — описанный по мелким обломкам (два фрагмента бранхиальной пластинки) «из окрестностей Риги», он послужил причиной многочисленных ошибок, так как к нему относили много разных остатков, большинство которых принадлежит совсем другим видам. С другой стороны, остатки, описанные под разными другими названиями, может быть, относятся к нему, хотя пока еще это нельзя установить определенно.

Э. Эйхвальд (Eichwald, 1860, стр. 1517) относил к этому виду остатки разных форм, как явствует из списка местонахождений: 1) Кокнесе на Даугаве, то есть из снетогорских слоев, откуда известен только *Ps. maeandrinus*; 2) у Тори в Эстонии, то есть из пярнуского горизонта, откуда известны только *Schizosteus heterolepis* и *Sch. toriensis*; 3) у дер. Марьиной на Славянке, то есть из наровского горизонта, где найден только *Sch. splendens*.

А. С. Вудворду (Woodward, 1891a, стр. 128) описываемый вид не был известен и поэтому он поместил его только в список, наряду с сомнительными видами Мак-Коя.

Р. Траквер (Traquair, 1897) описал обломок пластинки без тессер из среднего девона Шотландии, Нэрн (Nairn), под названием *Psammosteus tesselatus*. Позже Л. Тарло (Tarlo, 1961) установил принадлежность этого обломка, а также дорзальной и вентральной пластинок из этого же местонахождения к *Psl. undulata*.

Один образец из Вастселийна, описанный И. А. Преображенским (1911, табл. II, фиг. 12) под названием *Dyptychosteus tessellatus* и изображенный А. С. Вудвордом (1895, рис. 1) и Ч. Истменом (Eastman, 1917, рис. 1) как *Psammosteus paradoxus*, В. Гроссом (Gross, 1933a, стр. 9; 1942, стр. 410) отнесен к *Psammolepis undulata*. Но сравнение с материалом из типового местонахождения показывает, что средние пластинки *Psl. undulata* имеют другую скульптуру и более крупные тессеры. Возможно, что названный образец принадлежит к *Ps. praecursor*.

Другой образец был определен О. Иекелем как «средний щит *Psammosteus arenatus*» и описан Б. Доссом (Doss, 1915, стр. 77—78) из окрестностей Цесиса, то есть из гауйских или аматских слоев. Эта пластинка имеет 18,5 см в длину, 15 см в ширину и в толщину 5,5—6 мм по средней линии, 1 мм у края; посередине продольное вдавление, которому на внутренней стороне соответствует выпуклость (Doss, 1915, стр. 77). На фотографии Досса (1915, табл. 2) видно, что пластинка несет мелкие тессеры неправильной формы. В. Гросс (1933a, стр. 9) и эту пластинку относит к *Psl. undulata*. Это, вероятно, задняя часть дорзальной пластинки *Psl. undulata* с тессерами, близкими по форме к тессерам *Psl. undulata* из Тюте.

И. Рогон (Rohon, 1899, стр. 14) упоминал *Ps. undulatus* из верхнего девона Тимана, р. Цильмы. Позже Д. В. Обручев (1958) отнес эти остатки к новому виду *Psl. timanica*.

В 1932 г. (стр. 175) Д. В. Обручев объединил под названием *Psammosteus undulatus* виды *Microlepis* и *Cheirolepis*, описанные Эйхвальдом со Славянки. Как указал В. Гросс (1933a, стр. 66), это неверно, так как *Psl. undulata* характерен для значительно более высоких слоев. В настоящее время эти виды Эйхвальда описываются под названием *Schizosteus splendens* (Eichwald).

В. Гросс (1933a, стр. 8—9) отнес к *Psl. undulata* обломки бранхиальных пластинок и фулькры из аматских слоев у Тюте на Гауе и, с вопросом, средние пластинки из других мест, описанные И. А. Преображенским и Б. Доссом (см. выше). Ввиду недостаточной точности изображений и указаний на местонахождение в работе Агассиса, а также неизвестности судьбы его оригиналов неотипом следует считать изображенный В. Гроссом (табл. I, фиг. 6) обломок бранхиальной пластинки.

В 1935 г. В. Гросс описал микроструктуру *Psl. undulata* (?) (стр. 15), а в 1942 г. — фрагмент средней пластинки с небольшими шестиугольными или неправильными тессерами.

Л. Тарло (Tarlo, 1961) описал средние пластинки вида.

Описание. Благодаря любезности В. Гросса приводится фотография скульптуры неотипа (табл. LVI, фиг. 1), на которой видна веерообразная или асимметричная форма тесно расположенных гладких кожных зубов с очень короткими зубчиками, более длинными у внешнего края пластинки. Местами кожные зубы сливаются по 2—3.

Левая бранхиальная пластинка (Pi 249, рис. 166) довольно широкая, с длинным основанием; длина 18,5, ширина 20,8 см, $l : w = 0{,}9$, толщина в середине 4—5 мм, у латерального и заднего краев 2—3, у внутреннего 1—2 мм. Из-за деформации выпуклость пластинки трудно установить. Наружный угол закруглен и слабо стерт вентрально. Латеральный край слегка выпуклый, задний вогнутый, оба мало стертые. Угол между ними 41°. Ширина поверхности со скульптурой на дорзальной стороне 11,2 см, а поверхности без скульптуры 9,6 см, $w_1 : w_2 = 1{,}2$. На вентральной стороне полоса без скульптуры узкая, 0,4—1,4 см. Граница свободной и медиальной части на дорзальной стороне немного выпуклая латерально и обра-

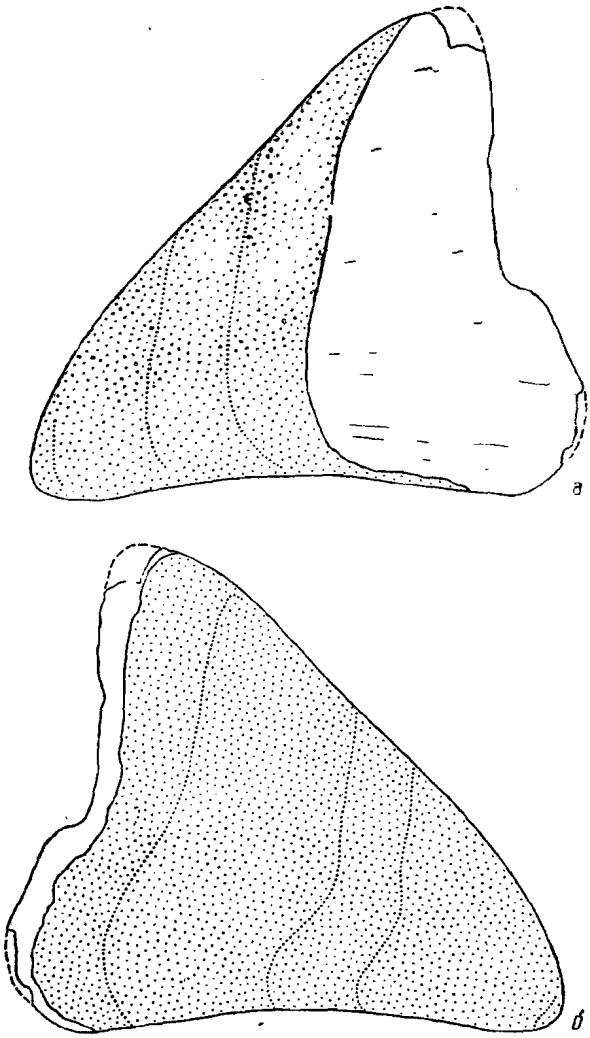
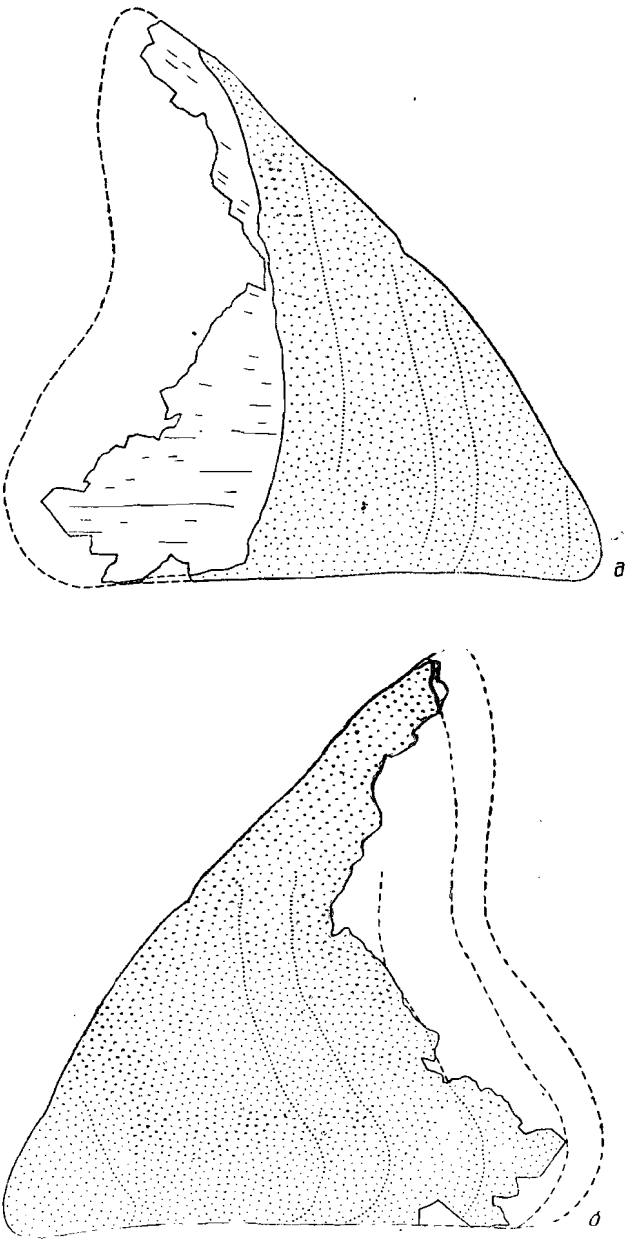



Рис. 166. Бранхиальная пластинка *Psammolepis undulata*. Pi 249, × 1/3. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Р. Гауя. Тюте: аматские слои.

зует с задним краем угол в 99°. У заднего края скульптура узкой полоской продолжается медиально. Линии нарастания выражены довольно четко. Некоторые из них показаны на рис. 166. Кожных зубов на дорзальной стороне 21—23 на 1 см, возле наружного угла они поперечно вытянуты; у переднего угла крупнее, 15—17 на 1 см. На вентральной стороне кожные зубы мельче, особенно у внутреннего края: 23—27 на 1 см; возле наружного угла они вытянуты, на 1 см их 12—13; между крупными встречаются мелкие и более простые. Наиболее характерны веерообразные или неправильные кожные зубы, но встречаются и удлиненные, многоугольные, ромбические и реже алебардообразные. Кожные зубы плоские, гладкие, примыкают плотно друг к другу и имеют

очень короткие зубчики (табл. LVI, фиг. 2). Возле наружного угла их зубчики длиннее и расположены менее плотно. Они образуют извилистые ряды, иногда сливаясь по 2—3.




Правая бранхиальная пластинка Pi 250 (рис. 167) крупнее, длиной 22, шириной 21,5 см (у полной пластинки около 22,5 и 23 см, $l : w \sim 1$). Задний край менее вогнут, угол между латеральным и задним краями больше — 49°, а между границей кожных зубов дорзальной стороны и задним краем меньше — 94°. Поперечно пластинка почти плоская. Кожные зубы чаще сливаются по 2—3 или даже образуют короткие гребешки.

На дорзальной стороне одного обломка бранхиальной пластинки (табл. LVII, фиг. 1) кожные зубы расположены правильными рядами параллельно линиям нарастания. Они неправильной, не округлой формы, часто топоро- или секировидные и, за исключением самых медиальных рядов, часто сливаются по 2—3 и больше в продольные валики. Число рядов кожных

Рис. 167. Бранхиальная пластинка *Psammolepis undulata*.

Pi 250. × 1/3 *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Р. Гауя, Тюте: аматские слои.

зубов на 1 см 20—26. Зубчики развиты слабо, заметны только на медиальной стороне кожных зубов и немного сильнее развиты в латеральных рядах. Покрытая кожными зубами часть отделяется от медиальной резким уступом губчатой ткани, перегородки которой не вытянуты поперек пластинки, как на медиальной части. На медиальной части видны каналы кровеносных сосудов и вытянутые па-

раллельно им перегородки губчатой ткани, расходящиеся из центра роста. Любопытная особенность — две резкие складки, перпендикулярные линиям нарастания, идущие от края кожных зубов и довольно быстро затухающие. Необыкновенно резко выделяются полосы нарастания (табл. VIII, фиг. 1), выражающиеся в уменьшении величины кожных зубов в медиальном направлении (то есть с возрастом), которое сменяется после остановки роста новым резким увеличением их размеров. Таких зон роста, выраженных с разной степенью четкости, можно насчитать 9, при ширине образца 8 см. Ширина зон роста 0,25—2,5 см.

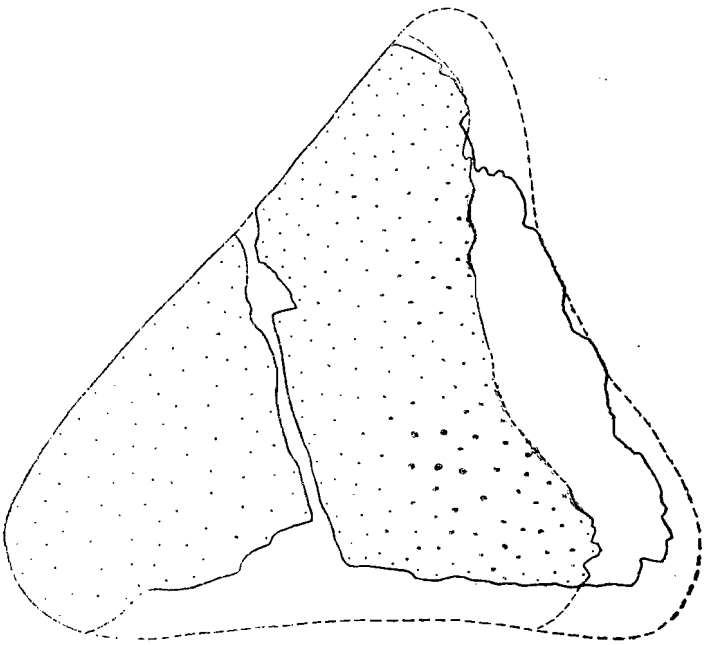


Рис. 168. Бранхиальная пластинка *Psammolepis undulata*, вентральная сторона.
ГИ, Вильнюс, № 5-1214, × 1/2. Армона; швянтойский горизонт.

К *Psl. undulata*, вероятно, относится бранхиальная пластинка ГИ, Вильнюс, № 5-1214 (рис. 168), состоящая из двух фрагментов. Длина полной пластинки ~16,5, ширина ~18 см, $l : w \sim 0{,}9$. Толщина 2—5 мм. Латеральный край слабо выпуклый, внутренний в середине слегка вогнутый. Угол между латеральным и задним краями около 50°. Края и наружный угол слабо стерты. Медиальная часть дорзальной стороны недоступна. На вентральной стороне полоса без кожных зубов до 2,8 см ширины. Кожных зубов 16—24 на 1 см, они асимметричные, многоугольные и удлиненные, на вентральной стороне иногда круглые и сравнительно плоские (табл. LVII, фиг. 2*б*); на дорзальной (табл. LVII, фиг. 2*а*) довольно выпуклые, конусовидные. Верхушки тупые и направлены латерально. Зубчики очень короткие и частые. На дорзальной стороне кожные зубы сливаются в короткие валики. Расположены кожные зубы плотно, между крупными встречаются мелкие, особенно на вентральной стороне.

Pi 251 (рис. 169; табл. LVIII, фиг. 2) — одна из немногих бранхиальных пластинок молодых особей, сохранившаяся почти полностью.

Длина 6,6, ширина 3,4 см, у полной пластинки около 7,5 и 4,5, $l : w = 1{,}7$. Таким образом, форма и пропорции совсем другие, чем у старого индивида, — пластинка узкая и эврибазальная. Угол между латеральным и задним краями составляет 98°, то есть больше прямого угла, а у старых особей 40—50°. На дорзальной стороне кожные зубы занимают небольшую площадь, образуя только узкую полоску шириной 2—5 мм вдоль латерального и заднего краев, наиболее узкую у наружного угла; $w_1 : w_2 \sim 0{,}07$! (у Pi 249 — 1,2). На вентральной стороне полоска без скульптуры, вероятно, очень узкая (сохранилась в передней части, где имеет ширину 1 мм). Поперечно пластинка плоская, только латеральный край загибается немного вниз. На вентральной стороне хорошо выражены линии нара-

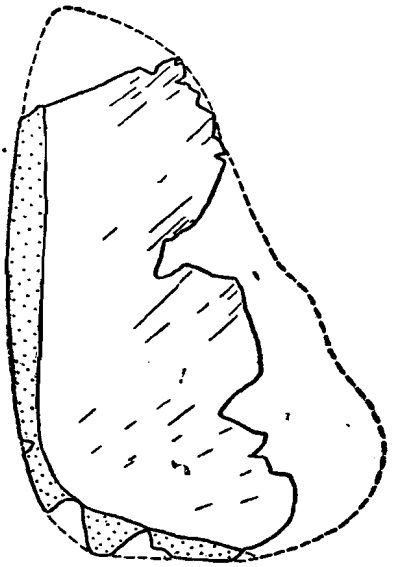


Рис. 169. Бранхиальная пластинка молодой особи *Psammolepis undulata*, дорзальная сторона. Pi 251, × 1. Р. Амата ниже моста Рижского шоссе; аматские слои.

стания, по которым реконструирована форма внутреннего края. Кожные зубы довольно крупные, 15—17 на 1 см, такой же формы, как у старых индивидов.

К *Psl. undulata*, по всей вероятности, относится несколько образцов из косминских слоев Тимана. Передний край правой бранхиальной пластинки (табл. LVIII, фиг. 3), открытой с дорзальной стороны, несет кожные зубы почти правильной шестиугольной формы, расположенные пересекающимися рядами, числом 22 на 1 см. Зубчики очень короткие, верхушки округлые; на другом экземпляре (табл. LIX, фиг. 1) зубчики более заметные. Возле заднего края третьей бранхиальной пластинки (табл. LIX, фиг. 2) шестиугольные кожные зубы переходят в вытянутые вдоль заднего края.

Эти экземпляры были выделены в особый вид *Psl. timanica* Obr., но единственное упоминание в литературе (Обручев, 1958) представляет собой nomen nudum.

Дорзальная пластинка. Наиболее полно сохранившийся экземпляр ПИН, 1737/17 (рис. 170) — передние две трети пластинки, длиной 24 см. Ширина передней части около 10, задней до 22,5 см. Длина полной пластинки ~33, ширина ~24,5 см, $l : w \sim 1{,}4$. Толщина в центре 4—6, у краев 1,5—2 мм. Передняя часть плоская (выпуклость 0,8 см), задняя выпуклая (3 см). Центр роста в 18 см от переднего края. Пластинка покрыта тессерами не полностью. Центральную зону покрывают небольшие ромбические или неправильные тессеры длиной 0,3—1,1, шириной 0,2—1,5 см; некоторые из них чешуеобразно налегают друг на друга. Границы тессер отчетливые, кроме нескольких мест. Центральную зону окружает зона без тессер, с хорошо выраженными радиальными бороздами и местами с линиями нарастания, с единичными крупными тессерами или группами тессер. Ширина зоны в передней части 7, в боковой 2—5 см. Вдоль краев пластинки прерывистая зона крупных (длиной 0,3—1,6, шириной 0,3—1,1 см) чешуеобразных или асимметрич-

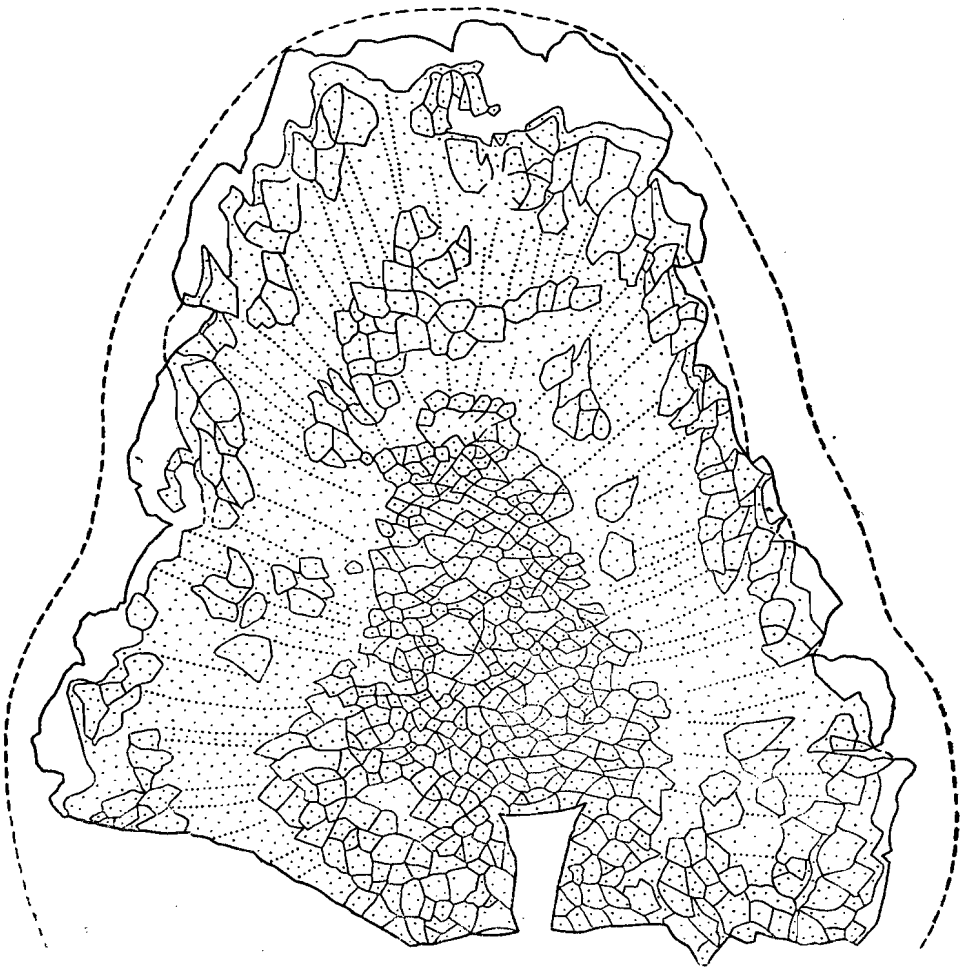


Рис. 170. Дорзальная пластинка *Psammolepis undulata*.
ПИН. № 1737/17. × 1/2. Р. Гауя, Тюте; аматские слои.

ных тессер. Граница последней зоны с краем без скульптуры извилистая или зигзагообразная, ширина краевой каймы неравномерная, 3 см в передней части. В центральной зоне два слабых валика шириной 2 мм и длиной 7—8 см; в центре они отстоят на 1,8 см друг от друга и более или менее параллельны, передние и задние концы несколько расходятся. Эти валики соответствуют, вероятно, каналам боковой линии. Кожные зубы круглые или многоугольные, реже неправильные и веерообразные, плоские, иногда несколько конусовидные, гладкие, очень плотно расположенные, с короткими зубчиками; их 19—24 на 1 см. На тессерах они образуют перекрещивающиеся диагональные ряды, иногда, особенно в краевой части пластинки, концентрические. На заднем углу, то есть в центре роста, у некоторых тессер кожные зубы более крупные. Скульптура пластинки несколько стерта.

Pi 184 (рис. 171) — средняя часть пластинки длиной 20,2, шириной 25,6 см. На левом крае полоса без кожных зубов, шириной 0,5—2,5 см. Тессеры квадратные, ромбические или треугольно-асимметричные в центральной части и ромбические, совершенно чешуеобразные в крае-

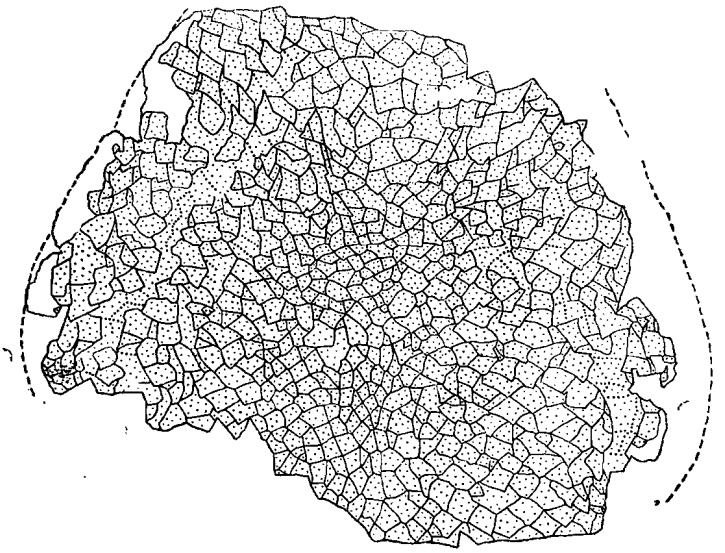


Рис. 171. Дорзальная пластинка *Psammolepis undulata*, средняя часть.
Pi 184, × 1/3. Р. Гауя, Тюте; аматские слои.

вой. Длина тессер первого типа 0,6—0,9, ширина 0,4—1 см. Их задние углы касаются следующих тессер или чуть покрывают их. Длина чешуеобразных тессер 0,3—1, ширина 1,2—2,6 см. Центр роста в 5 см кпереди от заднего излома. Ширина не покрытой тессерами зоны в краевой части пластинки у́же, чем у ПИН, 1737/17 (0,2—1,6 см). Кожные зубы (табл. LX, фиг. 1) округлые, с короткими зубчиками, плотно посажены, на 1 см их 18—20, образуют не очень правильные концентрические ряды с центром у заднего угла тессеры, где они высокие, с острыми направленными назад верхушками и довольно резкими ребрышками, взбегающими до верхушки зуба, в передней части куполовидные, с гладкими верхушками и почти незаметными ребрышками. Между крупными кожными зубами довольно часты мелкие.

Фрагмент передней части дорзальной пластинки (ГИ, Вильнюс, № 5—1210; рис. 172) имеет длину 12,5 и ширину 13,5 см. Размеры полной пластинки меньше, чем у Pi 184 и ПИН, 1737/17. Толщина 1—3,5 мм. Вдоль краев полоса без кожных зубов, шириной 0,4—1,4 см. Остальную поверхность покрывают



Рис. 172. Дорзальная пластинка *Psammolepis undulata*, передняя часть.
ГИ, Вильнюс, № 5—1210, × 1/2. Армона; швянтойский горизонт

тессеры. Таким образом, дорзальная пластинка может быть покрыта тессерами в разной степени. Центр роста в 11 см от переднего края. Возле него тессеры имеют 0,4—0,8 см в длину и 0,6—1 см в ширину, в краевой части их длина 0,8—1,3 и ширина 0,6—1,3 см. На заднем углу тессер более крупный кожный зуб. Кожных зубов в центре роста 18—22, в краевой части пластинки 19—23 на 1 см. Они (табл. LIX, фиг. 3) круглые или удлиненные, куполовидные, реже пирамидальные, с направленной назад неострой верхушкой. Количество коротких зубчиков 9—13.

Самая маленькая пластинка Pi 247 (рис. 173) сохранилась полностью. Она также впереди более узкая (ширина переднего почти прямого края около 3 см) и расширяется кзади (до 13,5 см); длина 21,4 см, $l : w = 1{,}6$, то есть больше, чем у ПИН, 1737/17, следовательно, пластинка длиннее и у́же, чем у более старых особей. Передняя часть почти плоская, задняя более выпуклая (высота 1,2 см). Центр роста в 12 см от переднего края. Скульптура сохранилась местами, на остальной поверхности видны следы отпавших тессер, около центра роста дугообразные или угловатые. Судя по ним, тессеры имели длину 3—5 и ширину 3—6 мм и были ромбические или неправильные, в периферической части удлиненные.

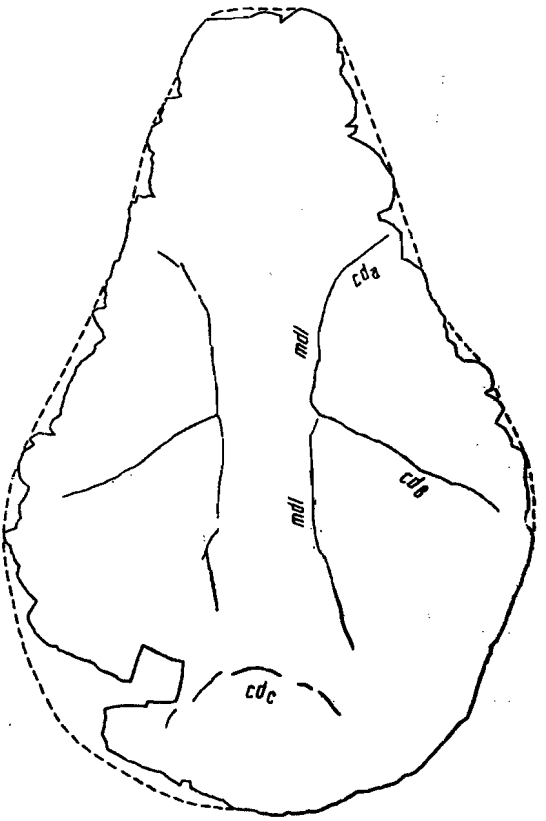



Рис. 173. Дорзальная пластинка молодой особи *Psammolepis undulata*.

Pi 247. × 1/2. *mdl* — медиальный дорзальный канал, $cd_{a-c}$ — дорзальные поперечные комиссуры. Р. Гауя. Тюте: аматские слои.

Сохранились борозды каналов боковой линии: пара почти параллельных медиальных дорзальных каналов, переходящих в направленные к боковым краям отрезки первой дорзальной поперечной комиссуры, и вторая и третья поперечные комиссуры. Последняя кпереди дугообразно выпукла.

Коньковая чешуя, Pi 294, вероятно, дорзальная (рис. 174*а*, *б*), имеет длину 6,4 и ширину 2,6 см, $l : w = 2{,}3$, толщина 3 мм. Поперечный разрез дугообразный. Высота выпуклости 0,6 см. Передний выпуклый край несет неширокую полоску без кожных зубов. Задний кончик обломан и покрыт вторичными кожными зубами. Внутренняя сторона покрыта скульптурой на длину 3 см.

Возможно, вентральная коньковая чешуя Pi 295 (рис. 174*в*—*д*) имеет длину 4,6, ширину 1,6 см, толщину 2,5 мм, $l : w = 1{,}8$, высоту

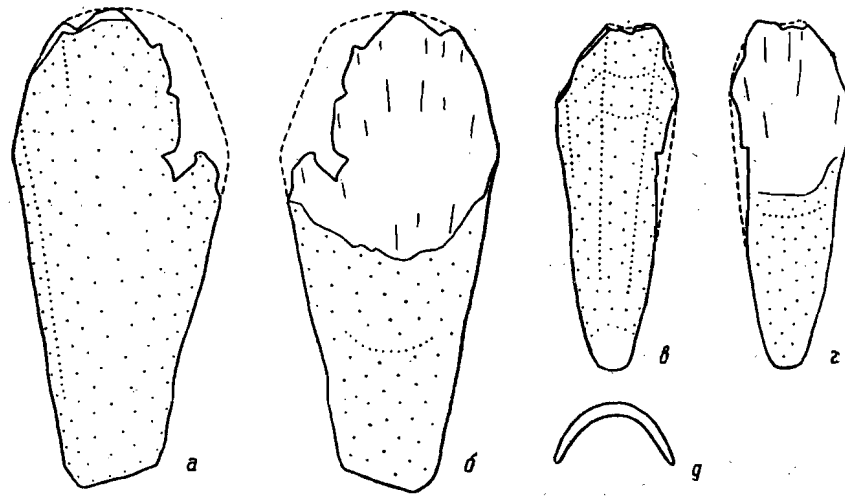



Рис. 174. Коньковые чешуи *Psammolepis undulata*.
× 1. *а* — Pi 294, *б* — то же, внутренняя сторона; *в* — Pi 295, *г* — то же, внутренняя сторона, *д* — то же, разрез.

выпуклости 4 мм. Внутренняя сторона покрыта кожными зубами на длину 2,3 см.

Скульптура разнообразная. На оригинале В. Гросса (табл. I, фиг. 3; табл. LX, фиг. 2 настоящей работы) кожные зубы удлиненные и довольно высокие, сверху гладкие, а по бокам с зубчиками. Между редко расположенными крупными имеются мелкие круглые кожные зубы. Такой же скульптурой покрыта чешуя Pi 294 (длина крупных кожных зубов здесь 0,5—1,5 мм) и обломок Pi 183 (табл. LX, фиг. 3), но крупные кожные зубы сидят здесь более плотно и мелкие между ними — реже. Коньковая чешуя ПИН, 220/403 наиболее близка по скульптуре к бранхиальным пластинкам (табл. LXI, фиг. 1), так как покрыта плотно расположенными кожными зубами со слабыми зубчиками и без мелких кожных зубов между крупными. В диагональном ряду 12—15 кожных зубов. Скульптура других коньковых чешуй больше напоминает скульптуру дорзальной пластинки Pi 184.

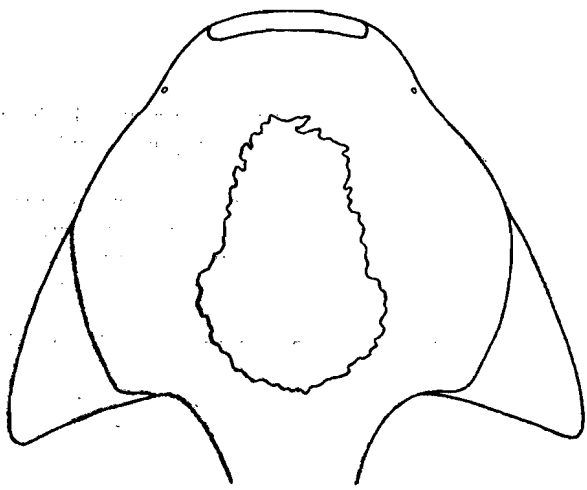


Рис. 175. Реконструкция дорзальной стороны *Psammolepis undulata*, × 1/8.

На рис. 175 дана схематичная реконструкция дорзальной стороны.

Сравнение. По форме бранхиальных пластинок старых особей *Psl. undulata* наиболее близка к *Psl. heteraster*, но у последней бранхиальные пластинки, по-видимому, меньших размеров, а кожные зубы более разнообразны и менее пра-

вильны. Бранхиальная пластинка молодой особи отличается очень узкой свободной частью на дорзальной стороне. Такую же узкую свободную часть имела, судя по линиям нарастания, только бранхиальная пластинка молодой особи *Schizosteus toriensis*, у старых особей которого также очень узкая свободная часть, тогда как у *Psl. undulata* на более поздних стадиях развития ширина свободной части превышает ширину медиальной.

Дорзальная пластинка *Psl. undulata* отличается тем, что ее центральная зона покрыта тессерами. Этот признак приближает *Psl. undulata* к *Psammosteus*. Но у *Psl. undulata* тессеры не покрывают дорзальную пластинку полностью, как у *Psammosteus*, а в краевой части ее имеется зона без тессер. На большинстве тессер *Psl. undulata* кожные зубы не расположены концентрически. Тессеры *Psl. undulata* имеют обычно очень четкие границы, даже вблизи центра роста, тогда как у других видов границы тессер в центральной части довольно нечеткие. У *Psl. undulata* особенно ясно выражена чешуеобразная форма тессер.

Имеется пара медиальных дорзальных каналов и три поперечные дорзальные комиссуры, как у *Psl. proia*, но медиальные каналы не сближаются у центра роста, как у последней, и третья дугообразная комиссура больше напоминает эту комиссуру у *Psammosteus*.

### *Psammolepis* sp. 1

Табл. LXVI, фиг. 1

Один фрагмент средней пластинки из аматских (старицких) слоев в обнажении у дер. Бутково на левом берегу Оредежа не может быть пока отнесен ни к одному из описанных видов псаммостеид. Это обломок края пластинки, толщиной до 4,5 мм. Вдоль края тессеры не сохранились, но имеются их следы в виде углублений на поверхности губчатого слоя. Тессеры разной величины и формы, 4—6-угольные, 3,5—8 мм в длину и 2—9 мм в ширину. Центры роста расположены эксцентрично и всегда ближе к одному (заднему?) концу, как у *Psammolepis*. Кожные зубы образуют концентрические ряды, как у *Psammosteus*, до 15 впереди центра, около 8 позади. Они мелкие — средняя длина 0,5, ширина 0,3 мм, к периферии становятся мельче. Форма зубов — от веерообразной до бобовидной. Тессеры слабо выпуклы, границы между ними хорошо выделяются благодаря узкой форме прилегающих кожных зубов. Зубчики кожных зубов не длинные, но хорошо выраженные, числом 13—16. От них взбегают морщинки вверх по коронке, не доходя до ее вершины (на фотографии незаметны). Центры тессер стерты, но можно различить, что центральный кожный зуб круглый и крупнее остальных.

### *Psammolepis* sp. 2.

Табл. LXXXV, фиг. 2

Несколько фрагментов пластинок с тессерами, найденные в снетогорских? слоях в обнажении у хут. Монцево на правом берегу р. Сяси пока не могут быть отождествлены ни с одним из описанных видов псаммостеид. Тессеры крупные, до 1,5 см в длину, неправильной, не округлой формы, с плохо выраженной концентричностью расположения мелких кожных зубов. Центры роста расположены, по-видимому, экс-

центрически. Кожные зубы от вееровидной до бобовидной формы, 0,3—0,6 мм в длину; зубчики короткие, выражены только или преимущественно на выпуклом наружном крае. Коронки гладкие и плоские.

### *Psammolepis* (?) sp.

Табл. LX, фиг. 4, 5; табл. LXI, фиг. 2; табл. LXII, фиг. 1, 2; рис. 176—179

Геологический возраст и распространение. Швянтойский горизонт верхнего девона, Литва, р. Пялиша (правый приток р. Швянтойи).

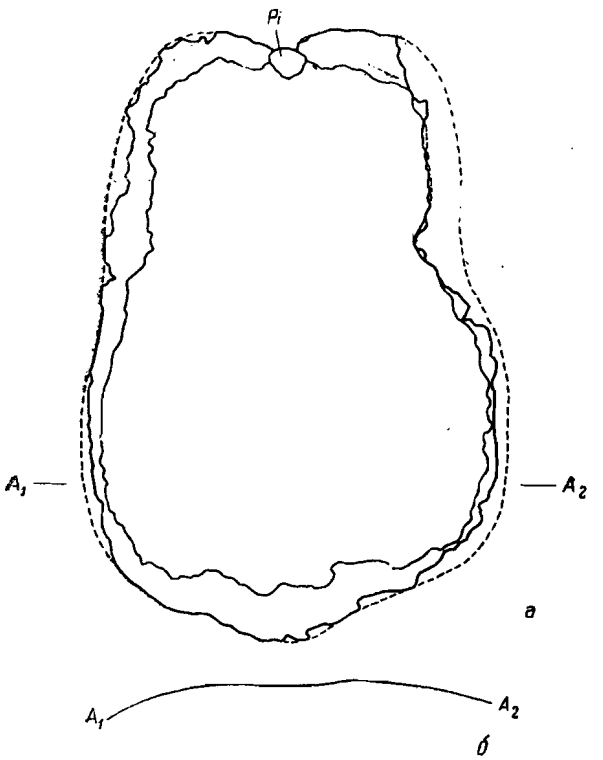



Рис. 176. Пластинки *Psammolepis* (?) sp.
*а* — дорзальная пластинка, ГИ Вильнюс, № 5-1217, × 1/4. *б* — то же, разрез через заднюю часть; Pi — пинеальная пластинка. Р. Пялиша; швянтойский горизонт.

Описание. Несколько пластинок с р. Пялиша принадлежит, судя по скульптуре, одному виду, но даже их родовая принадлежность не вполне ясна.

Дорзальная пластинка (ГИ, Вильнюс, № 5-1217; рис. 176) удлиненная, несколько грушевидная. Длина 32,5, ширина в передней части около 15, в задней 21,3 см (у полной пластинки ~17 и 22,5 см), $l : w = 1{,}4$. Толщина 0,5—4,5 мм. Пластинка умеренно выпукла, высота в задней части 1,6 см. В середине передней части мелкое (0,6 см) углубление. На переднем крае вырезка шириной 6 и глубиной 1,2 см. Боковые края впереди немного вогнуты, позади выпуклы, как и задний край, с неострым выступом. Ширина каемки без кожных зубов 1—2,5 см. Тессеры покрывают всю пластинку, за исключением небольшой зоны вокруг центра роста в 9 см от переднего края. Эта зона длиной 3,5 и шириной 2 см имеет неправильную удлиненную форму и извилистые контуры. На ней кожные зубы образуют концентрические ряды. Тессеры (рис. 177, 178; табл. LXII, фиг. 1) расположены беспорядочно, в центре роста они мельче (длина 1,5—3,5, ширина 1,5—4 мм), у краев крупнее (длина 2,5—8,5, ширина 2—8 мм). Форма тессер асимметричная, многоугольная, часто удлиненная. Один, иногда два крупных кожных зуба находятся эксцентрически, реже в геометрическом центре тессеры; вокруг этого кожного зуба другие образуют концентрические

ряды. В передней части пластинки большие тессеры с крупным кожным зубом в геометрическом центре. Кожные зубы крупнее около центра роста (14—22 на 1 см) и мельче на периферии (22—27 на 1 см). У основания они многоугольные, асимметричные (табл. LXI, фиг. 2*а*) или удлиненные, последние преобладают у краев (табл. LXI, фиг. 2*б*). Кожные зубы выпуклые, пирамидальные, с довольно острой верхушкой, направленной назад. Зубчики короткие, их 6—10. Иногда они разветвляются на две короткие ветви. Ребрышки доходят до верхушки кожных зубов, расположенных довольно плотно; между крупными встречаются мелкие, особенно в центральной части.

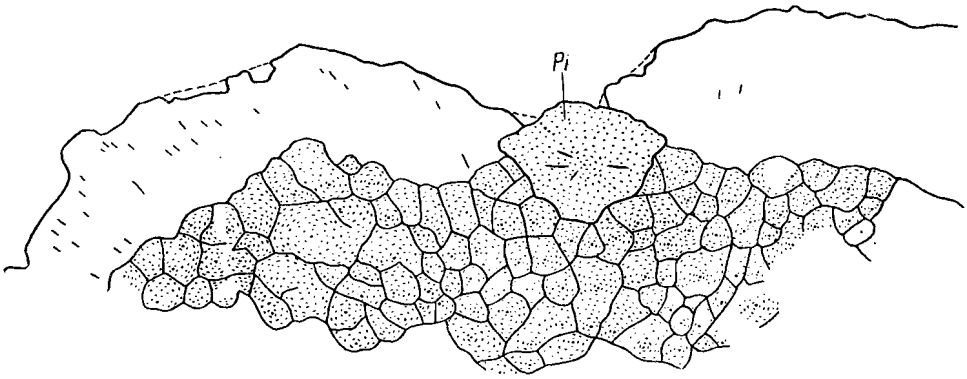



Рис. 177. Тессеры передней части дорзальной пластинки *Psammolepis* (?) sp. ГИ, Вильнюс, № 5-1217, × 1. Pi — пинеальная пластинка. Р. Пялиша; швянтойский горизонт.

Пинеальная пластинка (рис. 177; табл. LXII, фиг. 1) приросла к дорзальной (№ 5-1217) в середине вырезки переднего края. Она более или менее ромбическая, края извилистые, особенно задние, граничащие с тессерами дорзальной пластинки. Длина 1,6, ширина 2,1 см, $l : w = 0{,}8$, толщина в средней части 2,5 мм, в задней, вероятно, 1,5 мм. Центр роста в середине длины. Внешняя поверхность плоская. Углубление позади центра роста, по-видимому, результат деформации. От центра роста расходятся неглубокие короткие борозды, слева — три, справа — одна, похожие на борозды на орбитальной пластинке (табл. LX, фиг. 4), а также у *Psl. paradoxa* (табл. LXI, фиг. 3). Кожные зубы образуют неправильные концентрические ряды вокруг центра роста. Их форма и величина такие же, как на дорзальной пластинке. На внутренней стороне пинеальная ямка (рис. 179) с более пологой передней и более крутой задней стенкой, длиной 3, шириной и глубиной 1,5 мм.

Левая орбитальная пластинка (ГИ, Вильнюс, № 5-1216, табл. LX, фиг. 4) длиной 2,4, шириной 1,8, толщиной 2—2,5 мм. Латеральная сторона наклонена под углом 36° к медиальной. Орбитальное отверстие ближе к латеральному краю и имеет чуть овальную форму. Его длина 3, ширина 3,5 мм. Почти от этого отверстия расходится радиально шесть коротких борозд (длина 1,5—2,5 мм). Кожные зубы немного удлиненные, 18—24 на 1 см; как и на дорзальной пластинке, они плотно расположенные, выпуклые и пирамидальные. Зубчики короткие, иногда разветвляются надвое и продолжаются в виде ребрышек до верхушки зубов. Между крупными встречаются местами очень мелкие кожные зубы. В некоторых местах находятся более крупные кожные зубы, вокруг которых один ряд более мелких.




Рис. 179. Разрез через пинеальную пластинку и переднюю часть дорзальной пластинки *Psammolepis* (?) sp.

ГИ, Вильнюс, № 5-1217, × 1. Pi — пинеальная, *D* — дорзальная пластинка.



Рис. 178. Тессеры задней боковой части дорзальной пластинки *Psammolepis* (?) sp.

ГИ, Вильнюс, № 5-1217, × 1. Р. Пялиша, швянтойский горизоит.

ГИ, Вильнюс, № 5-1223 — обломок, орбитальной пластинки у отверстия, толщиной 2—3 мм (табл. LX, фиг. 5). Длина орбитального отверстия 4,7, ширина 4 мм. Кнутри отверстие расширяется, как у *Drepanaspis* и *Pteraspis* (Gross, 1963, стр. 138), до 7 и 6 мм. Орбитальное отверстие окружено плоским валиком, как у *Dr. gemuendenensis* (Gross, 1963, рис. 3D; табл. 6, фиг. 3), его стенки у внешнего края покрыты очень мелкими и тесно расположенными гладкими асимметричными, реже веерообразными кожными зубами полосой в 2 мм (у *Psl. paradoxa* 4 мм).

Судя по фрагменту левой бранхиальной пластинки (ГИ, Вильнюс, № 5-1211; табл. LXII, фиг. 2*а*), полная пластинка была небольшая. Длина обломка 2,7, ширина 8,9 см, толщина 2—8 мм. Задний край почти прямой. Наружный угол закруглен и слабо стерт. Ширина свободной части около 5 см. Угол между границей свободной части и задним краем 60°, между латеральным и задним краями около 80°. Кожные зубы дорзально мельче — 15—20, вентрально крупнее — 11—17 на 1 см. Кожные зубы дорзальной стороны (табл. LXII, фиг. 2*б*) многоугольные, удлиненные, редко веерообразные, довольно плоские, с более пологой медиальной и более крутой латеральной сторонами и неострой верхушкой; коротких зубчиков 9—13, некоторые разветвляются на две ветви. Ребрышки не доходят до верхушки зуба. Кожные зубы расположены довольно плотно, около заднего края реже, образуют диагональные ряды и сливаются часто по два, иногда по три-четыре. На вентральной стороне (табл. LXII, фиг. 2*в*) кожные зубы удлиненные или почти круглые, куполовидные с асимметрично расположенной верхушкой. Зубчики (их 10—16) разветвляются редко. Между крупными кожными зубами встречаются очень часто мелкие. Скульптура дорзальной стороны несколько отличается от скульптуры дорзальной и орбитальной пластинок, тогда как скульптура вентральной ближе к ней.

Сравнение. У описанной формы, как характерно для *Psammolepis*, имеется зона без тессер вокруг центра роста дорзальной пластинки, но на ней нет хорошо выраженных линий нарастания, и форма ее неправильная. Скульптура сходна со скульптурой *Psl. venyukovi* пирамидальной формой кожных зубов и короткими зубчиками. Типична для *Psammolepis* и эврибазальная бранхиальная пластинка. С другой стороны, тессеры мелкие и имеют концентрическое строение, как у *Psammosteus*, хотя прочное соединение с поверхностью дорзальной пластинки сближает их с *Psammolepis*. По форме и величине тессеры напоминают тессеры *Ps. maeandrinus*. Для уточнения принадлежности описанной формы требуется более полный материал.

Пинеальная пластинка мельче, короче и шире, чем у *Psl. abavica*, $l : w$ соответственно 0,8 и 1,3, пинеальная ямка меньше (у *Psl. abavica* длина ее 7, ширина и глубина 5 мм).

## Род Psammosteus Agassiz, 1844

1840. *Placosteus* — Agassiz, стр. XXXIII (nomen nudum, pars).
1844. *Psammosteus* Agass. — Agassiz, стр. 103 (pars).
1844. *Ctenacanthus* Agass. — Agassiz, стр. 119 (pars).
1857. *Asterolepis* ? Eichw. — Pander, стр. 21 (pars).
1911. *Dyptychosteus* nov. gen. — Преображенский, стр. 33.
1924. *Asterolepis* Eichw. — Вебер, стр. 137.
1943а. *Yoglinia* n. gen. — Обручев, стр. 36.

Происхождение названия: psammos — песок, osteon — кость (греч.).

Типовой вид. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz, 1844.

Диагноз. Дорзальная и вентральная пластинки сплошь покрыты тессерами, более мелкими в середине пластинок, увеличивающимися в размерах к периферии. Вентральная пластинка без вырезки сзади. Бранхиальные пластинки с коротким основанием (см. рис. 194), сильно вытянутые в ширину. Кожные зубы покрывают только дистальную часть бранхиальных пластинок, проксимальная с вентральной стороны покрывалась при жизни удлиненными тессерами, обычно отпадающими в ископаемом состоянии. Чешуи мелкие. Кожные зубы разнообразной, часто сложной формы, с длинными зубчиками, на бранхиальных пластинках нередко сливающиеся в гребешки.

Геологический возраст и распространение. Средний девон, живетский ярус, буртниекские (верхнелужские) слои. Верхний девон, франский ярус, с аматских слоев до надснежских ($a_4$ — e). Преимущественно в континентальных песчаных отложениях. Главное девонское поле, Тиман, Северная Земля; Русская платформа — в кернах; франский ярус (слои Whitemire, Alves, Scaat Craig), Шотландия; нижняя часть верхнего девона, Земля Элсмира.

История изучения. Первоначально названные, но не описанные роды *Placosteus* и *Psammolepis* (Agassiz, 1844, стр. XXXIII) были затем их автором объединены в один, *Psammosteus* (Agassiz, 1844, стр. 103) с четырьмя видами, *maeandrinus*, *paradoxus*, *arenatus*, *undulatus*, из девона России. Из них три последних были В. Гроссом (Gross, 1933a) выделены в особый род, для которого было выбрано старое название *Psammolepis* Agassiz. Единственный оставшийся из первоначальных видов — *Psammosteus maeandrinus* был еще А. С. Вудвордом (Woodward, 1891a, стр. 126) выделен в качестве типового вида рода *Psammosteus*. К *Psammosteus*, как к наиболее известному и привычному роду, в разное время относили много разных видов, иногда даже не принадлежащих к одному отряду с ним. Например, название «псаммостеусовый известняк» (*Psammosteus* Limestone) в Англии было дано нижнедевонскому горизонту, маркирующему границу между даунтоном и диттоном, по ископаемому, ныне называемому *Traquairaspis* и принадлежащему совсем к другому отряду.

С другой стороны, остатки *Psammosteus* относились иногда к другим, весьма далеким родам. Так, Л. Агассис, описав бранхиальную пластинку с р. Сяси как *Ps. maeandrinus*, фрагменты таких же пластинок с Даугавы отнес к *Ctenacanthus*. Х. Пандер, указав на принадлежность *Ct. serrulatus* к *Psammosteus*, считал, хотя и с сомнением, пластинки последнего хвостовыми чешуями *Asterolepis*, несмотря на разницу в гистологическом строении.

Под названием *Dyptychosteus tesselatus* И. А. Преображенский описал тессерированные пластинки с р. Сяси, не подозревая, что они относятся к тому же виду, что и бранхиальные пластинки, описанные Траутшольдом в качестве плавников *«Coccosteus» megalopteryx*.

Род *Yoglinia* был описан Д. В. Обручевым в качестве «последнего представителя птераспид» по единственному экземпляру бранхиальной пластинки, которая была принята за корнуальную, так как по изгибу ее дистального конца можно было думать, что она принадлежит не вентральной стороне панциря, а дорзальной. Дальнейшие находки более полной сохранности показали, что «корнуальные» пластинки не отличимы по форме и расположению дентиновых гребешков от типичных бранхиальных пластинок *Psammosteus*, в частности *Ps. maeandrinus*.

Поэтому *Yoglinia bergi* здесь описывается как *Psammosteus bergi*, несмотря на то, что ее геологический возраст несколько древнее диапазона распространения остальных видов этого рода.

Характеристика и сравнение. *Psammosteus* — самый поздний род семейства, заменивший в верхнем девоне все остальные роды. Он отличается от последних более тонким и легким панцирем и превратившимися в длинные костыли бранхиальными пластинками, которые, однако, на значительном протяжении были покрыты мягкими частями дорзально и тессерами вентрально и, следовательно, выдавались наружу только своими концами. Тессеры, у *Psammolepis* (кроме *Psl. undulata*) не покрывавшие центры дорзальной и вентральной пластинок, у *Psammosteus* захватывают их целиком. Более мелкие чешуи обеспечивали большую гибкость хвоста. Можно думать, что *Psammosteus* сравнительно с другими родами был более подвижен.

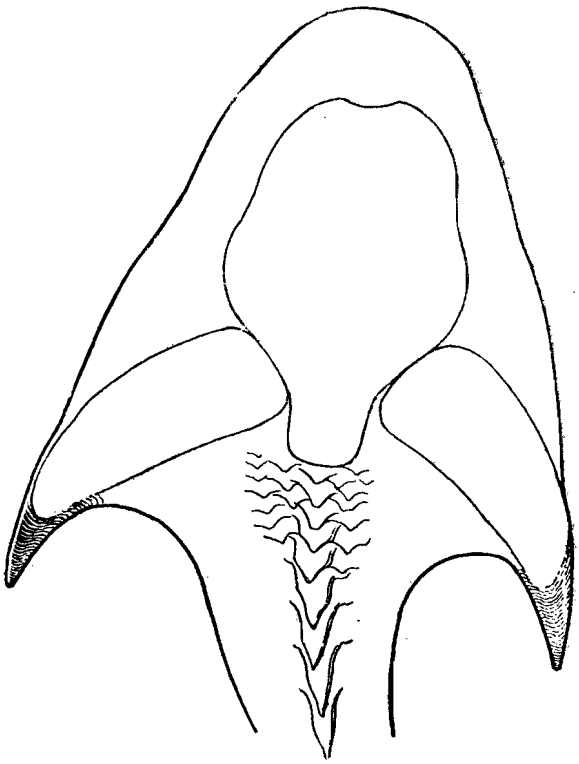


Рис. 180. Измененная реконструкция вентральной стороны *Psammosteus praecursor*.

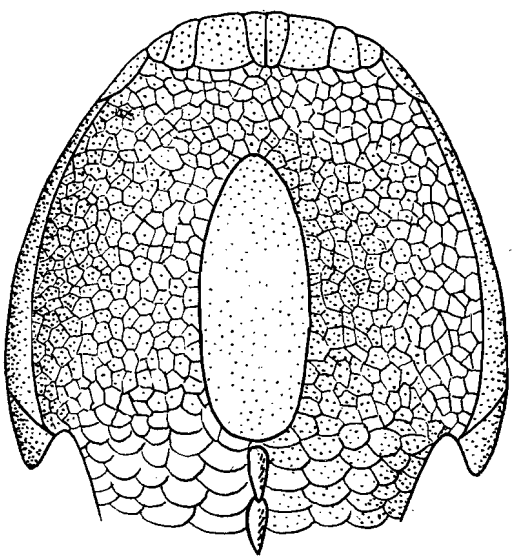


Рис. 181. Реконструкция вентральной стороны *Psammosteus megalopteryx* (Tarlo, 1961).

Реконструкция *Ps. megalopteryx* (рис. 181) сделана Л. Б. Тарло (Tarlo, 1961) по единственному экземпляру панциря псаммостеид, у которого главные пластинки сохранили свое взаимное положение, описанному из Шотландии под названием *Ps. taylori* Traq. (Woodward, 1911). На ней видно, что боковые края панциря образованы не бранхиальными пластинками, как у *Drepanaspis* и у других псаммостеид, а посторбитальными, тогда как бранхиальные образуют только задние латеральные углы головно-туловищного

панциря, лишь немного выдаваясь из-под тессер вентральной стороны. Реконструкция вентральной стороны *Ps. praecursor* (рис. 18) неверна, так как в ней неправильно ориентирована вентральная пластинка. Выпуклый широкий конец последней должен быть обращен вперед, так как у псаммостеид и других гетеростраков выпуклой бывает передняя часть брюха и вентральной пластинки, а задняя часть плоская. Поэтому вентральная пластинка должна была бы занимать более переднее положение узким концом назад, как на рис. 180. Однако и последний оказывается недостоверным, так как не доказана принадлежность вентральной пластинки, лишенной скульптуры, тому же виду, что и бранхиальные пластинки, и даже роду *Psammosteus* вообще; в аматское время существовало еще несколько видов *Psammolepis*, одному из которых и могли принадлежать обе вентральные пластинки (табл. LXVIII, фиг. 1 и 2), одна с узким задним концом, другая с более широким. Насколько можно судить по упомянутому экземпляру *Ps. megalopteryx*, вентральные пластинки у этого вида (рис. 181) и, может быть, у рода *Psammosteus* вообще, очень узкие (Woodward, 1911, табл. IX, фиг. 2; Tarlo, 1961, рис. 5b).

Дорзальная пластинка известна у немногих видов. У шотландских экземпляров *Ps. megalopteryx* она сильно варьирует по форме (Tarlo, 1961, рис. 1). Отношение длины к ширине ($l:w$) колеблется от 1,0 до 1,5, боковые края могут быть выпуклы на всем протяжении или сильно выпуклы в передней и вогнуты в задней части. Передний край с мелкой или глубокой вырезкой для пинеальной пластинки. Задний край закругленный. У двух дорзальных пластинок *Ps. megalopteryx* с р. Сяси $l:w = 1{,}5—1{,}7$, боковые края выпуклые, передний с мелкой вырезкой, задний угловатый. Дорзальная пластинка *Ps. asper* более широкая: $l:w = 1{,}1$.

Медиальные пластинки целиком покрыты тессерами, размеры которых возрастают от центра к периферии. Тессеры сравнительно слабо соединены с пластинками и не всегда сохраняются в ископаемом состоянии. Обе пластинки *Ps. praecursor?* лишены тессер совершенно, дорзальная пластинка молодой особи *Ps. megalopteryx* (табл. LXXIX, фиг. 2) сохранила их только на небольшом участке (на другом имеется кучка отделившихся тессер вместе с чешуями), а на более старом экземпляре сохранившиеся тессеры занимают центр пластинки (табл. LXXX, фиг. 2). Отпавшие тессеры оставляют на пластинках следы в виде валиков, разделяющих тессеры друг от друга. На периферии эти валики становятся неясно выраженными — здесь тессеры еще слабо или совсем не приросли к пластинке. Каналы боковой линии проходят в губчатой ткани тессер и выражены в виде валиков на их поверхности (табл. LXXVIII, фиг. 2) и бороздок на поверхности губчатой ткани пластинок. На большой дорзальной пластинке *Ps. megalopteryx* видны два продольных канала, сближающихся в середине пластинки и расходящихся к переднему и заднему краям ее (табл. LXXX, фиг. 2).

На дорзальной пластинке *Ps. bergi* есть медиальные и латеральные дорзальные каналы, три дорзальные поперечные комиссуры и, возможно, пинеальные каналы (рис. 186). Система каналов *Ps. megalopteryx* (рис. 195) была, вероятно, такая же. Она полнее развита, чем у *Psammolepis*.

Бранхиальные пластинки (рис. 182, 192—194, 196, 198, 199) — единственный элемент панциря, известный у всех видов. Они имеют очень укороченные основания, особенно у более поздних видов — *Ps. falcatus* и *Ps. tenuis*, и более или менее серповидно вытянуты в ширину. При отсутствии уплощения во время фоссилизации они за-

метно вогнуты вентрально, за исключением бранхиальных пластинок *Ps. bergi*, вогнутых дорзально. Кожные зубы покрывают значительно меньшую часть дорзальной и даже вентральной поверхности бранхиальных пластинок, чем у других псаммостеид. *Ps. maeandrinus* и *Ps. bergi* в этом отношении составляют исключение. Свободная от кожных зубов проксимальная часть бранхиальных пластинок была покрыта удлиненными тессерами, лишь очень редко сохраняющимися in situ в ископаемом состоянии (табл. LXXVIII, фиг. 1). Отпадая, они обычно не оставляют следов на пластинке.

Чешуи *Psammosteus* мелкие, лишены «бахромы» гребешков на свободном крае (как у *Schizosteus*). Наряду с более тонким панцирем это свидетельствует о большей подвижности представителей этого рода. Коньковые чешуи сравнительно с боковыми — крупные (табл. LXXX, фиг. 3*а*).

Тессеры на пластинках и свободные имеют концентрическое (цикломорное) строение. Центральный кожный зуб обычно немного больше остальных, образующих кольца вокруг него. У *Ps. falcatus* центральный кожный зуб много больше и сложнее остальных (табл. LXXXVIII, фиг. 2), а свободные тессеры целиком состоят как бы из одного крупного кожного зуба, цоколь которого покрыт немногими рядами мелких кожных зубов (табл. LXXXIX, фиг. 1—3).

Объем рода. К *Psammosteus* относится много видов, большинство которых известно только по бранхиальным пластинкам. Не исключено, что при изучении более полного материала род распадется на несколько родов. По расположению рядов кожных зубов и слившихся из них гребешков на бранхиальных пластинках можно различить три группы видов:

1) гребешки расходятся от переднего угла орнаментированной части, образуя дистально ряды, параллельные длинной оси пластинки: *Ps. bergi*, *Ps. praecursor*, *Ps. maeandrinus*;

2) гребешки и ряды идут в основном поперек длинной оси пластинки: *Ps. levis*, *Ps. asper*, *Ps. pectinatus*, *Ps. megalopteryx*, *Ps. falcatus*, *Ps. tenuis*, *Ps. tchernovi*;

3) кожные зубы не сливаются в гребешки, правильность рядов не выражена: *Ps. livonicus*, *Ps. cuneatus*, *Ps. bystrowi*.

Всего из девона Союза известно 14 видов *Psammosteus*. Отдельные фрагменты, не относимые к известным видам, показывают, что число их было еще больше. Виды, описанные за пределами Союза, здесь не рассматриваются, так как должны быть подвергнуты ревизии, которую уже произвел Л. Б. Тарло в работе, выходящей скоро из печати.

## *Psammosteus bergi* (Obruchev, 1943)

Табл. LXIII, фиг. 1—3; табл. LXIV, фиг. 1—3; рис. 182—190

1943а. *Yoglinia bergi* n. g., n. sp. — Обручев, стр. 36—38, рисунок.

Происхождение названия: по речке Еглиной, притоку Желчи (Псковская область).

Голотип. Левая бранхиальная пластинка, оригинал Обручева, 1943 (изображение на рисунке); колл. Д. В. Обручева, 1931; ПИН, № 220/504. Речка Еглина (приток р. Желчи) у мельн. Теппо, Псковская обл., средний девон, буртниекские слои.

Диагноз. Бранхиальная пластинка стенобазальная, шириной более 36 см, с вогнутой дорзальной и выпуклой вентральной сторонами, наружный угол заостренный. Латеральный и задний края почти пря-

мые, но латерально первый из них выпуклый, а второй вогнутый. Ширина поверхности со скульптурой на дорзальной стороне примерно 2/3 от ширины всей пластинки. Дорзальная пластинка покрыта мелкими легко отпадающими тессерами. Скульптура из волнистых, часто прерывающихся гребешков (30—40 на 1 см).

Геологический возраст и распространение. Средний девон, буртниекские слои; кроме типового местонахождения, Каркси (Эстония), юго-восточный берег оз. Буртниеки (Латвия).

История изучения. Д. В. Обручев (1943а) описал под названием *Yoglinia bergi* своеобразную пластинку, напоминающую бранхиальные пластинки псаммостеид, но с вогнутой дорзальной стороной и покрытую гребешками. На основании этих черт Д. В. Обручев заключил, что это корнуальная пластинка птераспид. Но, ознакомившись в 1953 г. с новым материалом в ГМ АНЭ из более полных экземпляров таких пластинок, он пришел к выводу, что эта пластинка — настоящая бранхиальная пластинка псаммостеид (Обручев, 1958, стр. 46).

Сравнение бранхиальных пластинок *Yoglinia* и *Psammosteus praecursor*, *Ps. maeandrinus* и находки фрагментов дорзальной пластинки привели к заключению, что *Y. bergi* относится к *Psammosteus*. Вогнутость дорзальной поверхности ее бранхиальных пластинок недостаточна для выделения в особый род. Хотя *Ps. bergi* появляется значительно раньше других представителей этого рода — в буртниекское время, тогда как другие виды известны с аматского времени, это объясняется, может быть, тем, что в гауйских слоях еще не проводились систематические раскопки. Также и *Psammolepis proia* встречается в арукюльских слоях, тогда как следующий вид этого рода появляется только в абавских слоях.

Описание. Почти весь материал, более 30 бранхиальных пластинок или их крупных фрагментов и ряд фрагментов дорзальной пластинки, собран в Каркси (Эстония). Бранхиальные пластинки встречаются самой различной величины, начиная от маленьких, тонких, шириной 9 см, до крупных, массивных, шириной до 36,5 см. Самая крупная (Pi 252, рис. 182), от старого индивида, имеет ширину 36,8 и длину 16,2 см, $l : w = 0{,}4$. Наибольшая толщина около дистального угла — 1 см, к внутреннему краю уменьшается до 2,5 мм. Почти прямой латеральный край толщиной 4—5 мм несколько стерт и состоит из массивной губчатой ткани, задний тоньше, 2—3 мм, тоже более или менее прямой, только около дистального угла слегка вогнут. Угол между краями 38°. Внутренний край впереди почти прямой, а затем дугообразно переходит в задний край. В латеральной части дорзальная сторона слегка вогнута, вентральная выпукла, в медиальной, наоборот, дорзальная сторона выпукла, а вентральная вогнута. Наружный угол острый. Дорзальная поверхность была покрыта гребешками на ширину 21,5 см. На вентральной стороне граница между латеральной и медиальной частями выпукла проксимально. Ширина поверхности без скульптуры здесь до 6 см.

Гребешки проходят веерообразно от передне-медиального угла к заднему краю. На дорзальной стороне они кончаются резко у заднего края, а на вентральной загибаются к нему дугообразно. У латерального края гребешки на дорзальной стороне параллельны краю, в медиальной части вентральной стороны расположены так же дугообразно, как и граница кожных зубов. Гребешки слегка волнистые, часто прерываются, причем следующий гребешок начинается против промежутка между двумя предыдущими. Их медиальный склон положе, чем латеральный, и ребрышки и зубчики на нем заметнее. На 1 см 30—40 гре-

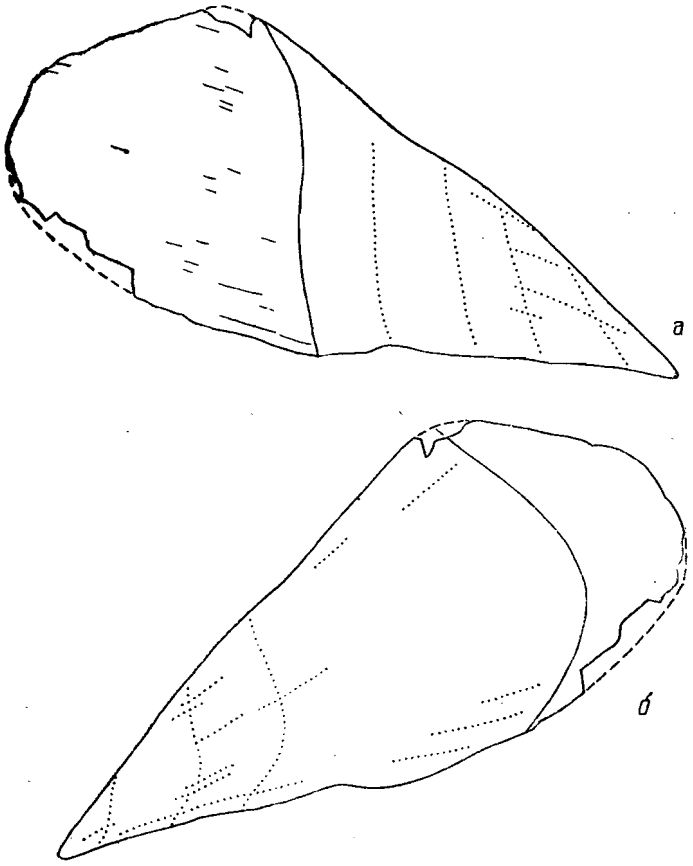



Рис. 182. Бранхиальная пластинка *Psammosteus bergi*.
Pi 252, × 1/4. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Каркси; буртниекские слои.

бешков. У основания они у́же и длиннее, у наружного края шире и короче. Иногда они и у наружного края длиннее. На вентральной стороне гребешки в общем более короткие (табл. LXIII, фиг. 1). На дорзальной стороне возле переднего угла вместо гребешков встречаются отдельные удлиненные или асимметричные кожные зубы (табл. LXIII, фиг. 2). Около латерального края они крупнее (9—11 на 1 см), кзади их величина быстро уменьшается (18—20 на 1 см); они часто сливаются по два и больше в короткие валики, форма и направление которых очень изменчивы. Кожные зубы часто сверху совершенно гладкие, с очень короткими зубчиками. Между крупными встречаются очень мелкие удлиненные кожные зубы с 5—6 зубчиками. Характер вторичных кожных зубов также отличается от обычной скульптуры. На поврежденных участках встречаются мелкие асимметричные кожные зубы, примерно такого же диаметра, как гребешки (табл. LXIV, фиг. 1). Некоторые из них имеют пирамидальную форму.

Величина (в см) и форма бранхиальных пластинок в течение индивидуального развития изменяются следующим образом (см. стр. 222):

Для сравнения выбрано пять пластинок, длина которых увеличивается приблизительно равномерно. Одна из них является комбина-

| | Pi 723 | Pi 725 + 726 (реконструкция) | Pi 255 | Pi 724 | Pi 252 |
|---|---|---|---|---|---|
| Длина ($l$) | 3,4 | 6,2 | 9,8 | 12,5 | 16,2 |
| Ширина ($w$) | 9,0 | 13,2 | 23,7 | 30,0 | 36,8 |
| $l : w$ | 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,4 |
| Максимальная толщина | 0,3 | 0,4 | 0,6 | 0,8 | 1,0 |
| Ширина свободной части дорзальной стороны ($w_1$) | 4,7 | 7,2 | 13,8 | 18,0 | 21,5 |
| Ширина медиальной части дорзальной стороны ($w_2$) | 4,3 | 6,0 | 9,9 | 12,0 | 15,3 |
| $w_1 : w_2$ | 1,1 | 1,2 | 1,4 | 1,5 | 1,4 |
| Угол между боковым и задним краями | 26° | 29° | 31° | 35° | 38° |
| Угол между границей свободной части и задним краем | 129° | 122° | 100° | 98° | 96° |
| Ширина полосы без скульптуры на вентральной стороне | 1,3 | 2,2 | 5,2 | 8,7 ? | 6,0 |

цией из медиальной части и подходящего к ней наружного угла (экземпляры Pi 725 и 726). Форма Pi 255 и 723 показана на рис. 183, 184; табл. LXIII, фиг. 3. Измерения показывают, что рост бранхиальных пластинок был пропорционален, $l : w$ постоянно. Равномерно увеличивается и угол между латеральным и задним краями. Ширина покрытой кожными зубами поверхности на дорзальной стороне увеличивается, у более молодых особей она равна примерно 1/2 ширины пластинки, у более взрослых около 2/3. У двух более молодых индивидов угол между границей свободной части дорзальной стороны и задним краем 122—129°, а затем приближается к прямому (96—98°). Ширина

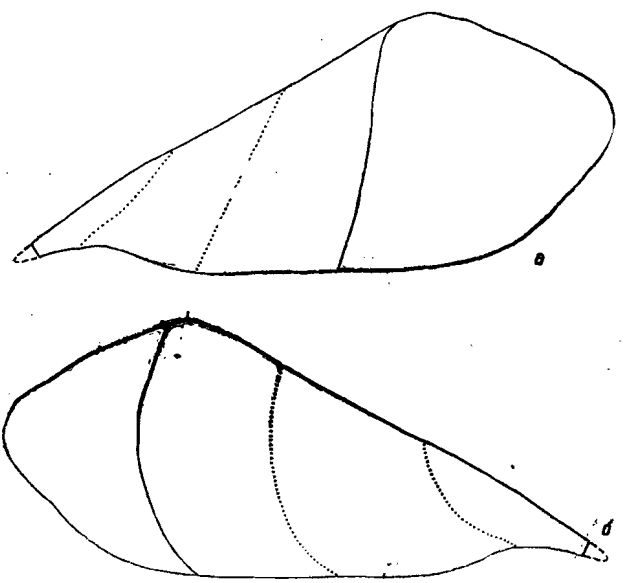



Рис. 183. Бранхиальная пластинка *Psammosteus bergi*.

Pi 255, × 1/3. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Каркси, буртниекские слои.

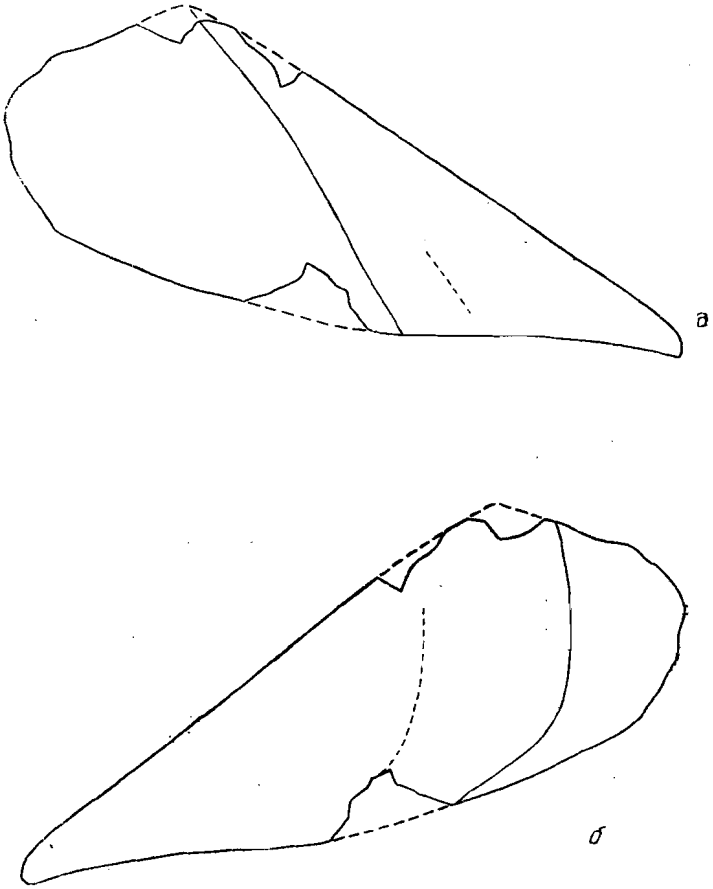


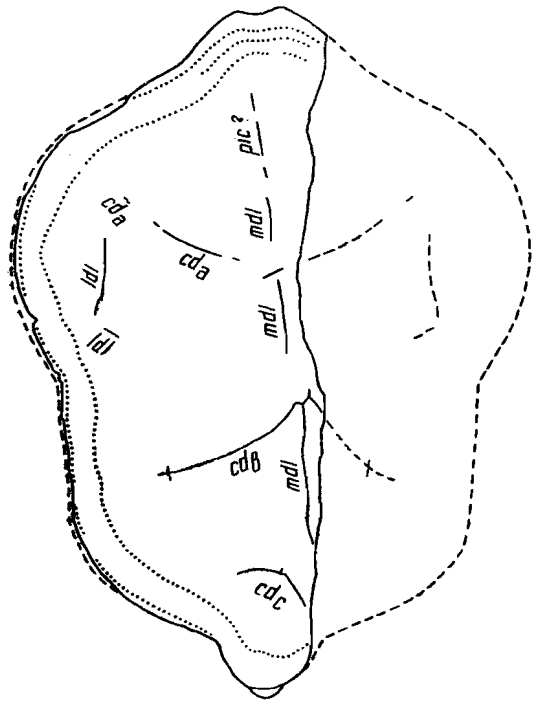

Рис. 184. Бранхиальная пластинка молодой особи *Psammosteus bergi*.

Pi 723, × 1. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Каркси; буртниекские слои.

полосы без скульптуры на вентральной стороне у более молодых особей относительно у́же, чем у более старых.

Дорзальная пластинка (Pi 739, рис. 185) удлиненная, шире спереди, у́же сзади, длина 36,5, ширина 26,5 см, $l : w = 1{,}3$, толщина 1—4 мм. Передняя часть плоская, задняя выпуклая (1,5 см), с неглубоким продольным углублением. В середине переднего выпуклого края небольшая вырезка, боковые края слегка вогнутые, задний имеет выступ, в середине которого на внутренней стороне утолщение длиной 3,5 и толщиной 0,9 см. Кожные зубы отпали. Сохранились следы тессер, многоугольных в центре, удлиненных на периферии, и каналы боковой линии в виде борозд или трубочек. Система каналов (рис. 186) состоит из двух пар медиальных и латеральных дорзальных каналов и из трех поперечных комиссур. Задняя комиссура спереди дугообразно выпуклая. Впереди от медиальных каналов находятся, вероятно, пинеальные.

Следы тессер и кожные зубы сохранились на фрагменте передней части (Pi 161, рис. 187; табл. LXIV, фиг. 2). Кожные зубы мелкие,




плоские, веерообразные, неправильные, с небольшими частыми зубчиками, сливающиеся местами в короткие гребешки, 33—36 на 1 см. Величина и форма их примерно такие же, как на бранхиальной пластинке. Латеральная сторона положе медиальной и зубчики здесь заметнее. Диаметр ромбических или асимметричных тессер в центре 2—5 мм. Сохранились часть медиального канала и передние комиссуры.

Рис. 185. Дорзальная пластинка *Psammosteus bergi*.

Pi 739, × 1/4. $cd_{a-c}$ — дорзальные поперечные комиссуры; *ldl* — латеральный дорзальный, *mdl* — медиальный дорзальный, *pic* ? — пинеальный ? канал. Каркси; буртиекские слои.

На фрагменте задней части (Pi 727, рис. 188) видны средняя комиссура и медиальные дорзальные каналы, расположенные дальше друг от друга, чем на Pi 739. Сравнение каналов на Pi 739, 161 и 727 показывает, что система каналов не строго симметрична и расстояние между комиссурами и каналами варьирует.

Пластинка молодой особи (Pi 728, рис. 189) ромбическая. Примерно четверть ее обломана. Длина ~15,8, ширина ~13,5 см, $l : w = 1{,}2$, толщина 1—1,5 мм. Она короче и шире, чем у старого индивида. Задняя часть слабее развита, утолщение отсутствует. Форма и величина небольших тессер, большинство которых отпало, такая же, как в центральной части пластинок старых особей. Кожные зубы так-

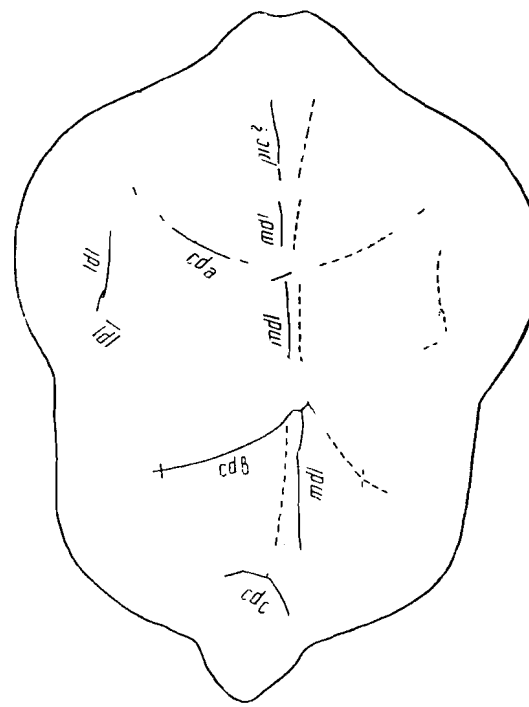



Рис. 186. Реконструкция каналов боковой линии дорзальной пластинки *Psammosteus bergi*.

× 1/4. $cd_{a-c}$ — дорзальные поперечные комиссуры; *ldl* — латеральный дорзальный, *mdl* — медиальный дорзальный, *pic* ? — пинеальный ? канал.

же сходны, хотя не образуют гребешков. Они асимметричные или веерообразные, 32—38 на 1 см.

Фрагмент коньковой чешуи, длиной примерно 2 см, покрыт довольно длинными гребешками (табл. LXIV, фиг. 3).

Сравнение. Стенобазальные бранхиальные пластинки весьма близки к пластинкам *Ps. maeandrinus* и *Ps. praecursor*; $l:w$ у них одинаковое — 1,4, полоса без скульптуры на вентральной стороне одинаково широкая, сходно и образование гребешков из кожных зубов. Своеобразен изгиб латеральной части бранхиальной пластинки в дорзальную сторону. Мелкие, легко отпадающие тессеры, покрывающие всю поверхность дорзальной

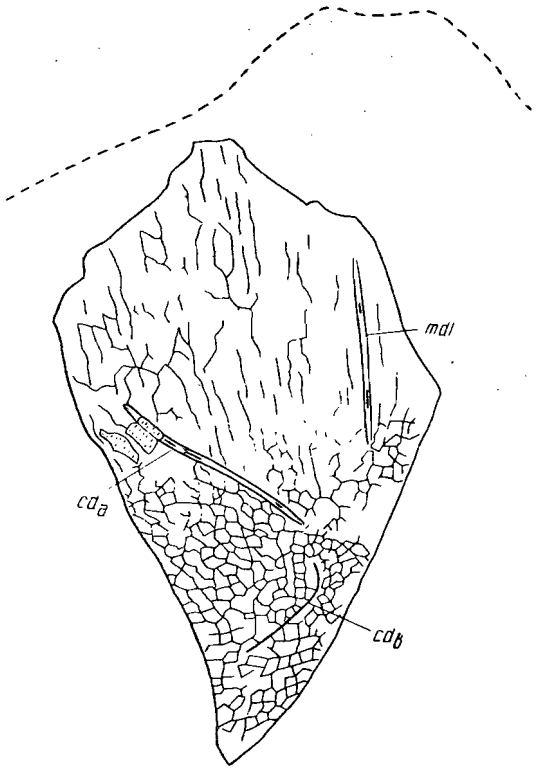



Рис. 187. Фрагмент передней части дорзальной пластинки *Psammosteus bergi*.

Pi 161, × 1/2. *mdl* — медиальный дорзальный канал; $cd_a$ — первая дорзальная поперечная, $cd_b$ — вторая дорзальная поперечная комиссура. Каркси; буртниекские слои.

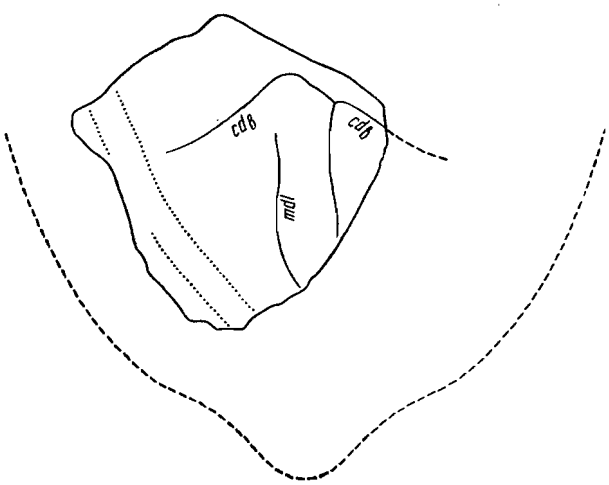



Рис. 188. Фрагмент задней части дорзальной пластинки *Psammosteus bergi*.

Pi 727, × 1/3. *mdl* — медиальный дорзальный канал; $cd_b$ — вторая дорзальная поперечная комиссура. Каркси; буртниекские слои.

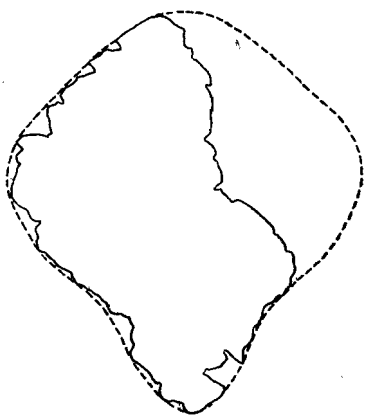
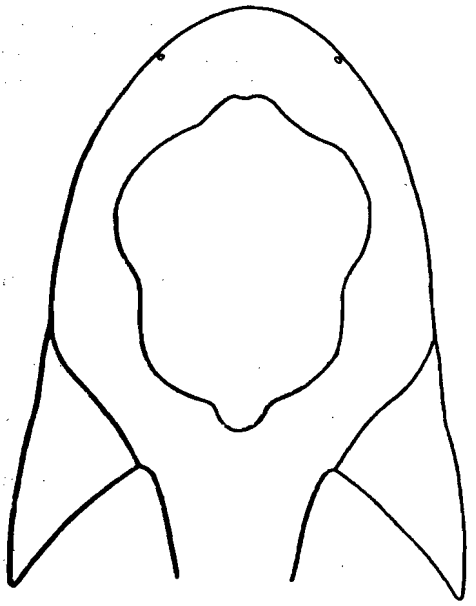


Рис. 189. Дорзальная пластинка молодой особи *Psammosteus bergi*.

Pi 728, × 1/3. Каркси; буртниекские слои.



пластинки, ясно выраженные каналы боковой линии и бороздообразные линии нарастания в краевой части характеризуют многие виды *Psammosteus*.

Рис. 190. Реконструкция дорзальной стороны *Psammosteus bergi*, × 1/8.

*Psammosteus* sp. 1.

Табл. LXV; рис. 191

1942. *Schizosteus* ? n. sp. — Gross, стр. 409—410; рис. 1.

Геологический возраст и распространение. Средний девон, буртниекские слои, около Мазсалацы на р. Салаце и, возможно, на р. Гауе около хут. Рамниеки (Латвия).

История изучения. В. Гросс в 1942 г. дал краткое описание бранхиальной пластинки, приближающейся по форме к *Psammosteus*, а по скульптуре к *Schizosteus striatus*. Так как у Мазсалацы не были найдены остатки с тессерами, В. Гросс поместил эту новую форму под вопросом в род *Schizosteus*.

Описание. Оригинал Гросса (Pi 253) — левая бранхиальная пластинка с обломанным латеральным углом и внутренним краем (рис. 191). Реконструкция ее сделана по сходным с ней бранхиальным пластинкам *Ps. bergi*. Длина вдоль границы свободной части 10 см, толщина в латеральной части до 7, в медиальной 4—5 мм. Латеральный, выпуклый, край толстый и сильно стерт. Задний край, немного вогнутый, около латерального угла также несколько стерт. Свободная часть плоская, латеральный угол незначительно загибается вниз. Дорзальная сторона медиальной части немного вогнута. Обе стороны пластинки почти одинаково покрыты скульптурой. Ширина покрытой скульптурой поверхности, которая имеет вогнутую в сторону латерального края границу, на дорзальной стороне 7,5 см. На вентральной стороне граница сильно извилиста, а ширина поверхности со скульптурой достигает 9,3 см.

Кожные зубы (табл. LXV) удлиненные, реже неправильные, с короткими, но ясно выраженными (особенно на медиальной стороне зуба) зубчиками, сливающиеся в короткие, около латерального края более длинные гребешки, дальше от которого чередуются ряды параллельных и поперечных к латеральному краю кожных зубов (сходно с

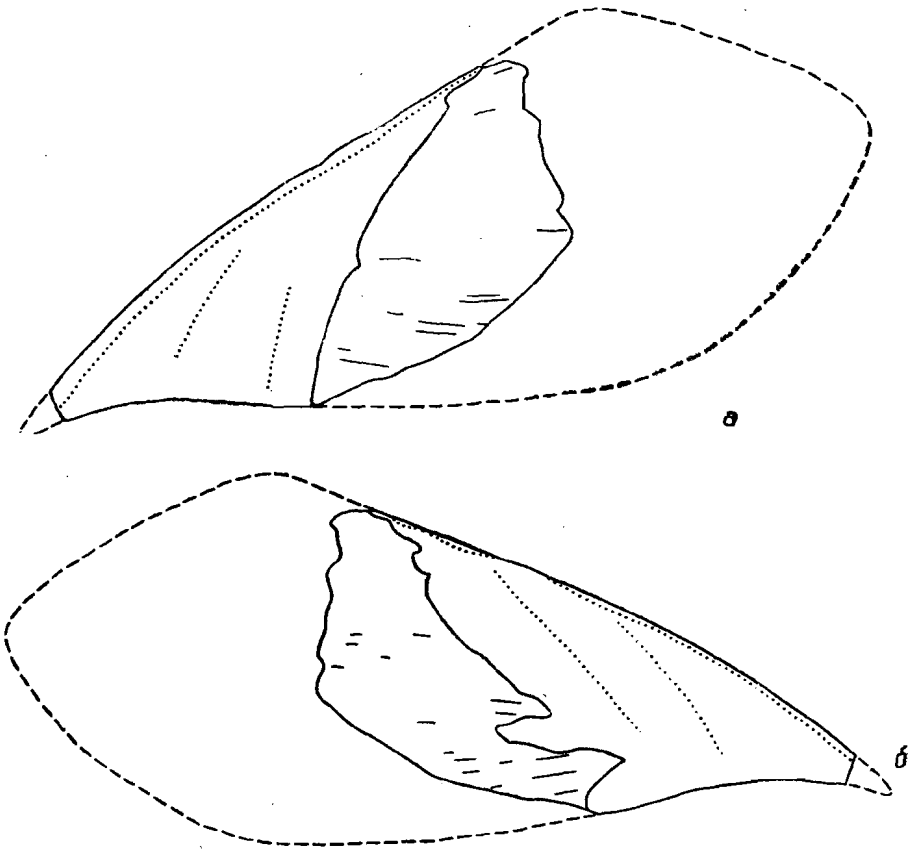



Рис. 191. Левая бранхиальная пластинка *Psammosteus* sp. 1.
Pi 253, × 1/2. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Р. Салаца, Мазсалаца; буртниекские слои.

*Tartuosteus* (?) *luhai*). Кожных зубов и гребешков на дорзальной стороне 30—32 на 1 см, на вентральной — 30—34, около латерального края 24—28 на 1 см. К этому же виду принадлежит, возможно, и другая сильно стертая и массивная бранхиальная пластинка Pi 721.

Сравнение. Форма бранхиальной пластинки, ее латерального и заднего краев, величина кожных зубов, сливающихся в гребешки, сближают ее с *Ps. bergi*, но наружный угол пластинки, по-видимому, не загибается дорзально; ширина свободной части на дорзальной стороне почти равна ширине ее на вентральной; граница кожных зубов на вентральной стороне извилиста, у *Ps. bergi* дугообразна; скульптура напоминает больше скульптуру *Tartuosteus* (?) *luhai*. Почти равная ширина свободной части на обеих сторонах сближает *Psammosteus* sp. 1 с более поздними представителями этого рода, например с *Ps. praecursor*. Возможно, что пластинка принадлежит новому, несколько более позднему, чем *Ps. bergi*, виду *Psammosteus*. Из-за недостаточности материала вид пока не выделяется.

## *Psammosteus praecursor* Obruchev, 1947

Табл. LXVII, фиг. 1—5; табл. LXVIII, фиг. 1—4; табл. LXIX, фиг. 1—2; табл. LXXII, фиг. 1, 4; табл. LXXVI, фиг. 1; рис. 180, 192, 193

1942. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Gross, стр. 386, 387, 390, 411 (pars).
1947. *Psammosteus praecursor* n. sp. — Обручев, стр. 519; рис. 1, 2в.
1950. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Gross, стр. 24, 29.

Происхождение названия: praecursor — передовой, предшественник (по отношению к *Ps. maeandrinus*).

Голотип. Правая бранхиальная пластинка (табл. LXIX, фиг. 2), колл. Л. А. Истратовой, 1928; ПИН, № 220/384. Р. Оредеж, левый берег, с. Ям-Тесово, старицкие слои (нижняя часть аматских слоев) франского яруса верхнего девона.

Диагноз. Ширина бранхиальных пластинок почти в три раза больше длины основания. Тессеры средних пластинок неправильной формы, мелкие. Кожные зубы на бранхиальной пластинке располагаются выпуклыми дистально рядами, у краев почти параллельными последним, часто сливаются в гребешки. Между крупными кожными зубами попадаются мелкие.

Геологический возраст и распространение. Аматские слои (старицкие и подснетогорские слои) франского яруса верхнего девона. Р. Оредеж и ее приток Тесовка, район дер. Бор и Ям-Тесово, рч. Удрайка (приток р. Луги), низовья р. Великой (Писковичи, Муромицы), р. Даугава против Паста-муйжа. Косминские слои Тимана: р. Цильма и Выучейская скважина (?).

История изучения. В 1947 г. был дан краткий диагноз и реконструкция вентральной стороны этого вида, оказавшаяся ошибочной (см. стр. 218). В дальнейшем вид был найден и в ряде других местонахождений, кроме указанного тогда типового. Фрагментарные остатки *Ps. praecursor* часто неотличимы от *Ps. maeandrinus* и определялись как таковые (Геккер, Филиппова и Бархатова, 1932; Gross, 1942).

Описание. Средние пластинки, лишенные кожных зубов, можно отнести к этому виду лишь условно, только потому, что они найдены в типовом местонахождении (Ям-Тесово). По своей тонкости и сужающейся назад форме они могли бы принадлежать *Psl. undulata*, но остатки этого вида крайне редки в типовом местонахождении *Ps. praecursor*, так что более вероятно, что именно к последнему относятся описываемые вентральные пластинки.

Вентральная пластинка представлена двумя полными экземплярами и одним фрагментарным. Один из полных экземпляров (табл. LXVIII, фиг. 2) имеет 34 см в длину и 21,2 в ширину по прямой. Передняя часть сильно выпуклая (высота выпуклости 4 см), задняя — плоская. Передний конец закругленный, с маленькой вырезкой посредине. Передне-боковые и задне-боковые края почти прямые, образуют боковые углы в 140°, немного позади середины длины пластинки. Задний край, длиной 6 см, немного вогнут. Кожные зубы не сохранились, но имеются слабые следы мелких тессер.

Второй экземпляр (табл. LXVIII, фиг. 1) короче и площе первого, имеет 27,7 см в длину и 18,2 в ширину по прямой, высота выпуклости близ переднего конца 2,7 см. Передний конец так же закруглен и несет маленькую вырезку, как на первом экземпляре, но задняя, плоская часть сильно сужена в короткий отросток до 3,3 см ширины. Боковые края выпуклые в передних двух третях, вогнутые в задней трети. Наибольшая ширина находится немного позади середины длины пластинки.

В наших коллекциях нет даже фрагментов пластинок с сохранившимися тессерами, которые можно было бы уверенно отнести к *Ps. praecursor*. Только очень условно можно описать здесь обломок с шестью тессерами (табл. LXXII, фиг. 4). Тессеры имеют 2,5—4,5 мм в диаметре, кожные зубы до 0,8 мм в длину и 0,6 в ширину, считая с зубчиками (числом 8—12). Концентрическое расположение кожных зубов слабо выражено, они вытянуты в большинстве в одном направлении, расположены неплотно, зубчики хорошо развиты, острые, иногда с шишечками. Среди кожных зубов нормальной величины встречаются мелкие.

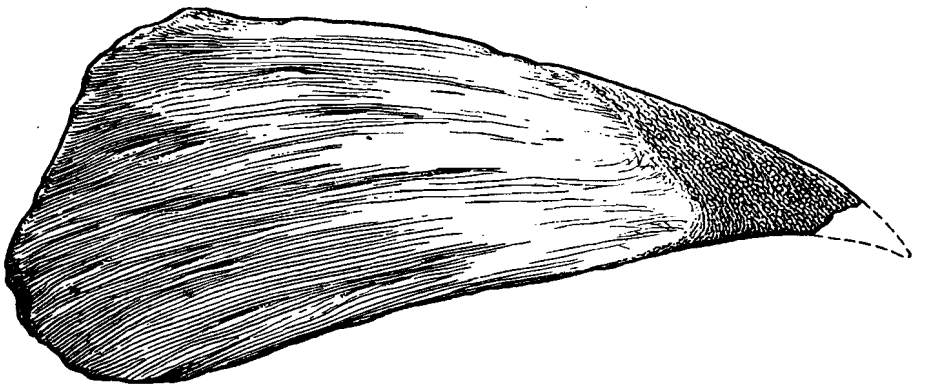


Рис. 192. Бранхиальная пластинка *Psammosteus praecursor*, вентральная сторона.

Центр. геол.-разв. музей, Ленинград, № 567/3356. Р. Оредеж, Ям-Тесово; старицкие слои.

Бранхиальные пластинки. Голотип — почти целая пластинка, 23 см шириной и 8,5 см длиной у основания. Наружный край слабо выпуклый, задний — вогнутый. Дистальный конец узкий. Толщина пластинки 2—5 мм, оба края тонкие.

Вентральная сторона (табл. LXIX, фиг. 2*а*) покрыта кожными зубами только дистально на $^1/_4$ ширины и по краям. Граница кожных зубов дугообразная, дистально выпуклая, ряды кожных зубов такие же. Кожные зубы мелкие, около 30 на 1 см, дистально — крупные, образуют косые ряды от наружного края назад и дистально.

На дорзальной стороне кожные зубы занимают еще меньшую площадь, остальная поверхность несет крупные и мелкие борозды. Они расположены так же, как на вентральной стороне (табл. LXIX, фиг. 2*б, в*). У дистального конца их 18 на 1 см. Очень часто встречаются мелкие кожные зубы между крупными.

Кожные зубы разной формы — треугольные, многоугольные, почти прямоугольные, обычно вытянутые вдоль ряда и часто сливающиеся в короткие гребешки. Зубчики в проксимальной части короткие, в дистальной — длиннее.

На других экземплярах более сильно выражено слияние кожных зубов в гребешки (табл. LXVII, фиг. 3), ряды которых у заднего края заворачивают дистально (табл. LXVII, фиг. 5). Зубчики гребешков могут быть развиты более сильно (табл. LXVII, фиг. 4), в результате чего получается рисунок, не отличимый от *Ps. maeandrinus*. На дистальном конце (табл. LXVII, фиг. 4) кожных зубов может быть 10—12 на 1 см.

Для реконструкции бранхиальной пластинки (рис. 192) использован другой экземпляр, № 567/3356, так как на голотипе основание неполное.

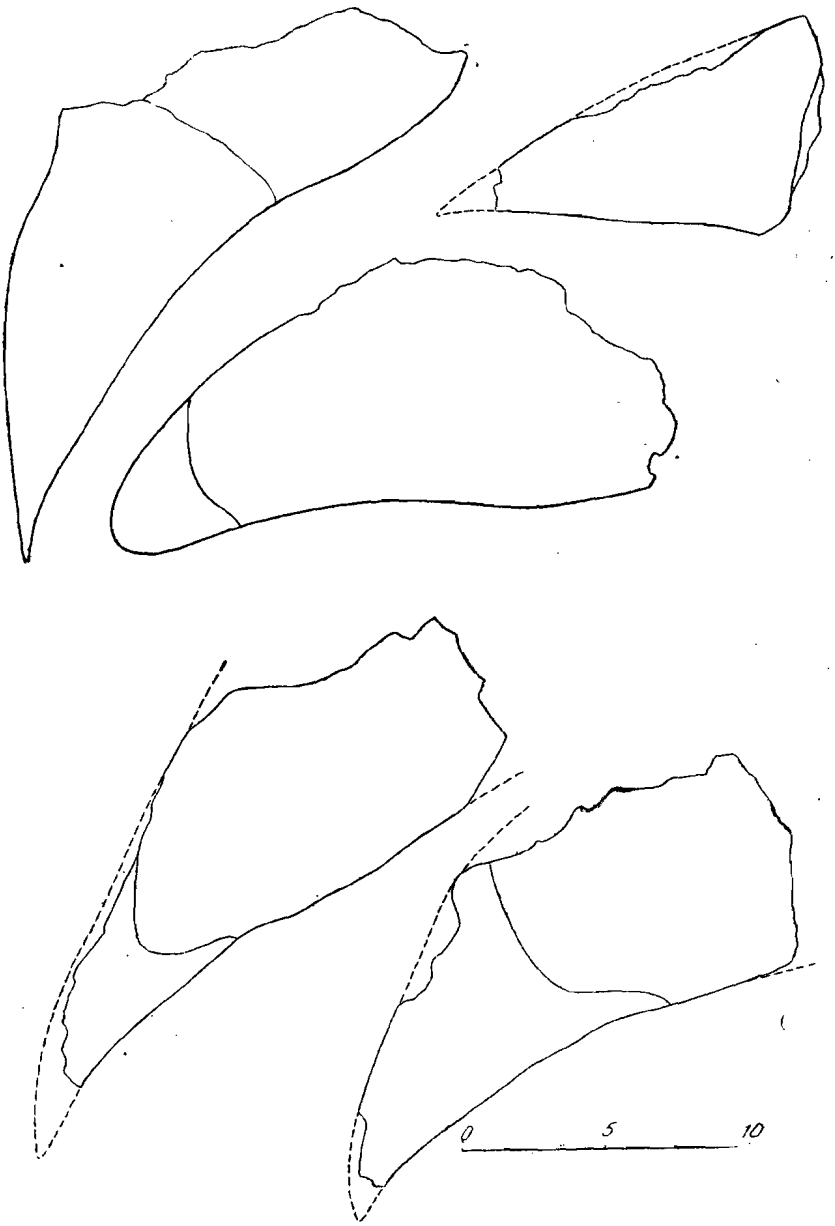



Рис. 193. Бранхиальные пластинки *Psammosteus praecursor*.
ПИН, № 1737/19-23. Р. Даугава против Паста-муйжа; аматские слои.

Длина основания на этом экземпляре 8,5 см, у образца 220/417 — около 12 см. Бранхиальные пластинки загнуты в вентральную сторону, если не уплощены при фоссилизации, как совершенно плоский голотип.

Несколько отличен экземпляр № 220/392. Проксимальный конец пластинки здесь зазубрен, на вентральной стороне сохранились две длинные тессеры с очень мелкими кожными зубами, на дорзальной имеются сосочки, необычные для бранхиальных пластинок.

Коньковые чешуи (табл. LXVII, фиг. 2; табл. LXVIII, фиг. 3—4) отличаются вытянутыми кожными зубами с сильно выраженными зубчиками и присутствием мелких кожных зубов среди крупных.

Хвостовые чешуи — мелкие, 6—13 мм длиной, несут несколько удлиненные кожные зубы, заостренные к заднему концу, с сильно развитыми зубчиками (табл. LXXII, фиг. 1).

Сравнение. *Ps. praecursor* по форме бранхиальных пластинок и характеру кожных зубов на них очень близок к *Ps. maeandrinus*, отличаясь более длинным основанием бранхиальных пластинок и значительно меньшей площадью развития кожных зубов. Кожные зубы на бранхиальных пластинках проще и мельче, зубчики развиты более равномерно с обеих сторон, чем у *Ps. maeandrinus*. Присутствием на бранхиальных пластинках мелких кожных зубов среди крупных *Ps. praecursor* похож на *Psammolepis heteraster*, на коньковых чешуях — на *Psl. undulata*.

К *Ps. praecursor*, вероятно, относится несколько образцов из косминских слоев р. Цильмы на Тимане. Наиболее полный из них — бранхиальная пластинка без дистального конца (табл. LXVII, фиг. 1), изображенная И. В. Рогоном (Rohon, 1899, рис. 4) в качестве *Psammosteus arenatus*. У образца, открытого с дорзальной стороны, больше половины ширины занято бесскульптурной бороздчатой поверхностью. В целом виде обе части, покрытая кожными зубами и бесскульптурная, были, вероятно, равны. Граница между ними, слегка выпуклая дистально, идет наискось от переднего края к заднему. Ей параллельны полосы нарастания наружной части. Передний край слегка выпуклый, стертый, задний — прямой. Длина образца у основания 5,5 см, ширина в сохранившейся части 8 см. Кожные зубы (табл. LXXVI, фиг. 1) мелкие, 18—20 на 1 см, субквадратной или эллиптической формы с хорошо выраженными зубчиками, образуют ряды в разных направлениях. Иногда они вытянуты параллельно переднему краю.

Геологический возраст и распространение. Косминские слои Северного Тимана, то есть аналог аматских — снетогорских слоев Главного поля. Река Цильма, ниже устья Рудянки, левый берег (обн. 50 и 53 Ф. Н. Чернышева) и правый берег (обн. 248 А. А. Малахова).

## *Psammosteus maeandrinus* Agassiz, 1844

Табл. LXX, фиг. 1—3; табл. LXXI, фиг. 1; табл. LXXII, фиг. 2—3; табл. LXXXVI, фиг. 2; рис. 194

1840. *Placosteus maeandrinus* — Agassiz, стр. XXXIII (nomen nudum).
1844. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Agassiz, стр. 104 (non 155); табл. 27, фиг. 5, 6.
1844. *Ctenacanthus serrulatus* Agassiz — Agassiz, стр. 119; табл. 33, фиг. 24.
1845. *Placosteus maeandrinus* Agassiz — Murchison, Verneuil, Keyserling, I, стр. 47.
1845. *Placosteus maeandrinus* Agassiz — Agassiz, стр. 404.
1845. *Ctenacanthus serrulatus* Agassiz — Agassiz, стр. 410, 418.
1845. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Agassiz, стр. 417.
1846. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Eichwald, стр. 301.
1857. *Aterolepis* ? — Pander, стр. 21 (pars); табл. 7, фиг. 17.
1860. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Eichwald, стр. 1516 (pars).
1891a. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Woodward, стр. 126—127 (pars).
1915. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Kiaer, стр. 34—36 (pars); рис. 8; табл. 6, фиг. 4—6 (non табл. 4, фиг. 1).
? 1924. *Asterolepis* (?) — Вебер, стр. 135.
1931. *Psammosteus* (*Dyptychosteus*?) *maeandrinus* Agassiz — Обручев, стр. 94.
1933a. *Psammosteus* ? *serrulatus* Agassiz — Gross, стр. 5; табл. 2, фиг. 13—15, рис. 5.
1942. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Gross, стр. 393, 408, 411 (pars) (non 386, 387, 390); рис. 2B.

1947а. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Обручев, стр. 518, рис. 2а.
1947б. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Обручев, стр. 197; табл. LI, фиг. 3, 4.
1950. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Gross, стр. 30, 33, 34 (non 24, 29).
1953. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Обручев, стр. 299.
1958. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Обручев, стр. 48.

Происхождение названия: по извилистой форме дентиновых гребешков на бранхиальных пластинках (Maeander — река в Малой Азии).

Голотип. Фрагмент бранхиальной пластинки (Agassiz, 1844, табл. 27, фиг. 5—6); коллекция В. Букланда, Оксфордский музей, Англия. Р. Сясь, 40 км к югу от Новой Ладоги, снетогорские слои франского яруса верхнего девона (см. ниже, стр. 233).

Диагноз. Бранхиальные пластинки с довольно широким основанием, постепенно сужаются к концу, тонкие, плоские, вогнутые снизу, передним краем загнуты вниз, покрыты на значительном протяжении кожными зубами, сливающимися в гребешки, проходящие, за исключением проксимальной части, параллельно длинной оси пластинки.

Геологический возраст и распространение. Снетогорские слои нижнефранского подъяруса верхнего девона. Главное девонское поле, с СВ на ЮЗ: Андомская гора; р. Свирь, «Долгая гора» и р. Пидьма; р. Оять у дер. Вачукинцы и Нижнее Подгорье; р. Сясь между Монцевом (типовое местонахождение) и Кулаковой; р. Волхов, между Петропавловским и Гостинопольем; р. Великая ниже Пскова (Снетная гора и Писковичи); рч. Остенка к северу от Пскова; каменоломня в дер. Б. Васцы Псковского р-на; Вастселийна на ЮВ Эстонии; р. Даугава у Плявинас и Кокнесе.

Указания на нахождение *Ps. maeandrinus* в аматских (подснетогорских) слоях (например, Геккер, Филиппова и Бархатова, 1932; Gross, 1942) относятся к *Ps. praecursor* (см. выше), фрагменты которого часто неотличимы от *Ps. maeandrinus*. В работе Р. Ф. Геккера и др. (1932, стр. 26 и сл.) под названием снетогорских слоев описаны аматские, действительный же аналог снетогорских слоев на р. Сяси составляет нижнюю часть слоев, описанных в качестве псковских, и неотличимую от последних.

История изучения. *Ps. maeandrinus* был описан Л. Агассисом (Agassiz, 1844, стр. 104) по одному фрагменту бранхиальной пластинки с продольными зазубренными гребешками, происходящему из Ладоги и переданному автору Р. Мурчисоном.

Одновременно Л. Агассис (стр. 119) описал два обломка ихтиодорулита под названием *Ctenacanthus serrulatus* из Кокенгузена (Кокнесе, на Даугаве), хорошо характеризующиеся своеобразной формой ребер, не непрерывных, а представляющих собой некоторое количество маленьких выступов, удлиненных и вытянутых в ряд и несущих поперечные зубцы.

Основанные на таком скудном материале с неточными указаниями местонахождений эти описания вызвали значительную таксономическую путаницу в эпоху, когда стратиграфия девона Главного поля была практически не изучена. Приходится подробно изложить историю всех превратностей, испытанных этими видами, чтобы разобраться, что является типом вида и типовым местонахождением.

Л. Агассис (Agassiz, 1844, стр. 153), Э. Эйхвальд (Eichwald, 1846, стр. 295) и Х. Пандер (Pander, 1857, стр. 21) идентифицировали с *Clenacanthus serrulatus* упомянутый Э. Эйхвальдом (Eichwald, 1844, стр. 826) *Ct. ornatus* из дер. Марьина на р. Славянке, то есть из наровских слоев среднего девона. Однако последний, что бы он ни представ-

лял собой, ничего общего с *Ct. serrulatus* из верхнего девона иметь не может.

Вместе с тем Х. Пандер (Pander, 1857, стр. 21) указал, что *Ct. serrulatus* неотличим от *Psammosteus*, а Э. Эйхвальд (Eichwald, 1860, стр. 1616), хотя и с вопросом, поместил его в синонимику *Ps. maeandrinus*. А. С. Вудворд (Woodward, 1891, стр. 126) решительно поместил его в синонимику *Ps. maeandrinus* наряду с *Coccosteus megalopteryx* Trautschold.

Однако В. Гросс (Gross, 1933a, стр. 15) под названием *Psammosteus ? serrulatus* Agassiz описал фрагменты бранхиальных пластинок из d. o. 1 (то есть из снетогорских слоев) Кокнесе, Плявинас и Вастселийна. У этой формы кожные зубы «похожи на кожные зубы *Ps. maeandrinus*, но тоньше и правильнее их, а их лучи менее густы. Расположение параллельно продольной оси шипа позволяет сразу отличить их от *Ps. maeandrinus*» (Gross, 1933a, стр. 16). Однако под *Ps. maeandrinus* в этой работе В. Гросс понимает вид из верхнего Олд-Ред, то есть из горизонта *e* (=снежским и надснежским слоям) с крупными кожными зубами, располагающимися поперечными рядами на бранхиальной пластинке (=*Ps. falcatus*), что противоречит описанию Агассиса. Это показывает, как важно выяснить местонахождение и возраст оригинала *Ps. maeandrinus*.

Уже Х. Пандер (Pander, 1857, стр. 21, сноска) и Э. Эйхвальд (Eichwald, 1860, стр. 1516) указали, что возле Ладоги выходят только силурийские (=ордовикские) отложения. Х. Пандер даже предположил, что оригинал Агассиса происходит с Андомской горы, где подобные остатки многочисленны. Л. Агассис и сам относил к *Ps. maeandrinus* полученные им от Э. Эйхвальда фрагменты с этикеткой *Microlepis*, происходившие с восточного берега Онежского озера (то есть с Андомской горы) (Agassiz, 1844, стр. 155; Eichwald, 1846, стр. 301).

Есть, однако, точные указания на происхождение и судьбу оригинала *Ps. maeandrinus*. Р. Мурчисон (Murchison, Verneuil and Keyserling, 1845, стр. 47, сноска) сообщает: «Мы обязаны коллекции, собранной г. Странгвейсом и находящейся ныне в Музее д-ра Букланда в Оксфорде, прекрасным образцом очень своеобразного ихтиолита, найденного в красном песчанике между Н. Ладогой и Тихвином, которому профессор Агассис дал название *Placosteus maeandrinus*».

В письмах Л. Агассиса Р. Мурчисону, содержащих списки «ихтиолитов» из девона России и помещенных во 2-м томе «Геологии Европейской России и Уральских гор» (Agassiz, 1845, стр. 404), местонахождение *Placosteus maeandrinus* обозначено: «река Сясь, 40 верст к югу от Ладоги». Взятые вместе, эти два указания совершенно точно определяют местонахождение в большом обнажении на правом берегу р. Сяси между Монцевом и Яхновом — единственном месте, где дорога из Новой Ладоги в Тихвин проходит возле реки. Здесь бранхиальные пластинки *Psammosteus*, вполне отвечающие описанию *Ps. maeandrinus* Л. Агассиса, встречаются довольно часто в снетогорских слоях, то есть в том же горизонте, что и «*Ctenacanthus serrulatus*» в Прибалтике.

Сравнение образцов бранхиальных пластинок снетогорских слоев на всем протяжении от Андомской горы до р. Даугавы убеждает в их полной идентичности и принадлежности к одному виду. Хотя изображения Л. Агассиса (Agassiz, 1844, табл. 27, фиг. 5, 6 и табл. 33, фиг. 24) сильно отличаются друг от друга, но это находит себе объяснение в том, что изображены разные участки бранхиальных пластинок — у наружного края дистальной части для *Ct. serrulatus* и средней части поверх-

ности для *Ps. maeandrinus*, гребешки которого очень изменчивы по форме (ср. табл. LXXI, фиг. 1*б* и 1*в*). Кроме того, рисунки выполнены разными художниками.

После Агассиса название *Ps. maeandrinus* стало применяться к остаткам псаммостеид из разных мест и различного возраста. Так, Г. Каде (Kade, 1858, стр. 11—15) под этим названием описал две чешуи и коньковую чешую из валуна лужского (Gross, 1947, стр. 154) или более древнего возраста, так как чешуя (фиг. 2) несет характерную для рода *Schizosteus* бахрому из гребешков по заднему краю. По-видимому, все изображенные Каде под названиями *Ps. maeandrinus* и *Ps. arenatus* (упомянутые и в Каталоге Британского музея естественной истории (Woodward, 1891a, стр. 127) под этими же названиями) остатки принадлежат одному из видов *Schizosteus*, а не *Psammolepis*, как писал В. Гросс (Gross, 1947, стр. 154).

Э. Эйхвальд (Eichwald, 1860, стр. 1516) в качестве местонахождений *Ps. maeandrinus* приводит, кроме Андомы, также Кремон (= Кримулда на р. Гауе), где этот вид не может быть представлен.

Из перечисленных в Каталоге Британского музея (Woodward, 1891a, стр. 126—127) под названием *Ps. maeandrinus* образцов только один, по указанию Э. И. Уайта (письмо 26. VI 1939), принадлежит этому виду, именно один из двух «шипов с р. Сясь» (№ P. 4493), другой — *Ps. megalopteryx*, образец № P. 2229 из Лифляндии — неопределимый фрагмент, а три «шипа» № 35019a, b — из коллекции Г. Каде упомянуты выше.

И. Киер (1915, стр. 35) объединил все четыре вида Агассиса под названием *Ps. maeandrinus*. Изображенные им фрагменты относятся лишь частью к этому виду (бранхиальная пластинка с «реки» Андома, рис. 8 и табл. VI, фиг. 4—6), тогда как другие (пластинки с р. Гауи у Цесиса, табл. IV, фиг. 1) принадлежат *Psammolepis paradoxa*.

Описание. Медиальные пластинки найдены только в обломках, которые относятся к *Ps. maeandrinus* лишь условно. Только на одном фрагменте сохранились тессеры (табл. LXX, фиг. 1), имеющие сравнительно крупные размеры, 4—10 мм в длину. Тессеры граничат друг с другом по прямым линиям и имеют форму удлиненных, более или менее правильных шестиугольников (иногда четырех-, пяти- семиугольников). В центре тессеры расположен округленный кожный зуб, окруженный 8—11 рядами овальных, реже бобовидных или треугольных кожных зубов. Иногда тессеры сливаются попарно, так что их центры расположены эксцентрически, близко друг к другу. Кожные зубы достигают 0,7 мм в длину и 0,4 в ширину. Их зубчики очень короткие, довольно широкие, часто плохо развиты, так что сосчитать их трудно. По-видимому, их около 12. Кожные зубы очень мало выпуклы даже там, где это не может быть объяснено стиранием, то есть в углублениях между тессерами. Их поверхность гладкая, зубчики на нее не продолжаются.

Пинеальная пластинка (табл. LXXXVI, фиг. 2), условно отнесенная к этому виду, имеет вид маленького полого гриба 7,5 мм в длину, 6 мм в ширину, 6 мм в высоту. Верхняя поверхность ровная, покрыта кожными зубами, расположенными, как на тессерах, вокруг центра, лежащего у края (фиг. 2*б*). Центральный кожный зуб округлый, остальные бобовидные или трапециевидной формы, до 1,3 мм длиной. Бока, или ножка, «гриба» (фиг. 2*а*) более или менее вогнутые, покрыты мелкими кожными зубами, налегающими друг на друга, с резкими ребрышками, сходящимися в верхушке. Верхушки зубов направлены вверх. Такого типа кожные зубы встречаются часто на нижней стороне коньковых чешуй разных видов псаммостеид. В то время как

на верхней поверхности насчитывается 21 кожный зуб на 1 см, на боках их 44. «Корень» «гриба» возле отверстия внутренней полости лишен кожных зубов. Кожные зубы на боках «гриба» свидетельствуют о том, что он был окружен со всех сторон кожным карманом, доходившим почти до его основания. Внутренняя полость идет наискось к тому концу верхней поверхности, где расположен центр колец кожных зубов. Этот конец, следовательно, был задним (стр. 171 и 213).

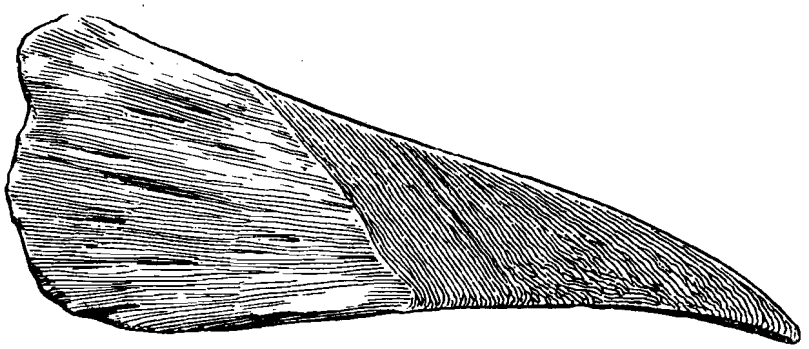


Рис. 194. Бранхиальная пластинка *Psammosteus maeandrinus*, реконструкция.
ПИН. № 220/684 (табл. LXX, фиг. 3). Андомская гора, снетогорские слои.

Бранхиальные пластинки. Наиболее полно сохранившийся экземпляр (табл. LXX, фиг. 3; рис. 194) имеет в ширину 16, в длину у основания 5,5 см. Другие обломки достигают в длину у основания 4,5; 6,5; 7,5 и 9 см. Толщина упомянутого экземпляра не превышает 4 мм, однако есть обломки, достигающие 9 и 12,5 мм толщины. Это указывает на пределы изменчивости, преимущественно возрастной. Передний (латеральный) край бранхиальной пластинки выпуклый и приостренный, задний — вогнутый и толстый, дистально образует особую заднюю поверхность шириной до 5 мм. Пластинка изогнута так, что дистальная часть наклонена на 45° по отношению к проксимальной. Толщина ее, сходя на нет к основанию, постепенно увеличивается к вершине.

Массивная губчатая ткань по переднему краю развита не сильно, часто здесь сохраняются кожные зубы. Последние очень разнообразной формы, как правило, образуют продольные гребешки, параллельные длинной оси пластинки. Но при ближайшем рассмотрении их расположение оказывается более сложным. Сравнительно небольшая часть пластинки у основания свободна от кожных зубов, на спинной стороне несколько бóльшая, чем на брюшной. Граница покрытого кожными зубами пространства проходит наискось спереди назад и дистально. Параллельно этой границе и идут гребешки кожных зубов, постепенно, а иногда внезапно переходя в продольные ряды, особенно у переднего края. В дистальной части они параллельны переднему краю и, следовательно, под косым углом оканчиваются у заднего (табл. LXX, фиг. 3 и табл. LXXI, фиг. 1*а*, *б*). Форма кожных зубов самая разнообразная. Иногда целая поверхность бранхиальной пластинки покрыта отдельными зубами, округлыми, удлиненными или неправильными, большей же частью они вытягиваются и сливаются в длинные гребешки, иногда неправильные, расположенные наискось к нормальному направлению гребешков (табл. LXXI, фиг. 1*в*). Гребешки в нестертом состоянии вы-

сокие, с высокими же, но обычно короткими зубчиками, развитыми сильнее с проксимально-задней стороны гребешка. При хорошей сохранности видно, что на зубчиках имеются еще шишечки. Как правило, зубчики не ветвятся. Гребешки сильно варьируют и по величине (ширине); их приходится от 14 до 38 на 1 см; ширина их убывает от дистального конца к основанию и от переднего края к заднему, то есть кожные зубы мельчают по мере роста пластинки и особи. Гребешки бывают прямые или изогнутые, примыкающие или в притык друг к другу, или таким образом, что концы их загнуты в разные стороны (табл. LXXI, фиг. 1б; изображено также Агассисом на рисунке *Ctenacanthus serrulatus*). Это свидетельствует об их происхождении из вытянувшихся кожных зубов, которые в ряду, образующем гребешок, расположены диагонально. Это диагональное расположение и сохраняют концы гребешков, тогда как их средняя часть вытягивается вдоль по ряду. Как видно на фотографиях, имеются значительные различия и в длине, и в ширине зубчиков. Так, экземпляр табл. LXXII, фиг. 3 можно было бы описать в качестве особого вида с гладкими валиками, мелкими и короткими зубчиками, если бы не было переходных форм этих элементов даже на одной и той же бранхиальной пластинке.

Отдельные чешуи (табл. LXX, фиг. 2) несут удлиненные негусто посаженные кожные зубы с хорошо выраженными зубчиками. Удлиненные кожные зубы у всех псаммостеид наблюдаются на чешуях хвостовой части тела. По величине кожные зубы соответствуют таковым у тессер.

Коньковая чешуя (табл. LXXII, фиг. 2), найденная вместе с бранхиальной пластинкой (табл. LXXII, фиг. 3) и описанная В. Н. Вебером (1924, стр. 135) как хвостовая чешуя *Asterolepis* (?), условно отнесена к *Ps. maeandrinus*. Кожные зубы, особенно по краям чешуи, вытянуты вдоль последней, их задние концы заострены, зубчики хорошо развиты. Мелких кожных зубов (как у *Ps. praecursor*) между крупными не наблюдается.

Сравнение. *Ps. maeandrinus* — один из трех видов этого рода, у которых кожные зубы более или менее срастаются в гребешки, расположенные у переднего края параллельно ему, обрываясь у заднего под косым (дистально) или прямым углом. Их можно также описать как расходящиеся от переднего угла орнаментированной части пластинки под углом в 45°. У *Ps. bergi* наблюдается более полное, чем у *Ps. maeandrinus*, слияние кожных зубов в более гладкие гребешки с мелкими зубчиками, у *Ps. praecursor*, наоборот, слияние кожных зубов в гребешки менее развито и особенно в проксимальной части кожные зубы более простые. Однако отдельные фрагменты *Ps. maeandrinus* и *Ps. praecursor*, особенно дистальной части бранхиальных пластинок, совершенно неотличимы друг от друга, что и дало повод к указаниям о нахождении *Ps. maeandrinus* в аматских слоях (определения Д. В. Обручева в работе Р. Ф. Геккера, М. Ф. Филипповой и В. П. Бархатовой, 1932, стр. 27, 29; Gross, 1942, стр. 386, 388, 390). *Ps. praecursor* отличается более быстрым расширением бранхиальных пластинок от дистального конца к основанию, которое длиннее, чем у *Ps. maeandrinus*, и меньшей длиной орнаментированной части сравнительно с базальной. Отдельные кожные зубы *Ps. maeandrinus* могут быть неотличимы от кожных зубов *Ps. megalopteryx*, однако даже фрагменты этих видов хорошо различаются.

*Psammosteus levis* Obruchev, n. sp.

Табл. LXXIII, фиг. 1—3; табл. LXXIV, фиг. 1

Происхождение названия: levis — гладкий, по характеру кожных зубов.

Голотип. Дистальный конец правой бранхиальной пластинки (табл. LXXIII, фиг. 1); колл. М. Б. Едемского, ПИН, № 220/635. Восточный берег Онежского озера, Андомская гора, нижнефранский подъярус верхнего девона.

Диагноз. Бранхиальные пластинки короткие и широкие. Кожные зубы расположены на дорзальной стороне поперечными, немного вогнутыми проксимально рядами (по отношению к длинной оси пластинки), на вентральной — выпуклыми проксимально. Они плоские, гладкие, разной формы, обычно расширенной проксимально, часто приближаются к прямоугольной, зубчики очень короткие, неправильной формы, развиты сильнее на проксимальной стороне.

Геологический возраст и распространение. Точный горизонт типового местонахождения (два образца), на Андомской горе неизвестен, однако на р. Сяси в обнажении у хут. Монцево один экземпляр найден в подснетогорских слоях (аматские слои), что и соответствует, вероятно, геологическому возрасту вида. Других находок неизвестно.

Описание. Голотип (табл. LXXIII, фиг. 1) — дистальный конец правой бранхиальной пластинки длиной у излома около 17, шириной 22, толщиной 4 мм. Он немного вогнутый вентрально и выпуклый дорзально. Кончик немного стерт вентрально, но на латеральном крае кожные зубы целы. Пластинка, таким образом, принадлежала молодой особи. Кожные зубы расположены тесно, поперечными (к длинной оси) рядами, на дорзальной стороне очень слабо выпуклыми дистально, на вентральной — сильно выпуклыми проксимально. На 1 см длинной оси приходится 12 рядов кожных зубов. Кожные зубы имеют плоские и даже вогнутые сверху коронки. На дорзальной стороне они часто имеют прямоугольную форму или лопастеобразно расширяются проксимально; на вентральной обычно расширены проксимально, приобретая вытянутую вдоль рядов форму у переднего и заднего краев. Зубчики короткие, мелкие, тупые, сильнее развиты с проксимальной стороны. Более длинные кожные зубы являются продуктом слияния двух-трех кожных зубов и несут следы этого слияния в виде подразделяющих их поперечных углублений.

Паратип. Средняя часть бранхиальной пластинки (табл. LXXIII, фиг. 2) такой же длины, но немного тоньше, покрыта кожными зубами, кроме проксимальной части. Ряды зубов поперечные к длинной оси, на 1 см последней приходится 28 рядов; как обычно у *Psammosteus*, кожные зубы с возрастом мельчают. Коронки слабо выпуклые, сильнее у краев пластинки.

Коньковая чешуя из обнажения у Писковичей на р. Великой, может быть принадлежащая этому виду, несет кожные зубы с более выпуклыми и округлыми коронками, с очень короткими зубчиками (табл. LXXIV, фиг. 1).

Сравнение. Короткие бранхиальные пластинки сближают *Ps. levis* с более поздними видами — *Ps. falcatus* и особенно *Ps. tenuis*. С последним из этих видов сходно и расположение кожных зубов, однако их форма много проще и зубчики короче. Вообще таких плоских

и гладких кожных зубов нет ни у одного из видов *Psammosteus*, да и из других родов только *Schizosteus striatus* несколько похож на *Ps. levis*.

*Psammosteus livonicus* Obruchev, n. sp.

Табл. XCIV, фиг. 1—2

Происхождение названия: livonicus — по латинскому названию Латвии.

Голотип. Бранхиальная пластинка молодой особи (табл. XCIV, фиг. 1); колл. Д. В. Обручева, 1959; ПИН, № 1737/7. Р. Даугава, левый берег против Паста-муйжа (выше Кокнесе), аматские слои нижнефранского подъяруса верхнего девона, песчаник с красными пятнами в основании стенки белого песка, 2—2,5 м ниже подошвы снетогорских доломитов.

Диагноз. Бранхиальная пластинка с довольно длинным основанием, тонкая, кожные зубы на вентральной стороне занимают больше половины ширины. Они крупные, высокие, с резко выраженными ребрышками, взбегающими от зубчиков иногда до верхушки. Зубчики мало ветвятся, концы их как бы отрублены. Поперечные ряды кожных зубов слабо выражены. Между крупными кожными зубами встречаются мелкие.

Геологический возраст и распространение. Найден только в типовом местонахождении на Даугаве, как в верхней, так и в нижней части аматских слоев.

Описание. Бранхиальная пластинка молодой особи (голотип № 1737/7) имеет длину у границы кожных зубов 2,6 см, ширину более 4,8. Толщина не больше 2 мм. Кончик и основание не сохранились. Фрагмент крупной бранхиальной пластинки (табл. XCIV, фиг. 2; № 1737/8) имеет неполную длину 10,5 см, неполную ширину 18 см и максимальную толщину 4 мм. Кожные зубы очень похожи на кожные зубы *Psammolepis venyukovi*, но достигают в дистальной части бранхиальных пластинок более крупных размеров — 9 на 1 см, в проксимальной части 14 на 1 см. Кожные зубы конической формы, сохраняющейся и в дистальной части пластинки, где они редко сливаются по два. Зубчики короткие, с обрубленными концами, редко ветвятся. Они продолжаются в виде резких ребрышек почти до верхушки. В дистальной части пластинки кожные зубы могут образовывать неправильные поперечные ряды. Между ними встречаются мелкие, менее сложные кожные зубы.

На крупном фрагменте бранхиальной пластинки имеется на вентральной стороне круглое углубление, на дорзальной — выступ. Это след зуба какой-нибудь кистеперой рыбы, на вентральной стороне покрытый вторичными более простыми и крупными кожными зубами.

Коньковые чешуи (№ 1737/9) несут крупные удлиненные кожные зубы с такими же зубчиками и ребрышками, как на бранхиальных пластинках.

Сравнение. От *Psl. venyukovi*, который похож по форме кожных зубов, новый вид отличается как псаммостеусовой формой бранхиальных пластинок и их тонкостью, так и величиной кожных зубов и постоянством их формы. От современных ему видов *Psammosteus* он отличается более длинным основанием, величиной и правильной формой кожных зубов, от более поздних, имеющих крупные кожные зубы, — правильной формой последних. Хотя пока остатки этого вида редки, они хорошо отличимы от всех других видов.

### *Psammosteus cuneatus* Obruchev, n. sp.

Табл. LXXVI, фиг. 2; табл. LXXVII, фиг. 1

Происхождение названия: cuneatus — клиновидный, по форме бранхиальной пластинки.

Голотип. Средняя часть левой бранхиальной пластинки (табл. LXXVI, фиг. 2); колл. Д. В. Обручева, 1929; ПИН, № 220/793. Р. Сясь, левый берег, карьер ниже Монцева, против погоста Рождественского, ? аматские слои нижнефранского подъяруса верхнего девона.

Диагноз. Бранхиальная пластинка толстая, быстро сужающаяся, основание было, вероятно, длинное. Кожные зубы крупные, с короткими зубчиками, разнообразной, неправильно угловатой формы. Они не образуют гребешков (?).

Геологический возраст и распространение. Кроме типового местонахождения, может быть, аматские слои на р. Оредеже у Ям-Тесова.

Описание. Голотип — средняя часть бранхиальной пластинки 7 см длины и 6 мм толщины у проксимального излома, 5,5 см длины и 9 мм толщины у дистального, 7,5 см ширины. Латеральный край сильно стерт. Кожные зубы на дорзальной поверхности плохо сохранились, на вентральной (табл. LXXVI, фиг. 2*б*) имеют всевозможные треугольные и многоугольные очертания. Зубчики короткие. На 1 см — 17 кожных зубов, образующих пересекающиеся диагональные ряды, но дугообразных поперечных или продольных рядов незаметно. На вентральной поверхности сидят многочисленные тессеры, большей частью состоящие из одного кольца бобовидных кожных зубов вокруг большого, сильно зубчатого центрального. Здесь пристало три чешуи, вероятно того же вида, несущих удлиненные кожные зубы, более мелкие, чем на бранхиальной пластинке, и с развитыми зубчиками.

Второй экземпляр (табл. LXXVII, фиг. 1), может быть относящийся к этому виду, — почти целая толстая бранхиальная пластинка с сильно стертым дистальным концом и латеральным краем, на большом протяжении лишенная кожных зубов. В дистальной части кожные зубы квадратные и многоугольные, с хорошо заметными зубчиками одинаковой величины и формы на всей поверхности (табл. LXXVII, фиг. 1*б*). На 1 см приходится 18 кожных зубов. На проксимальной части сохранилось некоторое число тессер с такими же кожными зубами, частью образующими ясные кольца.

Сравнение. *Ps. cuneatus* отличается от одновременных видов толщиной бранхиальных пластинок, хотя у *Ps. megalopteryx* и *Ps. bystrowi* встречаются и более толстые. Кожные зубы более простые и с более короткими зубчиками, чем у всех других видов, более плотно сидящие, не образующие дугообразных рядов и не сливающиеся в гребешки.

### *Psammosteus* sp. 2

Табл. LXVI, фиг. 2

Небольшой фрагмент с тессерами из аматских (старицких) слоев в обнажении у с. Ям-Тесово на левом берегу Оредежа пока не может быть отнесен ни к одному из описанных видов псаммостеид. Это несколько окатанный обломок толщиной 4,5 мм, покрытый тессерами разной формы и величины, 3—7 мм в диаметре, граничащими друг с другом по прямым или дугообразным линиям. Кожные зубы, имеющие

веерообразную или бобовидную форму, образуют концентрически ряды (до семи) вокруг центра роста, расположенного в геометрическом центре тессеры или ближе к одной стороне. Они имеют 0,3—0,8 мм в длину, 0,5 в ширину. Зубчики короткие, слабо выраженные. Коронки гладкие.

Сравнение. Экземпляр похож на *Psammolepis* sp. 1 из тех же слоев из обнажения у дер. Бутково (стр. 211), но отличается более крупными кожными зубами, меньшим числом рядов их в тессерах, меньшей величиной тессер и менее выраженными зубчиками.

### *Psammosteus bystrowi* Obruchev, n. sp.

Табл. LXXXVI, фиг. 3

Происхождение названия: в память об А. П. Быстрове передавшем автору описываемый экземпляр.

Голотип. Фрагмент бранхиальной пластинки; колл. Б. Х. Егиазарова; ПИН, № 220/839 (табл. LXXXVI, фиг. 3). Северная Земля о. Октябрьской Революции, верхний девон.

Диагноз. Очень толстая бранхиальная пластинка с крупными кожными зубами, снабженными хорошо выраженными неплотно сидящими зубчиками. Кожные зубы иногда вытянуты в короткие гребешки и не образуют ясные продольные или поперечные ряды, а только пересекающиеся.

Геологический возраст и распространение. Только одна находка без точных указаний на возраст и местонахождение. Единственная находка псаммостеид в Азии. Судя по характеру кожных зубов, возраст находки должен быть нижнефранским.[1]

Описание. Бранхиальная пластинка имеет сохранившуюся длину 33 и ширину 23 мм, при толщине 12,5 мм. Сохранилась часть заднего нестертого, покрытого кожными зубами края. На 1 см приходится 9—11 кожных зубов. Кожные зубы сравнительно высокие, с вертикальными довольно длинными зубчиками, не соприкасаются друг с другом, иногда вытянуты или слиты друг с другом в короткие гребешки, равные по длине двум кожным зубам. Они образуют только пересекающиеся диагональные ряды, но не дугообразные поперечные или продольные.

Сравнение. По толщине бранхиальных пластинок вид сравним с *Ps. cuneatus*, отличаясь большей высотой кожных зубов, их неплотным расположением и длинными зубчиками. У *Ps. megalopteryx* зубчики длиннее и сложнее, хотя толщина пластинки иногда бывает того же порядка. У других видов бранхиальные пластинки тоньше, а кожные зубы образуют заметные ряды вдоль или поперек пластинки.

### *Psammosteus asper* Obruchev, n. sp.

Табл. LXXV, фиг. 1—3

Происхождение названия: asper — шершавый, по характеру орнаментированной поверхности пластинок.

Голотип. Бранхиальная пластинка (табл. LXXV, фиг. 1); колл. Д. В. Обручева, 1929; ПИН, № 220/771. Р. Сясь, правый берег у хут

[1] Однако, по данным Б. Х. Егиазарова (1958, стр. 25), находка сделана в вавиловской свите, представляющей верхнюю часть разреза верхнего девона на о. Октябрьской Революции.

Монцево, аматские или снетогорские слои нижнефранского подъяруса верхнего девона.

Диагноз. Бранхиальные пластинки короткие, покрыты дугообразными рядами высоких кожных зубов с длинными зубчиками. Кожные зубы касаются друг друга зубчиками, но вследствие своей высокой формы кажутся сидящими неплотно. Они вытянуты вдоль рядов и часто сливаются в короткие гребешки. Тессеры медиальных пластинок мелкие, с 2—3 плохо выраженными концентрическими рядами кожных зубов.

Геологический возраст и распространение. Аматские или снетогорские слои низов верхнего девона, только в типовом местонахождении.

Описание. Дорзальная пластинка (табл. LXXV, фиг. 2) с равномерно обломанными краями, позволяющая, однако, судить о ее общей форме. Длина ее равна 19, ширина 17 см, $l : w = 1{,}1$. Передний край, видимо, был прямой, около 9—10 см длиной, от него пластинка сильно расширялась, достигая наибольшей ширины немного впереди середины длины, далее сужалась, кончаясь широким закруглением. Кожные зубы более или менее сохранились в центральной части; края, как обычно, свободны от них. Тессеры, где их можно измерить, имеют 4 мм в диаметре и покрыты немногочисленными кожными зубами такой же формы, как на бранхиальной пластинке (голотипе), но не сливающимися в гребешки.

Тессеры лучше видны на другом, небольшом экземпляре (табл. LXXV, фиг. 3). На них вокруг центрального кожного зуба, не отличающегося формой или величиной, сидят 2—3 нерезко выраженных кольца кожных зубов более или менее овальной формы, с довольно длинными, часто раздвоенными зубчиками. На последних иногда заметны шишечки. Вместе с зубчиками кожные зубы имеют 0,6—1,0 мм в длину.

Бранхиальная пластинка. Голотип (табл. LXXV, фиг. 1) лишен дистального и проксимального концов. Сохранившаяся ширина равна 4,5 мм, длина у изломов 27 и 17 мм. Толщина около 4 мм. Вентральная поверхность и задний край слегка вогнуты, дорзальная поверхность и передний край немного выпуклы. Кожные зубы на обеих поверхностях расположены рядами, выпуклыми дистально. Они высокие, с длинными зубчиками, развитыми немного сильнее с проксимальной стороны, вытянуты вдоль рядов и нередко, особенно в дистальной части, сливаются в короткие гребешки с почти симметричными склонами. На 1 см в проксимальной части приходится 14 рядов кожных зубов, в дистальной — 10. Граница орнаментированной части на обеих поверхностях находится на одном уровне — у проксимального излома. Размеры и форма цельной пластинки должны были быть примерно такие же, как у *Ps. maeandrinus*.

Сравнение. От группы ранних видов *Psammosteus* с продольным расположением гребешков (*Ps. bergi*, *Ps. praecursor*, *Ps. maeandrinus*) новый вид легко отличим по их «поперечному» расположению. Он больше похож на более поздние виды с выраженным «поперечным» расположением (*Ps. pectinatus*, *Ps. falcatus*, *Ps. tenuis*), но отличается от них меньшей сложностью зубчиков, превращенных у последних в разветвленные отростки. Кожные зубы напоминают кожные зубы *Pycnosteus pauli*, но остальные различия здесь — родового порядка.

### *Psammosteus pectinatus* Obruchev, n. sp.

Табл. XCIII, фиг. 2

Происхождение названия: pectinatus — гребенчатый, по форме кожных зубов на бранхиальных пластинках.

Голотип. Фрагмент бранхиальной пластинки (табл. XCIII, фиг. 2); колл. Д. В. Обручева, 1930; ПИН, № 220/259. Р. Шелонь, правый берег, дер. Теребони (ниже г. Порхова), обн. 29, шелонские слои франского яруса верхнего девона.

Диагноз. Бранхиальная пластинка узкая (=короткая по отношению к оси тела), толстая, кожные зубы образуют высокие поперечные гребни с длинными параллельными проксимальными зубчиками, редко ветвящимися.

Геологический возраст и распространение. Только в типовом местонахождении.

Описание. Бранхиальная пластинка. Обломок основания шириной около 20 мм и обломок средней части (голотип), покрытый частично кожными зубами шириной у проксимального излома 22, у дистального 16 мм, толщиной 6,5 мм. Кожные зубы расположены поперечными рядами, загибающимися проксимально у заднего края. Они вытянуты вдоль ряда, очень высокие, часто сливаются в многовершинные острые гребешки. С дистальной стороны зубчики почти незаметны, с проксимальной они вытянуты в длинные параллельные ребрышки, редко дихотомирующие на концах. Эти ребрышки в свою очередь зубчаты. Кожные зубы крупные — семь рядов на 1 см, высота их — до 1 мм.

Сравнение. Новый вид существовал одновременно с *Ps. megalopteryx*, но резко отличается от него гребенчатым характером кожных зубов. По этому признаку он несколько напоминает *Ps. falcatus* и *Ps. tenuis*, отличаясь от них прямыми, не лапчато-разветвленными проксимальными зубчиками и высотой кожных зубов. От *Ps. tenuis*, кроме того, отличается толщиной бранхиальной пластинки. Несмотря на скудость материала, своеобразие орнамента позволяет выделить новый вид.

### *Psammosteus tchernovi* Obruchev, n. sp.

Табл. LXXIV, фиг. 2

1947. *Psammosteus* sp. ind. Обручев — Чернов, стр. 32 (pars).

Происхождение названия: в память проф. А. Чернова.

Голотип. Левая бранхиальная пластинка молодого индивида (табл. LXXIV, фиг. 2); колл. А. А. Чернова, 31. VIII 1937; ПИН, № 220/830. Северный Тиман, устье р. Северный каменный ручей [1], обн. 4, верхи среднефранского подъяруса верхнего девона.

Диагноз. Вероятно, некрупный вид. Бранхиальная пластинка короткая — отношение ширины к длине 2,5. Кожные зубы на дорзальной стороне вытянуты поперек длинной оси, образуя неправильные ряды, на вентральной образуют дугообразные ряды, выпуклые проксимально. Они более выпуклые на дорзальной стороне, более плоские — на вентральной. Зубчики ясные, но короткие, ребрышек на коронке нет.

Геологический возраст и распространение. По данным споро-пыльцевого анализа, верхи среднефранского подъяруса верх-

[1] Современное название — руч. Грубый, к югу от Лубоватого мыса.

него девона (сообщение Л. С. Коссового). Кроме голотипа, найдены неопределимые (без кожных зубов) остатки *Psammosteus* на р. Песчанке и Северном каменном ручье, вместе с неопределенными до вида остатками *Bothriolepis*, *Holoptychius* и ихтиодорулитом Acanthodei (Чернов, 1947, стр. 28—38). Может быть, также шелонские слои у Корчилова на левом берегу р. Шелони в Новгородской области.

Описание. Голотип — единственный достоверный экземпляр. Левая бранхиальная пластинка очень молодого индивида, но уже со стертым вентрально дистальным концом. Ширина образца более 23 мм (основание немного обломано), длина 10, толщина до 3 мм. Кожные зубы довольно крупные, 13—14 на 1 см по длинной оси пластинки, поперек рядов.

На выпуклой дорзальной стороне (табл. LXXIV, фиг. 2*а*) кожными зубами покрыта только дистальная часть пластинки. Кожные зубы довольно выпуклы, большей частью вытянуты поперек длинной оси пластинки. Рядовое расположение их не выражено. Зубчики ясные, но короткие, развиты равномерно со всех сторон кожного зуба; разницы между проксимальной и дистальной стороной в развитии зубчиков и крутизне склона коронки нет.

На вогнутой вентральной стороне кожные зубы покрывают почти всю поверхность, кроме узенькой полосы у основания (табл. LXXIV, фиг. 2*б*). Они слабо выпуклы и вытянуты по дугам, выпуклым проксимально. Зубчики развиты так же, как на дорзальной стороне, и так же нет разницы между проксимальной и дистальной стороной коронок.

Может быть к этому же виду относится обломок более крупной бранхиальной пластинки из Корчилова на левом берегу р. Шелони (ПИН, № 220/370, колл. Р. Ф. Геккера, 1934), кожные зубы которого очень похожи на кожные зубы *P. tchernovi*, но мельче сообразно с более проксимальным положением.

Сравнение. Два признака отличают *Ps. tchernovi* от других представителей рода *Psammosteus*: 1) проксимально выпуклые ряды кожных зубов, вместо дистально выпуклых или прямых у всех видов, кроме *Ps. arcticus* Kiaer, 1915, *Ps. levis* и *Ps. megalopteryx* (тоже на вентральной стороне) и 2) равномерное развитие проксимального и дистального склона коронки, в чем и *Ps. arcticus* не нарушает правила, согласно которому дистальный склон коронки более крутой, а зубчики сильнее развиты с проксимальной стороны. По геологическому возрасту новый вид соответствует *Ps. megalopteryx* и *Ps. pectinatus*, но отличается от них также и короткими зубчиками коронок, чем он больше напоминает ранние виды *Psammosteus* — *Ps. levis* или *Ps. praecursor*. Больше всего по расположению, величине и форме кожных зубов вентральная сторона бранхиальной пластинки *Ps. tchernovi* похожа на вентральную сторону дистальной части бранхиальной пластинки *Ps. levis* (ср. табл. LXXIV, фиг. 2*б* и табл. LXXIII, фиг. 1*а*), отличаясь только более выпуклыми кожными зубами с более крупными зубчиками. На дорзальной стороне разница более заметна в сильной выпуклости и большей закругленности очертаний кожных зубов *Ps. tchernovi* в сравнении с плоскими прямоугольными кожными зубами *Ps. levis* (см. табл. LXXIII, фиг. 1*б*, 2*б*).

## *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold, 1880) Gross, 1933

Табл. LXXVIII, фиг. 1—3; табл. LXXIX, фиг. 1—3; табл. LXXX, фиг. 1—3, табл. LXXXI, фиг. 1; табл. LXXXII, фиг. 1; табл. LXXXIII, фиг. 1—3; табл. LXXXIV, фиг. 1—3; табл. LXXXV, фиг. 1; табл. LXXXVI, фиг. 1; табл. XCII, фиг. 3; рис. 15*б*, 181, 195—197

? 1857. *Asterolepis* ? — Pander, табл. 7, фиг. 20.
1880. *Coccosteus megalopteryx* n. sp. — Trautschold, стр. 9—10 (pars); табл. 6, фиг. 1; табл. 7, фиг. 2.
1889. *Coccosteus megalopteryx* Trautschold — Trautschold, стр. 36—37 (pars).
1890. *Megalopteryx* — Trautschold, стр. 575—576.
1890. «Selachian appendages» — Traquair, стр. 133—134.
1891. *Psammosteus* — Gürich, стр. 912.
1891a. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Woodward, стр. 126—127 (pars).
1891a. *Psammosteus paradoxus* Agassiz — Woodward, стр. 128.
1894. *Psammosteus taylori* n. sp. — Traquair, стр. 225—226; фиг. 1.
1896a. *Psammosteus taylori* Traquair — Traquair, стр. 260—263; табл. 6, фиг. 1—3.
1897. *Psammosteus taylori* Traquair — Traquair, стр. 378—379; табл. II, фиг. 5.
1901. *Psammosteus* — Rohon, стр. 6—8; табл. 2, фиг. 18—22.
1911. *Dyptychosteus tesselatus* n. sp. — Преображенский, стр. 31—33 (pars); табл. 2, фиг. 10—11 (non фиг. 12).
1911. *Psammosteus taylori* Traquair — Woodward, стр. 649—652, табл. 9.
1930. *Dyptychosteus tesselatus* Preobrazhensky — Gross, стр. 13 (pars).
1931. *Dyptychosteus tesselatus* Preobrazhensky — Обручев, стр. 94.
1931. «*Psammosteus* — artiger Ichthyodorulith» — Obrutschew, стр. 287.
1932. *Dyptychosteus tesselatus* Preobrazhensky — Геккер, Филиппова и Бархатова, стр. 39.
1933a. *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold) — Gross, стр. 14—15; табл. I, фиг. 1; табл. 2, фиг. 21; рис. 1E, 4.
1935. *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold) — Gross, стр. 12—16; табл. 2, фиг. 5.
1942. *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold) — Gross, стр. 405.
1945. *Psammosteus* — Обручев, рис. 6.
1947a. *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold) — Обручев, стр. 519; рис. 2с.
1947б. *Psammosteus megalopteryx* Trautschold — Обручев, стр. 197; табл. LI, фиг. 1, 2, 5.
1950. *Dyptychosteus tesselatus* Preobr. — Gross, стр. 31.
1953. *Psammosteus megalopteryx* (Trd) — Обручев, стр. 300.
1955. *Psammolepis paradoxa* Agassiz — Быстров, рис. 31.
1958. *Psammosteus megalopteryx* (Trd) — Обручев, стр. 49.
1961. *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold) — Tarlo, стр. 194—200, рис. 1, 2, 3a, b, 4, 5, 8c, f; табл. 7, фиг. 1—3.
1961. *Psammosteus markae* n. n. — Tarlo, стр. 203.

Происхождение названия: megalopteryx — большое перо (плавник), по величине бранхиальных пластинок, которые Г. Траутшольд принимал за плавники *Coccosteus*.

Лектотип, установленный В. Гроссом (Gross, 1933a, стр. 14), — бранхиальная пластинка (Trautschold, 1880, табл. 7, фиг. 2), Минералогический музей Вроцлавского университета. Однако из письма проф. З. Рызевича (23. X 1959) видно, что оригинал Траутшольда во Вроцлаве не сохранился. Ввиду этого предлагается выбрать неотипом бранхиальную пластинку (табл. LXXIX, фиг. 1; рис. 196); ПИН, № 220/235; верхнешелонские слои, правый берег р. Сяси, дер. Столбово, раскопки 1937 г. в верхней части обнажения.

Диагноз. Крупная форма, дорзальная пластинка удлиненная ($l : w = 1{,}4—1{,}7$), достигает 36 см длины, вся покрыта тессерами. Тессеры четырех-шестиугольные, ограниченные глубокими бороздами. Кожные зубы овальной формы, реже удлиненные, бобовидные, с короткими зубчиками, располагаются в 2—9 концентрических рядов. Бранхиальные пластинки широкие в средней части, суживаются к обоим концам, покрыты кожными зубами только в дистальной части. Кожные зубы с длинными проксимальными зубчиками, расположены в дистальной ча-

сти поперечными рядами, выпуклыми дистально на дорзальной стороне, вогнутыми на вентральной. Наружный край и дистальный конец сильно стерты. Чешуи мелкие, со слабо удлиненными кожными зубами.

Геологический возраст и распространение. Песчано-глинистые отложения шелонских-ильменских слоев нижнефранского подъяруса верхнего девона, р. Сясь между Борком и Воскресенским (особенно Столбово и Юхора); р. Паша у дер. Ульянино, Снопово, Коново, Святое, Новая Деревня; Андомская гора, под дер. Ольховой; восточный склон Сев. Тимана (Выучейская скважина) (?); юго-западный берег оз. Ильмень; слои Уайтмайр (Whitemire) и Алвс (Alves) нижнефранского подъяруса верхнего девона, Шотландия, южный берег залива Мари-Фёрт (Moray Firth).

История изучения. Бранхиальные пластинки этого вида были описаны (Trautschold, 1880, 1889) в качестве дистальных частей плавников *Coccosteus megalopteryx* Trd, 1880, проксимальную, сочленовную, часть которых изображали артикулярные концы нижних челюстей *Eusthenodon wenjukowi* (Rohon) и *Holoptychius*. Под этим же названием были описаны medio-dorsale и nuchale *Plourdosteus trautscholdi* (Eastman) и anterior dorso-lateralia *Holonema radiatum* Obruchev и *Gyroplacosteus panderi* Obruchev.

Родовое название *Megalopteryx* (без видового) было предложено (Trautschold, 1890) для плавников на случай, если окажется, что они принадлежат другой форме, чем пластинки панциря. В наличии у *Coccosteus* таких плавников выразил сомнение А. Кенен (Koenen, 1883). Траквер (Traquair, 1890) считал их ихтиодорулитами селахий вроде *Oracanthus*, а Г. Гюрих (Gürich, 1891, стр. 911—912) — непарными плавниковыми шипами *Psammosteus*, которому принадлежат и медиальные пластинки с тессерами.

По-видимому, к этому виду относится обломок бранхиальной пластинки (Pander, 1857, табл. 7, фиг. 20), место находки которой не указано. А. С. Вудворд (Woodward, 1891, стр. 126) отнес бранхиальные пластинки с р. Сяси к ихтиодорулитам *Psammosteus maeandrinus*, но из двух образцов Р. 4493 только один относится к этому виду, другой же — к *Ps. megalopteryx* (письмо Э. И. Уайта, 26. VI 1939). Пластинки с тессерами, отнесенные Вудвордом (стр. 128) к *Ps. paradoxus*, происходят из Юхоры на р. Сяси (Р. 5959) и с р. Сяси (Р. 4491) и принадлежат *Ps. megalopteryx*, так что «*Ps. paradoxus*» Вудворда является синонимом *Ps. megalopteryx*.

И. В. Рогон (Rohon, 1901) описал и изобразил фулькры (фиг. 18), плавниковые шипы (фиг. 19, 20) и кожные зубы (фиг. 21, 22) *Psammosteus* с р. Сяси, в котором не трудно узнать *Ps. megalopteryx*.

И. А. Преображенский (1911, стр. 31) описал новый род и вид, *Dyptychosteus tessellatus*, отличающийся от *Psammosteus* присутствием легко отделяющихся тессер, образующих как бы второй слой пластинок. Типом этого вида, несомненно, является оригинал фиг. 10 и 11, происходящий с р. Сяси выше дер. Столбово, который мы выделяем в качестве лектотипа. Второй изображенный экземпляр из Нейгаузена (т. е. из аматских слоев у Вастселийна) описан только как вероятно относящийся к этому же виду. Поэтому *Dyptychosteus tesselatus* надо считать синонимом *Ps. megalopteryx* и нельзя оставлять это название за щитом из Вастселийна, как было нами сделано раньше (Марк, 1955, стр. 4, 6; Обручев, 1958, стр. 48).

В. Гросс описывал наш вид с р. Сяси под названием *Dyptychosteus tesselatus* (1930) и *Ps. megalopteryx* (1933a), однако позже (1950, стр. 31) он упоминает с этой реки почему-то опять *Dyptychosteus tes-*

*selatus*, а *Ps. megalopteryx* приводит из снетогорских слоев р. Ловати (на которой ни этих слоев, ни этого вида не имеется).

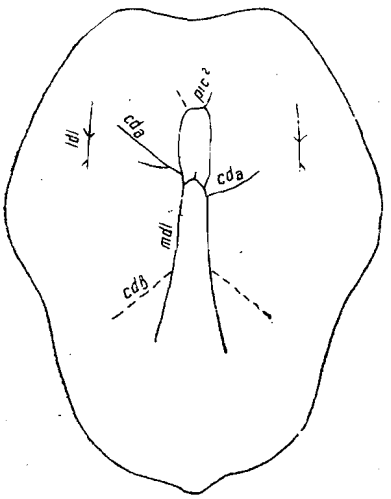
Л. Б. Тарло (Tarlo, 1961) показал, что *Ps. taylori* Traquair, 1894 является синонимом *Ps. megalopteryx*, и описал шотландский материал под последним названием.

Описание. Из медиальных пластинок имеется два экземпляра дорзальных. Пластинка молодой особи (табл. LXXIX, фиг. 1) имеет длину 23,5 см, наибольшую ширину около 14 см, $l : w = 1{,}7$. Длина более старого экземпляра (табл. LXXX, фиг. 2) — 36 см, ширина — 25, $l : w = 1{,}4$.

Передний край сохранился только у меньшей пластинки, он сравнительно короткий, 6,5 см, вогнутый. У большей пластинки он реставрирован неверно. Наибольшая ширина лежит в задней половине пластинок. Задний конец острее у меньшей (108°), тупее у большей пластинки (120°). Центр окостенения находится на расстоянии 2/5 длины от переднего края.

На большей пластинке сохранилось большое поле тессер, на малой — небольшой участок в задней части и группа сорванных с места, но сохранившихся тессер у левого края. Тессеры в центре пластинок мелкие, 2—3 мм в диаметре, к периферии увеличиваются до 4—5 мм. Их очертания несколько вытянуты по радиусам пластинок.

Два медиальных дорзальных канала боковой линии заметны в виде борозд в части, лишенной тессер, и в виде валиков на поверхности ряда тессер, выделяющихся своим линейным расположением. Эти каналы в середине пластинок сближаются, отстоя на 2,1 см друг от друга, а к переднему и заднему концу пластинок они расходятся.




На основании большей пластинки и шотландского материала (Tarlo, 1961, фиг. 4) реконструирована система каналов боковой линии (рис. 195), состоящая из медиальных и латеральных дорзальных каналов, двух поперечных комиссур и, возможно, пинеальных каналов (третья комиссура на реконструкции не показана).

На нижней стороне пластинок имеются сосочки в местах выхода каналов кровеносных сосудов.

Рис. 195. Реконструкция каналов боковой линии *Psammosteus megalopteryx*.

$cd_a$ — дорзальные поперечные комиссуры; *ldl* — латеральный дорзальный, *mdl* — медиальный дорзальный, pic ? — пинеальный ? канал.

Форма и изменение величины тессер показаны на табл. XCIV, фиг. 3. Край пластинки, как обычно, лишен тессер. На табл. LXXVIII, фиг. 2 видно, как канал боковой линии выступает в виде валика на поверхности тессер. Он идет от верхнего края фотографии и на четвертой тессере разделяется на два расходящиеся к нижним углам фрагмента, продолжаясь в виде слабо заметных борозд на лишенной тессер поверхности. На образце видны поперечные сечения каналов, расположенные в толще тессер.

О характере кожных зубов тессер дает представление табл. LXXVIII, фиг. 3. Хотя верхушки тессер на этом образце стерты, но об их строении можно судить по зачаточным тессерам, расположенным между нормальными. Эти зачаточные тессеры состоят большей частью из одного высокого среднего кожного зуба круглой или овальной формы с сильно развитыми зубчиками (0,6—0,8 мм в диаметре, с зубчиками) и кольца из двух—пяти значительно более плоских бобовидно изогнутых кожных зубов такой же или меньшей длины, но в ширину не превышающих 0,2 мм и с менее развитыми зубчиками. Нормальные тессеры отличаются только количеством колец кожных зубов, доходящих на данном образце до семи, на образце табл. XCIV, фиг. 3 до девяти. На табл. LXXVIII, фиг. 3 видны и переходы от зачаточных к «нормальным» тессерам, то есть тессеры разного возраста. Более мелкие тессеры располагаются между крупными, которые стесняют их рост. Зачаточные тессеры ниже нормальных. Значение наличия тессер разного возраста разобрано в общей части (стр. 66).

Микроскопическое строение медиальных пластинок описано В. Гроссом (Gross, 1933a, стр. 15; 1935, стр. 15). На его рисунках видно, что полости губчатой ткани под тессерами сливаются, чем и объясняется частое отсутствие тессер на ископаемых пластинках.

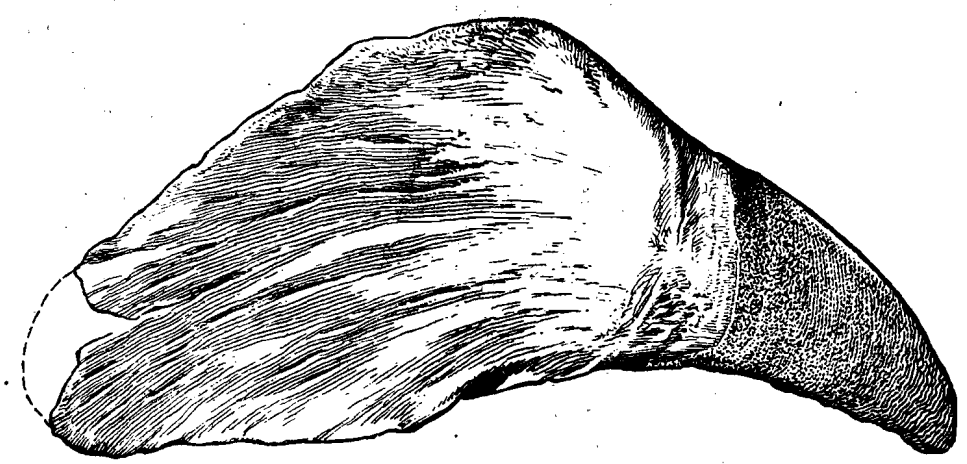
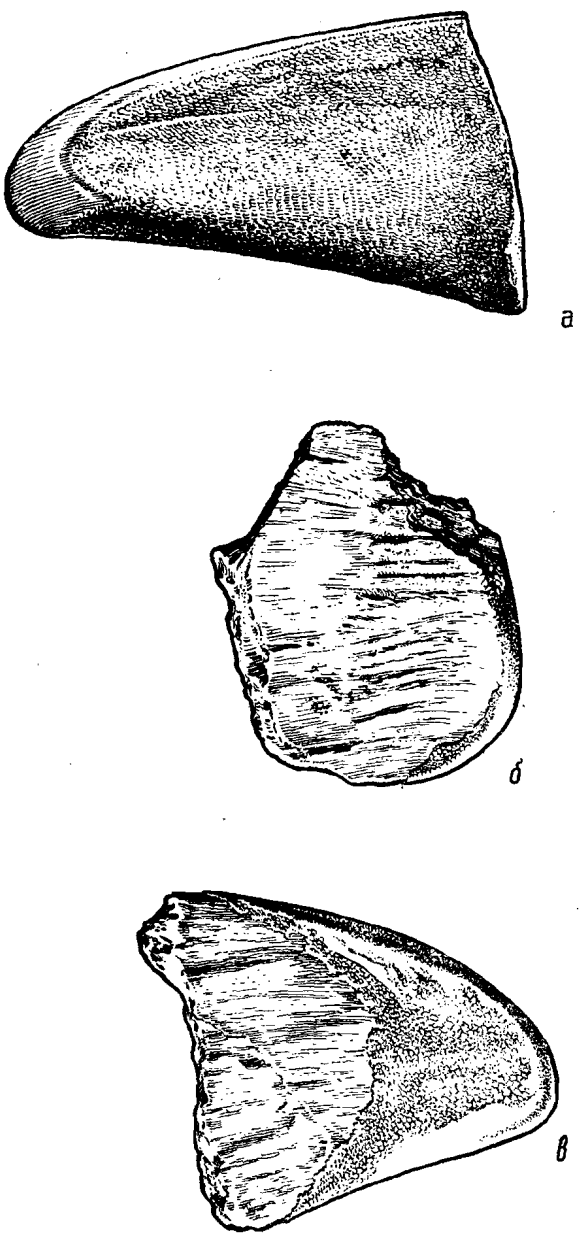


Рис. 196. Бранхиальная пластинка *Psammosteus megalopteryx*, неотип, дорзальная сторона.
ПИН, № 220/325, × 0,4. Р. Сясь, дер. Столбово; шелонские слои.

Бранхиальная пластинка, почти полный экземпляр которой избражен на табл. LXXIX, фиг. 1; рис. 196 (неотип), представляет крючкообразно изогнутую пластинку, только треть ширины которой покрыта кожными зубами. Задний край вогнут дистально, почти прямой проксимально, наружный край выпуклый дистально, вогнутый проксимально, округло переходит во внутренний, с которым он образует угол в 105°. Внутренний край прямой.

Края тонкие, за исключением выпуклой дистальной части наружного края, где он толстый и стертый; стертость простирается до дистального конца пластинки. Наибольшая длина последней (10 см) находится против перехода наружного края во внутренний; ширина по изогнутой длинной оси — 26,5 см; толщина в самом толстом месте, приблизительно посередине длины и ширины, — 11 мм.

Дорзальная сторона почти совершенно плоская, от основания на $^1/_3$ ширины немного вогнутая, дальше слегка выпуклая. На $^2/_3$ ширины от основания она гладкая, с отдельными крупными бороздами входов кровеносных сосудов и значительным количеством мелких, в особенности у медиального более шероховатого края. Дистальная треть резкой шероховатой ступенькой поднимается над проксимальной частью. В 1—2,5 см от этой ступеньки начинаются кожные зубы, расположенные сперва неясными, а дальше вполне выраженными поперечными рядами, выпуклыми дистально. Размеры кожных зубов увеличиваются от 22 рядов на 1 см в проксимальной части до 10 в дистальной.




Вентральная поверхность выпуклая, в дистальной части менее выпуклая, в проксимальной представляет собой поверхность губчатой ткани. Граница покрытой кожными зубами дистальной части — неправильная волнистая линия. Кожные зубы расположены так же, как на спинной стороне, поперечными рядами, но вогнутыми дистально. Величина их также уменьшается проксимально. Сохранились две тессеры.

Описанный экземпляр — совершенно прямой. Однако большое количество образцов менее полной сохранности имеет значительный изгиб всегда в вентральную сторону. Плоская форма неотипа, очевидно, возникла при фоссилизации, в результате давления вышележащей породы на пластичную во влажном состоянии кость, благодаря чему на ней нет следов деформации.

Вместе с такими широкими (то есть длинными по отношению к длине тела) бранхиальными пластинками значительно реже встречаются узкие (табл.

Рис. 197. Прижизненное стирание конца бранхиальной пластинки у *Psammosteus megalopteryx*.

Нат. вел. *а* — ПИН, № 220/63, р. Сясь, дер. Столбово; *б*, *в* — ПИН, 220/298—299, Стрельна; шелонские слои

LXXIX, фиг. 3), связанные с первыми рядом переходов. Бранхиальные пластинки молодых особей также более узки (табл. LXXX, фиг. 1; табл. LXXXIV, фиг. 1). С возрастом их узкий дистальный конец стирается и становится шире, а проксимальный нарастает и сильно расширяется.

Рис. 197 показывает характер стирания бранхиальной пластинки. Дистальный конец стирается с брюшной стороны, наружный край при стирании немного скашивается на спинную сторону.

Тессеры, покрывающие брюшную сторону бранхиальной пластинки, сохраняются редко. Они такого же характера, как на медиальных пластинках, но вытянуты по длинной оси пластинки (табл. LXXX, фиг. 1). Ширина их на изображенном экземпляре 3—5 мм, длина 4,5—10 мм, на других длина достигает 17 мм. Вышина тессер 0,8 мм, над поверхностью кожных зубов дистальной части пластинки они поднимаются ступенькой в 0,5 мм вышиной. Кожные зубы тессер такие же, как описанные выше у тессер медиальных пластинок.

Граница кожных зубов дистальной и покрытой тессерами частей пластинки иногда бывает очень извилиста. Так, на фиг. 3 табл. LXXXIV справа видны бухточки в этой границе, соответствующие шести тессерам, затем одна маленькая тессера, углубление еще для одной и, наконец, два больших языка кожных зубов с своеобразным рядовым расположением последних.

Форма кожных зубов дистальной части пластинки очень разнообразна, меняясь от особи к особи, от дистального конца к проксимальному и от середины к краям. Наиболее распространен тип, изображенный на табл. LXXXII и табл. LXXXI, фиг. 1*б*. Это овальные, треугольные, сжатые с боков или слившиеся в короткие гребешки кожные зубы с резкими зубчиками, развитыми сильнее с проксимальной стороны и высоко взбегающими по пологим стенкам. Зубчики иногда ветвятся, при хорошей сохранности на них заметны шишечки (хорошо развиты на оригинале табл. LXXXII, но почти не заметны на фотографии). Хорошо выражено расположение поперечными рядами.

Сравнительно небольшое число экземпляров, притом большей частью узкой формы, имеют вытянутые в длину кожные зубы (табл. LXXXI, фиг. 1*а*; табл. LXXXVI, фиг. 1), с более короткими зубчиками. По краям пластинки они сливаются в гребешки, не отличимые от гребешков бранхиальных пластинок *Ps. maeandrinus* (табл. LXXII, фиг. 3), но иначе расположенные — у последнего они идут от наружного края дистально и назад, у описываемых образцов расходятся дистально к обоим краям на вентральной стороне (табл. LXXXI, фиг. 1а, табл. LXXXVI, фиг. 1) и сходятся, образуя выпуклые дистально ряды на дорзальной стороне (табл. LXXXI, фиг. 1*б*). На этой стороне форма кожных зубов более или менее приближается к обычному типу.

На некоторых образцах обычные и удлиненные кожные зубы встречаются вперемежку или полосами (табл. LXXXIII, фиг. 1), что также показывает, что оба типа являются только вариациями одного видового типа. На последней фигуре видно также, что между обычными крупными кожными зубами довольно регулярно располагаются мелкие — признак, не всегда выраженный у описываемого вида (табл. LXXXII; табл. LXXXI, фиг. 1*б*), но часто встречающийся (табл. LXXXI, фиг. 1*а*; табл. LXXXVI, фиг. 1).

Иногда кожные зубы приобретают очень сложную форму, их проксимальные зубчики вытягиваются в длинные лапчатые отростки (табл. LXXXIII, фиг. 2, 3). Такие кожные зубы неотличимы от характерных для *Ps. falcatus* или *Ps. tenuis*. Однако бранхиальные пластинки с та-

кими кожными зубами все же легко определяются как *Ps. megalopteryx* по более широкой форме и наличию кожных зубов обычного типа на других участках.

Чешуи (табл. LXXX, фиг. 3а; табл. LXXXV, фиг. 1) мелкие, от 4 до 12 мм в ширину (в одном случае до 20 мм), длина большей частью меньше, иногда вдвое. Передний край занят узенькой каймой, свободной от кожных зубов. Последние удлиненно-овальные, с направленной назад вершинкой, от которой расходятся ребрышки вперед и в стороны, превращаясь на периферии в зубчики. Между большими кожными зубами иногда располагаются мелкие (табл. LXXXV, фиг. 1). Кожные зубы заднего ряда более удлинены и заострены, чем остальные.

Коньковые чешуи (табл. LXXX, фиг. 3; табл. LXXXVI, фиг. 2) обычной формы — широкие и короткие или длинные и узкие, самая большая 8,4 см в длину, 2 см в ширину, самая маленькая 2,8 см в длину, 1,2 см в ширину.

На переднем крае узкая зона без кожных зубов. В расположении последних намечаются две диагональные системы рядов, выпуклые кпереди. Кожные зубы, так же как на боковых чешуях, овальные, но более высокие, с ясными, но короткими зубчиками и хорошо развитыми ребрышками, расходящимися вперед и в стороны от вершинки, направленной назад и, особенно у заднего конца чешуи, заостренной. Иногда попадаются мелкие кожные зубы между крупными. Сравнение фиг. 3б табл. LXXX и фиг. 2 табл. LXXXIV показывает часто встречающиеся вариации. На нижней стороне чешуй кожные зубы мельче, чем на верхней.

Сравнение. *Ps. megalopteryx* — хорошо выраженный вид, отличающийся от других формой бранхиальной и дорзальной пластинок, тессер и кожных зубов. Однако отдельные экземпляры или отдельные участки их имеют черты, сближающие их с другими представителями рода. Так, форма узких образцов бранхиальных пластинок приближается к форме бранхиальных пластинок *Ps. falcatus*, в то время как удлиненные кожные зубы, часто, но не всегда, свойственные этому типу бранхиальных пластинок, иногда неотличимы от кожных зубов *Ps. maeandrinus*. С другой стороны, кожные зубы бранхиальных пластинок нормальной ширины иногда имеют совершенно такую же форму, как у *Ps. falcatus* и *Ps. tenuis*. Можно считать, что именно от *Ps. megalopteryx* и произошли последние два вида, а сам описываемый вид, может быть, происходит от *Ps. maeandrinus*, хотя последнее не так ясно.

### *Psammosteus falcatus* Gross, 1942

Табл. LXXXVII, фиг. 1—2; табл. LXXXVIII, фиг. 1, 2; табл. LXXXIX, фиг. 1—5; табл. XC, фиг. 1; рис. 198

1896а. *Psammosteus* sp. — Traquair, стр. 263; табл. 6, фиг. 4, 5.
1933а. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz — Gross, стр. 14; табл. I, фиг. 9; рис. 1F (errore).
1935. *Psammosteus* n. sp. — Геккер и Филиппова, стр. 52.
1942. *Psammosteus grossi* Obrutschew — Gross, стр. 398, 400, 408, 411; рис. 3A.
1942. *Psammosteus falcatus* Obrutschew — Gross, стр. 398, 408, 411; рис. 3B.
1947. *Psammosteus falcatus* n. sp. — Обручев, стр. 519; рис. 2d.
1948 *Psammosteus falcatus* Obr. — Тихомиров, стр. 53.
1950. *Psammosteus grossi* Obrutschew — Gross, стр. 30, 34.
? 1950. *Psammosteus* sp. sp. — Gross, стр. 31.
1950. *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold) — Gross, стр. 31.
1953 *Psammosteus falcatus* — Обручев, стр. 300.
1958. *Psammosteus falcatus* Obr. — Обручев, стр. 49.
1961. *Psammosteus falcatus* Obruchev — Tarlo, стр. 201—202; табл. 7, фиг. 6.

Происхождение названия: falcatus — серповидный, по форме бранхиальных пластинок.

Лектотип. Бранхиальная пластинка (Gross, 1942, рис. 3В); Геологический музей Латвийского гос. ун-та, Рига (табл. LXXXVIII, фиг. 1; рис. 198); коллекция Р. Кампе. Левый берег р. Абавы, Латвия «Чертова пещера» (Velna ala), горизонт *e* или огрская свита верхнефранского подъяруса верхнего девона.

Диагноз. Бранхиальные пластинки до 30 см шириной, очень короткие. Кожные зубы разнообразной формы, с длинными, лапчато-разветвляющимися зубчиками и тонкими перистыми морщинками, расположены поперечными рядами и нередко сливаются в гребешки. В тессерах центральный кожный зуб выделяется большими размерами и сложностью.

Геологический возраст и распространение. Надснежские и снежские слои верхнефранского подъяруса верхнего девона, горизонт *e* или огрская свита Латвии. Р. Ловать между дер. Кулакова и устьем Кутенского ручья, притоки Ловати: Кунья выше устья Б. Тудра, Б. Тудер у Медова, Порусья у Ефремова; нижнее течение р. Мсты у дер. Полосы; р. Паша у Равдина; р. Сондала у впадения в Оять. В Латвии: р. Педдедзе ниже Юренского, р. Огре, р. Даугава у Аварсти, р. Абава у «Чертовой пещеры», реки Амула и Имула, р. Немунелис (Мемеле) у Поньеман. Средний Тиман, р. Печорская Пижма, каменноручейские (верхнесирачойские) слои. Восточный склон Тимана, Выучейская скважина, глубина 117,65—118,25 и 150,7—152,1 м. Слои Скат-Крейг (Scaat-Craig) франского яруса верхнего девона, Шотландия, южный берег залива Мари-Фёрт (Moray-Firth).

История изучения. Остатки этого вида были ошибочно описаны В. Гроссом (Gross, 1933a) в качестве *Ps. maeandrinus*. На эту ошибку ему указал Д. В. Обручев в одном из писем 1940 г., сообщив также, что в своей монографии по псаммостеидам он различает из более высоких слоев девона, залегающих над бурегскими, два вида: *Psammosteus grossi* и *Ps. falcatus*. В. Гросс (Gross, 1942, стр. 411), признав свою ошибку, описал и изобразил под этими названиями остатки псаммостеид, главным образом из Velna ala на р. Абаве. Тем самым он является автором этих видовых названий, а не Д. В. Обручев (Международный кодекс зоологической номенклатуры, ст. 50).

Положение, однако, осложняется тем, что в рукописи Д. В. Обручева, так же как и в опубликованных диагнозах (Обручев, 1947), под названием *Ps. grossi* описан другой вид, из примерно синхронных надснежским слоев р. Мсты, тогда как *Ps. grossi* и *Ps. falcatus*, описанные В. Гроссом, являются синонимами, различия между которыми сводятся отчасти к возрастной изменчивости (оригинал *Ps. falcatus*, рис. 3В, принадлежит значительно более старой особи, чем оригинал *Ps. grossi*, рис. 3А), отчасти к обычной для видов *Psammosteus* изменчивости в очертаниях базальной части бранхиальных пластинок, длина которых подвержена значительным колебаниям (см. описание *Ps. megalopteryx*).

Вследствие того, что *Ps. grossi* Gross, 1942 не идентичен с *Ps. grossi* Obruchev, 1947, последний вид должен получить новое название, и ниже он описывается как *Ps. tenuis* nom. nov.

Хотя в работе В. Гросса (Gross, 1942, стр. 411) *Ps. grossi* стоит впереди *Ps. falcatus*, но для обозначения этого вида должно быть выбрано второе название (по праву первого ревизующего): 1) во избежание смешения *Ps. grossi* Gross и *Ps. grossi* Obruchev и 2) как более известное в литературе.

Л. Б. Тарло (Tarlo, 1961) показал, что описанная Р. Траквером (Traquair, 1896, табл. 6, фиг. 4, 5) бранхиальная пластинка *Psammosteus* sp. из Шотландии относится к *Ps. falcatus*.

Описание. Медиальные пластинки с сохранившимися тессерами встречаются крайне редко. Единственный экземпляр (табл. LXXXVIII, фиг. 2) несет кожные зубы, сидящие прямо на поверхности пластинки без подушки губчатой ткани, образующей основание каждой тессеры (кроме молодых, см. табл. LXXVIII, фиг. 3) у *Ps. megalopteryx* или *Ps. maeandrinus*. Однако В. Гросс (Gross, 1933a, стр. 14) описывает найденные вместе с бранхиальными пластинками отдельные тессеры с очень крупным острым центральным кожным зубом. Остается предположить, что тессеры отпадали еще легче, чем у *Ps. megalopteryx*, оставляя после себя полигональные углубления, а сохранившиеся на образце, изображенном на фиг. 2, табл. LXXXVIII, кожные зубы — молодые, заполняющие промежутки между разошедшимися (до приростания к пластинке) тессерами. Центральные кожные зубы очень крупные, со сложными ветвящимися лапчатыми зубчиками. Они окружены мелкими, более простыми. Кожные зубы покрыты тонкими перистыми морщинами и совершенно подобны кожным зубам бранхиальных пластинок. По поверхности губчатой ткани проходит борозда канала боковой линии (справа на фотографии; две крупные ямки, заметные на последней, вызваны, вероятно, посмертным выеданием какими-нибудь организмами). Толщина пластинки значительная — 9 мм.

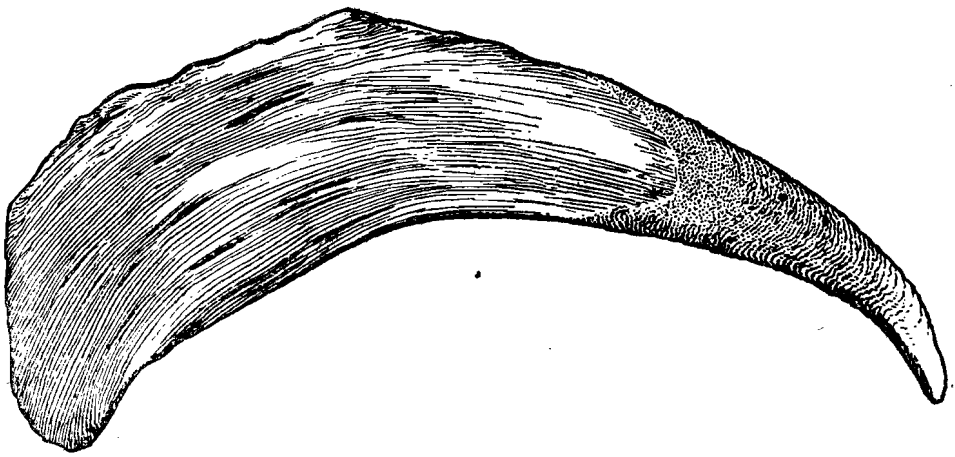


Рис. 198. Бранхиальная пластинка *Psammosteus falcatus*, лектотип, дорзальная сторона.
Геол. музей. Латв. гос. ун-та. Р. Абава, Velna ala; огрская свита.

Бранхиальные пластинки. Лектотип (табл. LXXXVIII, фиг. 1; рис. 198) — полная правая бранхиальная пластинка шириной по прямой 25 см, по кривой — 28 см, длиной у основания 6,5 см, максимальной толщиной 1 см. Глубина вогнутости вентральной стороны 5 см. Передний край почти прямой, образует с наружным угол в 145° и с внутренним 127°. С вентральной стороны дистальная часть наружного края сильно стерта. Кожные зубы занимают только дистальную часть пластинки, на 11 см ее ширины. Дистально они сильно возрастают в размерах и приобретают более правильное расположение поперечными рядами, на дорзальной стороне выпуклыми дистально. Прокси-

мальные кожные зубы имеют сравнительно короткие зубчики, развитые равномерно со всех сторон, дистальные — длинные лапчатые зубчики с проксимальной стороны.

Описанный лектотип — единственный экземпляр со сравнительно длинным основанием и прямым передним краем. Все остальные экземпляры из всех местонахождений построены по типу *Ps. grossi* Gross — они имеют одинаковую длину почти на всем протяжении, и их передний край плавно переходит в латеральный. Некоторые образцы достигают не меньшей ширины, чем лектотип. Так, образец с р. Огре имеет далеко не полную ширину 26 см при длине 3,5 см. По-видимому, здесь имеется такая же значительная изменчивость, возрастная и индивидуальная, как у *Ps. megalopteryx*.

Кожные зубы всех экземпляров *Ps. grossi* Gross совершенно идентичны по форме и расположению с кожными зубами *Ps. falcatus* Gross. Это и заставляет, принимая во внимание также их совместное нахождение, считать их принадлежащими одному виду.

Лучше видны кожные зубы на фиг. 1*б*, табл. LXXXVII. На этом образце с обеих сторон хорошо выражена периодичность роста — уменьшение величины кожных зубов в проксимальном направлении, сменяющееся новым увеличением. На изображенной дорзальной стороне таких периодов можно насчитать четыре. Это уменьшение выражается главным образом в укорочении проксимальных лапок кожных зубов. То, что такая периодичность не встречается у всех экземпляров, а является редкостью, показывает, что она не была нормальной, а зависела от каких-либо неблагоприятных условий, которым подвергались некоторые особи. Один из таких периодов уменьшения величины кожных зубов изображен на табл. LXXXVII, фиг. 1*б*, где видно и связанное с этим упрощение их формы. Разница в величине такова, что в поясах мелких кожных зубов их приходится 14 на 1 см, в поясах крупных — 4. В левом верхнем углу фотографии видно образование гребешков, характерное для дистальных кожных зубов, а немного правее — кожные зубы с совсем короткими зубчиками, более гладкие и неправильные, возникавшие, по-видимому, вторично, в поврежденных местах.

Образец, изображенный на фиг. 5 табл. LXXXIX, отличается более косым расположением рядов кожных зубов на спинной стороне. Кожные зубы также с очень слабо развитыми лапками (табл. LXXXIX, фиг. 5*б*), то есть имеют характер, свойственный проксимальным кожным зубам. По-видимому, это сильно стертый экземпляр, и дистальная часть здесь просто отсутствует.

Фиг. 2 табл. LXXXVII отчасти передает (но все же далеко не достаточно) характерную для вида очень тонкую перистую морщинистость, излучающуюся из дистально (на фотографии направо) расположенной вершинки. На многих экземплярах она бывает выражена значительно слабее, но при правильном освещении и под достаточным увеличением почти всегда заметна. На фиг. 2, табл. LXXXVII видно также несколько мелких кожных зубов среди крупных (в правом верхнем углу) и общее измельчание их в проксимальном направлении (налево).

Фиг. 4 табл. LXXXIX и фиг. 1 табл. XC изображают два дистальных конца бранхиальных пластинок с различно построенными кожными зубами. На втором образце они, сливаясь по нескольку, образуют характерные гребешки с проксимальными лапками, на первом — развиты неправильно, не сливаются и не образуют ясных рядов; лапки их развиты более равномерно с разных сторон и несут заметные поперечные

отростки; мелкие кожные зубы вклиниваются неправильной зоной среди крупных у заднего края. На другой стороне образца картина ближе к обычной, но и там кожные зубы сохраняют свою индивидуальность и высокие острые верхушки.

Отдельные тессеры очень своеобразны (табл. LXXXIX, фиг. 1—3). Они имеют коническую форму и состоят как бы из одного центрального очень крупного кожного зуба, у основания которого сидят мелкие. Их размеры 3,5—4,5 мм в диаметре основания, 4 мм в высоту.

Сравнение: *Ps. falcatus* по форме бранхиальных пластинок и кожных зубов ближе всего стоит к *Ps. tenuis*. Он отличается от последнего более крупными размерами, большей толщиной и изгибом бранхиальных пластинок, более высокими кожными зубами с тонкой перистой морщинистостью, отсутствующей у *Ps. tenuis*, и меньшей регулярностью в образовании поперечных рядов кожных зубов. Кожные зубы проксимальной части бранхиальных пластинок описываемого вида часто очень похожи на кожные зубы *Ps. megalopteryx*, который является вероятным предком *Ps. falcatus*. От *Ps. pectinatus* последний отличается менее высокими и правильными гребешками поперечных рядов кожных зубов.

### *Psammosteus tenuis* Obruchev, nom. nov.

Табл. XC, фиг. 2; табл. XCI, фиг. 1; рис. 199

1947. *Psammosteus grossi* n. sp. — Обручев, стр. 520; рис. 2е (nom. praeocc.).
1958. *Psammosteus grossi* Obr. — Обручев, стр. 49.

Происхождение названия: tenuis — тонкий, по незначительной толщине бранхиальных пластинок.

Голотип. Бранхиальная пластинка (табл. XCI, фиг. 1); колл. Р. Ф. Геккера, 1929; ПИН, № 220/353. Р. Мста, правый берег, между дер. Дубовицы и Раменье, верхи надснежских слоев верхнефранского подъяруса верхнего девона или еще выше.

Диагноз. Бранхиальные пластинки до 10 см по длинной оси, плоские, слегка изогнутые. Кожные зубы разнообразной неправильной формы, с длинными лапчатыми зубчиками, особенно с проксимальной стороны, часто расположены поперечными рядами, иногда сливаясь и образуя гребешки.

Геологический возраст и распространение. Верхи надснежских слоев (или выше), р. Мста между погостом Морконницы и дер. Дубовицы (Конец, Усть-Каширское, Раменье).

История изучения. Вид установлен под названием *Ps. grossi* в 1947 г., но ранее В. Гросс (Gross, 1942, стр. 411, рис. 3а) описал под названием *Ps. grossi* Obrutschew другую форму, являющуюся синонимом *Ps. falcatus*. Поэтому описываемый вид должен получить новое название (подробнее см. в истории изучения *Ps. falcatus*, стр. 251).

Описание. Известно только несколько бранхиальных пластинок, небольших, плоских, слабо изогнутых. Голотип, с обломанным концом и основанием, имеет ширину 6,5, длину до 2,5 см при максимальной толщине 3,5 мм. Кожные зубы занимают дистальную часть, они очень разнообразны и неправильны по форме (табл. XC, фиг. 2). Проксимально они более мелкие, с короткими зубчиками, развитыми равномерно со всех сторон. Дистально они становятся крупнее, а проксимальные зубчики сильно удлиняются и превращаются в лапки, от 1 до 7 на кожный зуб. В последнем случае кожный зуб представляет собой гребешок, который иногда сливается с соседним или соединяется с ним

перемычкой. Величина кожных зубов 1—3 мм. Лапчатые зубцы снабжены по краям морщинками. Задний край пластинки покрыт кожными зубами, наружный — стерт, хотя и не сильно.

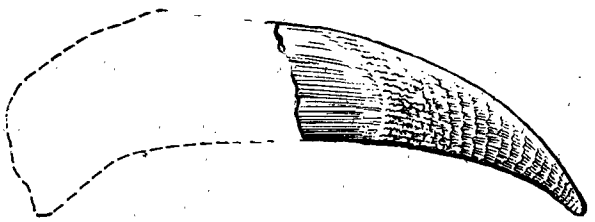


Рис. 199. Реконструкция бранхиальной пластинки *Psammosteus tenuis*.

Возможно, что проксимальная часть была гораздо длиннее, о чем свидетельствует образец № 220/376 — фрагмент проксимальной части в 9 см длиной, несущий неизвестные у других представителей рода *Psammosteus* четыре неглубокие продольные борозды на равных расстояниях друг от друга.

Сравнение. *Ps. tenuis* отличается от всех других видов тонкими и короткими бранхиальными пластинками. Кожные зубы очень похожи на кожные зубы *Ps. falcatus*, но крупнее и площе, чем у последнего, и с менее развитой перистой морщинистостью. Это, по-видимому, самый поздний представитель псаммостеид, у которого превращение бранхиальных пластинок в тонкие боковые шипы и усложнение формы кожных зубов достигли крайнего развития.

## Род Karelosteus Obruchev, 1933

Происхождение названия: по Карельской АССР.

Типовой вид. *Karelosteus weberi* Obruchev, 1933.

Диагноз. Бранхиальные пластинки со сравнительно длинным основанием, быстро укорачивающиеся дистально и загибающиеся назад. Кожные зубы очень крупные, выпуклые, с ребристыми стенками коронок.

Геологический возраст и распространение. Верхний девон, нижнефранский подъярус, снетогорские (?) слои. Северо-восточное крыло Главного девонского поля, р. Свирь и Андомская гора.

История изучения. Род установлен по одному экземпляру бранхиальной пластинки типового вида (Обручев, 1933). Найден еще фрагмент. Больше не описывался.

Характеристика и сравнение. Скудный материал не дает достаточных данных для характеристики. Отличия голотипа *K. weberi* от бранхиальных пластинок *Psammosteus* сводятся к двум признакам. Однако род провизорно сохраняется, так как несомненно, что ряд видов *Psammosteus*, установленных по одним бранхиальным пластинкам, окажется принадлежащим нескольким родам, когда станут известны другие элементы панциря. Величина и форма кожных зубов позволяют легко отличать единственный вид рода от видов *Psammosteus*.

Объем рода. Только типовой вид.

## *Karelosteus weberi* Obruchev, 1933

Табл. XCII, фиг. 2; табл. XCIII, фиг. 1

1933б. *Karelosteus weberi* n. g., n. sp. — Обручев, стр. 12, 14; табл. I, фиг. 1.
1933а. *Karelosteus weberi* Obrutschew — Gross, стр. 17.

Происхождение названия: в честь В. Н. Вебера.

Голотип. Правая бранхиальная пластинка (Обручев, 1933б, табл. I, фиг. 1); колл. В. Н. Вебера, 1920; Центр. геол.-разв. музей им. Ф. Н. Чернышева, Ленинград, № 4014-1. Р. Святуха, левый приток Свири, левый берег между дер. Вяз-остров и Посад, обн. 54, нижнефранский подъярус верхнего девона (точно горизонт неизвестен).

Диагноз. Бранхиальная пластинка с довольно длинным основанием. Кожные зубы очень крупные, до 4 мм длиной, выпуклые, плотно посаженные, с ребристыми стенками коронки.

Геологический возраст и распространение. Точный возраст типового местонахождения неизвестен, однако на Андомской горе фрагмент бранхиальной пластинки найден вместе с *Ps. maeandrinus*, то есть в снетогорских слоях. Других находок неизвестно.

История изучения. См. историю изучения рода.

Описание. Бранхиальная пластинка сравнительно длинная у основания (5,5 см), у дистального излома имеет всего 2 см в длину. Ширина в сохранившейся части — 7,8 см. Пластинка вогнута вентрально. Кожные зубы очень крупные — 2—4 мм в длину, 1—1,5 мм в ширину. Они образуют как продольные, так и поперечные ряды. Размеры их увеличиваются дистально. Проксимальные кожные зубы округлые, дистально они удлиняются. Проксимально они пологие, дистально заостренные, коронки сильно выпуклые, бока их отвесные и несут простые ребрышки, расходящиеся от дистальной верхушки.

Сравнение. Кожные зубы *K. weberi* превосходят по своим размерам кожные зубы всех видов *Psammosteus* и могут быть сравнены только с кожными зубами *Ganosteus*, от которых легко отличимы простотой своих очертаний и короткими зубчиками.

## VII. МИКРОСТРОЕНИЕ НЕКОТОРЫХ PSAMMOSTEIDA

Л. И. НОВИЦКАЯ

В связи с фрагментарностью большей части остатков псаммостеид важное значение приобретает изучение их микроструктуры. Этому вопросу посвящены работы В. Гросса (Gross, 1930, 1933a) и Л. Б. Тарло (Tarlo, 1962, 1963). В СССР вопросами микроструктуры занимались Д. В. Обручев и А. П. Быстров, однако из псаммостеид ими описаны только *Aspidosteus heckeri* (Обручев, 1941; Быстров, 1955) и «*Psammolepis paradoxa*» (Быстров, 1955). Ниже дается описание 16 видов (пяти родов) псаммостеид: *Schizosteus* (2 вида), *Pycnosteus* (3 вида), *Gabosteus* (1 вид), *Psammolepis* (4 вида) и *Psammosteus* (6 видов).

В пластинках псаммостеид четко различаются три основных слоя: кожные зубы, губчатая ткань и базальный слой (изопедин).

Кожные зубы покрывают пластинку сверху, образуя сплошной панцирь (*Psammolepis*), иногда сливаются в длинные гребни (*Psammosteus*), иногда сравнительно далеко удалены друг от друга (*Pycnosteus*), состоят из ортодентина и имеют одну или несколько пульпарных полостей, соединяющихся с каналами нижележащего губчатого слоя. Дентинные каналъцы радиально расходятся из полости пульпы, в нижней части довольно широкие, выше разветвляются, постепенно сужаясь. В верхней части зуба они образуют густую сеть коротких ветвящихся отростков. Зубы имеют пластинчатое строение, на некоторых шлифах выступающее особенно отчетливо. Пластины откладываются на стенках полости пульпы по мере утолщения зуба.

Губчатая ткань составляет бóльшую часть, а иногда почти всю толщину пластинки; она образована балками, разделенными более или менее крупными межбалочными полостями. В ней различаются два слоя: верхний с мелкими полостями и нижний с более крупными, называемые соответственно сетчатым и решетчатым. Обычно эти два слоя хорошо различимы, но иногда граница между ними очень расплывчата. В нижней части решетчатого слоя во многих случаях видна уплотненная прослойка из налегающих друг на друга балок. Образование ее, очевидно, связано с условиями фоссилизации, при которой происходит сжатие пластинки, особенно сильное в той ее части, где расположены самые крупные межбалочные полости и поэтому балки легче всего разминаются. Аналогичная картина наблюдается и в бранхиальных пластинках, где разрушается центральная часть, а сетчатые слои обычно не деформируются. Балки губчатой ткани состоят из особого костеподобного, но лишенного костных клеток вещества, названного В. Гроссом (Gross, 1930) аспидином. Долгое время считалось, что он вообще бесклеточен и представляет собой вторично измененную кость. Однако

Л. Б. Тарло (Tarlo, 1963) показал, что аспидин является не вторично измененной костью, а ее предшественником, обладающим уже свойствами настоящей кости, но лишенным остеоцитов, функции которых выполняли аспидиноциты. В нем хорошо различаются аспидоны, образованные концентрически нарастающими вокруг кровеносных каналов пластинками аспидина и соответствующие гаверсовым каналам кости. Пластинки аспидонов пронизаны очень тонкими, иногда едва различимыми радиальными канальцами, в которых помещались отростки аспидинобластов, отступающих внутрь кровеносного канала по мере утолщения аспидона (Обручев, 1941). Промежутки между аспидонами заполнены крупными вытянутыми полостями, которые Л. Б. Тарло (Tarlo, 1963) считает полостями аспидиноцитов. По форме и размеру они варьируют от тонких и длинных, очень похожих на дентинные канальцы (иногда они даже раздвоены на концах) до сравнительно коротких и утолщенных; часто бывают веретеновидными, иногда имеют расширенную центральную часть и резко сужаются на концах. Между аспидонами аспидиноциты располагаются беспорядочно, около аспидонов часто вытянуты перпендикулярно к их пластинкам. Очень редко встречаются аспидиноциты, заключенные между пластинками аспидона и параллельные им.

Третий слой пластинки — базальный (изопедин) состоит из налегающих друг на друга тонких аспидиновых пластин, пронизанных редкой сетью кровеносных каналов. Пластинки параллельны нижней поверхности панциря и в местах прохождения кровеносных каналов через базальный слой огибают каналы. Базальный слой пересекается многочисленными шарпеевыми волокнами, идущими косо или почти перпендикулярно по отношению к его пластинкам. Шарпеевы волокна напоминают аспидиноциты губчатой ткани, но значительно длиннее последних и расположены все в одном направлении.

### *Shizosteus splendens* (Eichwald, 1844)

Пластинки тонкие, толщиной 2—3 мм. Кожные зубы в разрезе четырехугольные (рис. 200), крупные, верхняя поверхность их слабо выпуклая или сглаженная, пульпа обычно одна. Среди крупных кожных зубов встречаются иногда мелкие, возвышающиеся над поверхностью крупных. Губчатая ткань рыхлая, аспидиновые балки тонкие, причудливо изогнутые. Межбалочные полости большие, очень разнообразной формы. В середине губчатой ткани обычно видна прослойка из обломков балок. На границе с базальным слоем появляются округлые или эллипсовидные полости. Базальный слой средней толщины.

### *Shizosteus striatus* (Gross, 1933a)

Средняя толщина пластинок 3—4 мм. Кожные зубы (рис. 201) небольшие, округло-четырехугольной формы в разрезе, с одной или несколькими пульпарными полостями. Сетчатый слой образован аспидиновыми балками, разделенными извилистыми межбалочными полостями, постепенно переходит в решетчатый. В последнем балки слегка утолщаются, полости увеличиваются, однако из-за плохой сохранности материала ничего нельзя сказать о их форме. Базальный слой средней толщины.

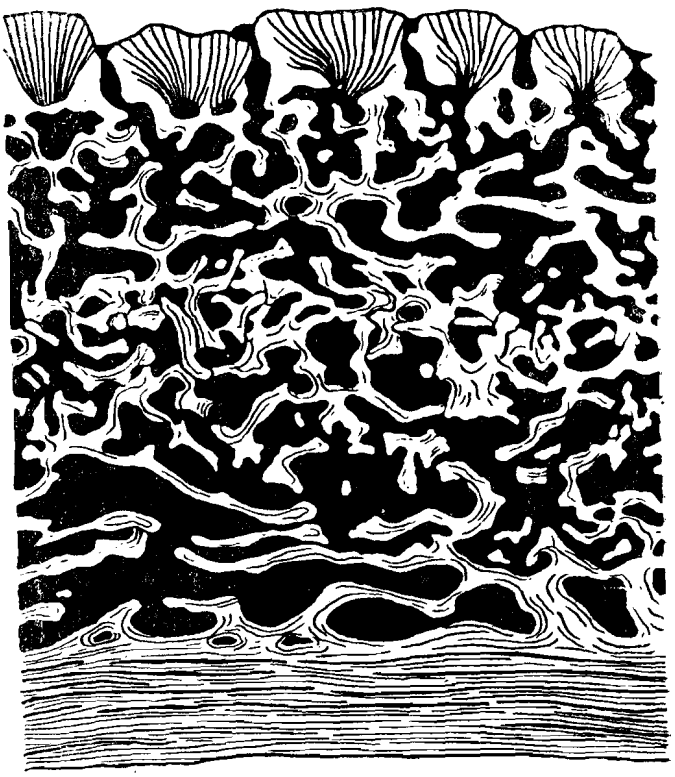


Рис. 200. *Schizosteus splendens* (Eichwald).
Вертикальный шлиф через среднюю пластинку, × 32, р. Славянка, дер. Марьина; средний девон, наровский горизонт.

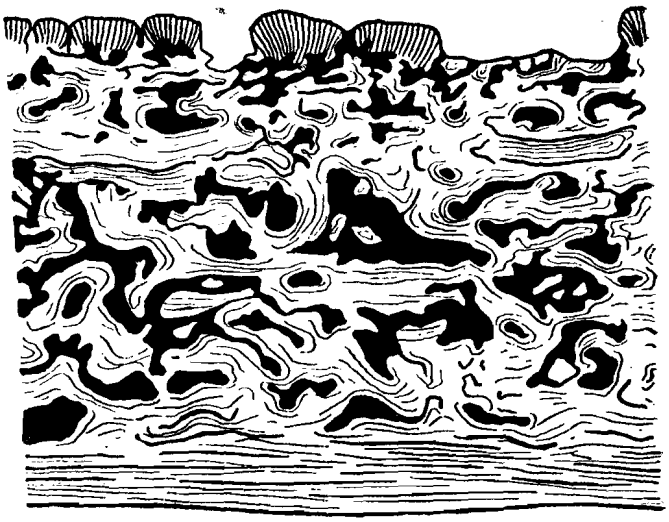


Рис. 201. *Schizosteus striatus* (Gross).
Вертикальный шлиф через среднюю пластинку. × 32, Р. Луга, Поречье—Киноши; средний девон, наровский горизонт.

Пломбировка захватывает один-два ряда полостей, ближайших стертому краю бранхиальной пластинки.

От *S. splendens* отличается менее рыхлой губчатой тканью и мене крупными кожными зубами.

*Pycnosteus palaeformis* Preobrazhensky, 1911

Толщина пластинки около 4 мм. Кожные зубы (рис. 202) средне величины, разделены довольно значительными промежутками, в раз резе их форма меняется от четырехугольной до конической. Имеющиес

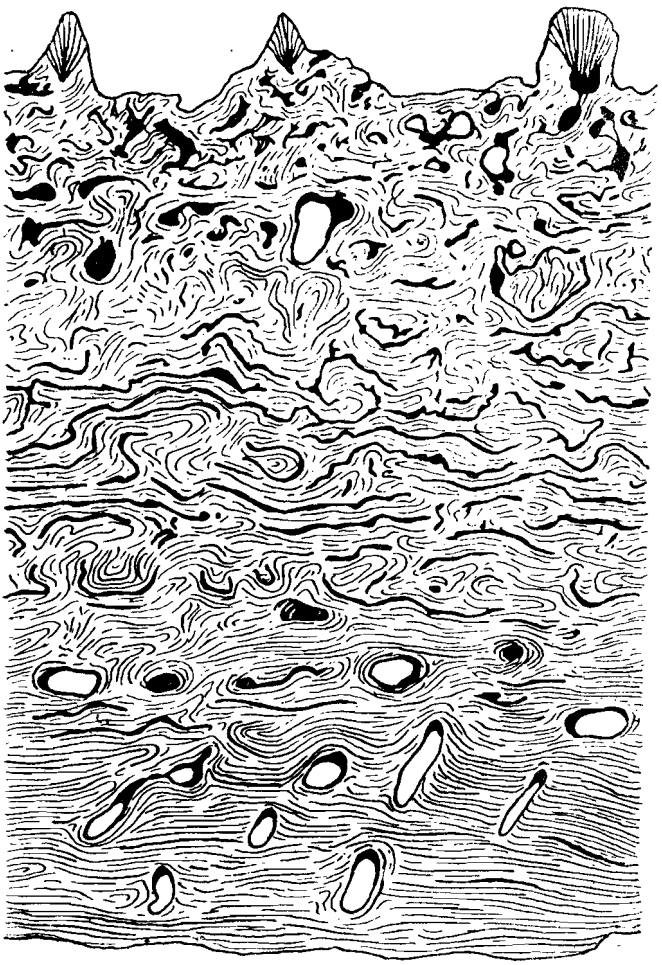


Рис. 202. *Pycnosteus palaeformis* Preobrazhensky.
Вертикальный шлиф через среднюю пластинку, × 32, Р. Луга, выше дер. Старица; средний девон, арукюльские слои.

в коллекции пластинки уплотнены при фоссилизации. Верхний слой соответствующий сетчатому, состоит из аспидиновых балок средне толщины. Преобладают межбалочные полости в виде узких щелей округлые полости редки. Ниже идет более плотный слой. Среднюю

часть пластинки занимают налегающие одна на другую аспидиновые балки, местами изломанные, но в основном параллельные поверхности пластинки. Их горизонтальность объясняется, по-видимому, тем, что в ненарушенном виде губчатая ткань состояла из длинных горизонтальных балок, соединявшихся короткими вертикальными балками, сдавливавшимися при фоссилизации. Базальный слой толстый — около $^1/_3$ толщины пластинки, густо пронизан кровеносными каналами.

*Pycnosteus pauli* Mark, 1956

Ввиду ограниченности материала шлифы сделаны только через бранхиальные пластинки (рис. 203). Крупные кожные зубы часто перемежаются с мелкими. Форма зубов в разрезе меняется от округло-

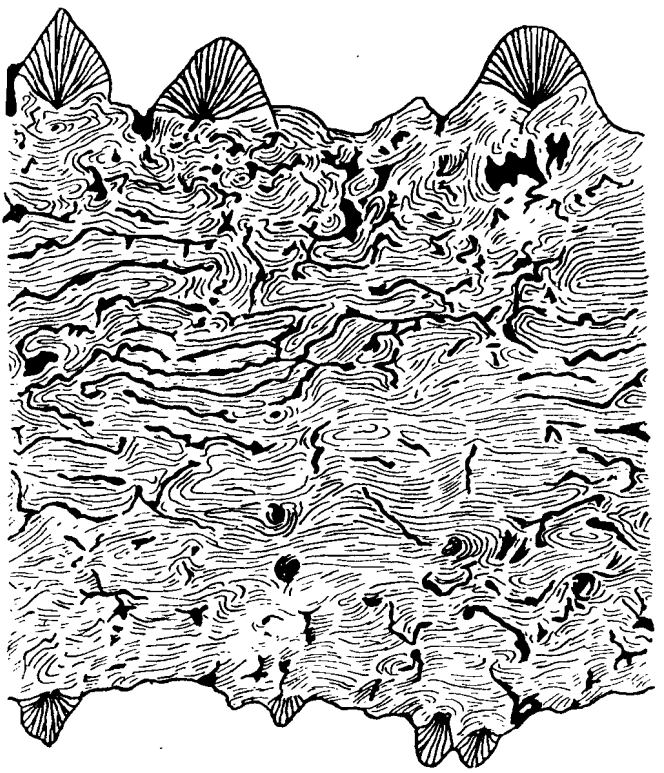


Рис. 203. *Pycnosteus pauli* Mark.
Вертикальный шлиф через бранхиальную пластинку, × 32. Оз. Выртсъярв, Тамме; средний девон, арукюльские слои.

четырехугольной до заостренно-конической, пульпарных полостей однадве. В губчатой ткани различаются беспорядочно изгибающиеся аспидиновые балки, тесно прилегающие одна к другой, разделенные очень узкими щелями, имеющими при небольших увеличениях вид темных линий, в основном горизонтальных (результат деформации). Балки в середине пластинки несколько тоньше периферических. Сетчатый слой почти не выражен.

*P. pauli* очень близок по микроструктуре к *P. palaeformis*, от которого отличается главным образом более крупными кожными зубами.

Толщина бранхиальной пластинки 4—6 мм. Кожные зубы звездчатые, крупные. В разрезе их форма и размеры разнообразны и зависят от места пересечения зуба плоскостью шлифа (рис. 204). Кожные зубы

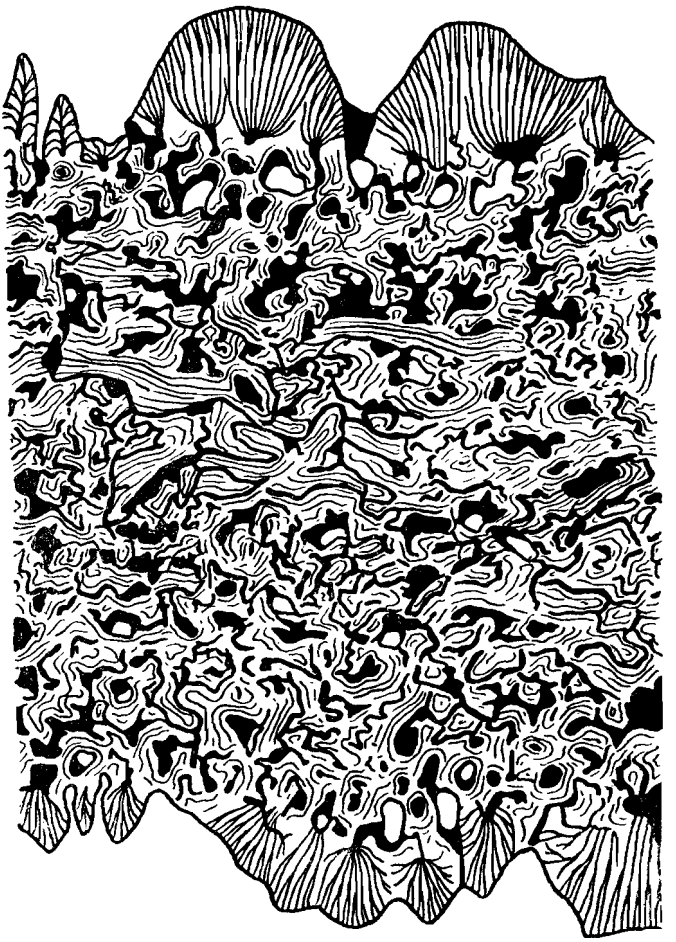


Рис. 204. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon).
Вертикальный шлиф через бранхиальную пластинку, × 32.
Р. Гауя; средний девон, буртниекские слои.

имеют несколько пульпарных полостей, из которых выходят хорошо выраженные пучки дентинных канальцев. Под звездчатыми зубами иногда видны остатки резорбированных зубов предыдущей генерации (рис. 205). Губчатая ткань уплотнена при фоссилизации и имеет вид тесно прилегающих друг к другу обломков балок, разделенных в средней части пластинки узкими щелями. В поверхностных частях пластинки, соответствующих сетчатому слою, межбалочные полости хорошо выражены.

На одном из шлифов через среднюю пластинку, менее сплющенную, чем другие, видно строение губчатой ткани, образованной длинными

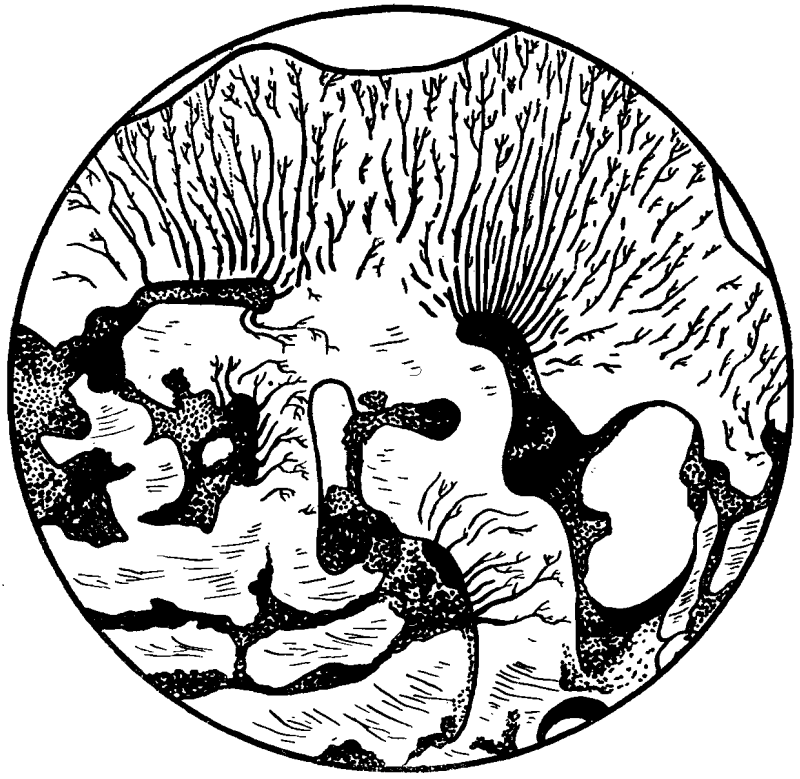


Рис. 205. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon).
Остатки резорбированных зубов под зубами новой генерации в бранхиальной пластинке. × 150. Р. Гауя; средний девон, буртниекские слои.

горизонтальными и довольно короткими вертикальными балками с заключенными между ними полостями. Под слоем звездчатых зубов, как и на бранхиальной пластинке, видны мелкие зубы предыдущей генерации.

От *P. pauli* и *P. palaeformis* отличается более крупными кожными зубами.

### *Ganosteus stellatus* Rohon, 1901

Пластинки примерно в 1 см толщиной. На вертикальном шлифе (рис. 206) видны большие звездчатые кожные зубы, иногда сидящие один на другом. Основную массу зуба составляют мелкие переплетающиеся аспидиновые балки, разделенные узкими извилистыми полостями. Дентиновый колпак составляет $^1/_3$ или больше всей толщины зуба, расположение дентиновых пучков в нем указывает на слияние нескольких зубов. Между крупными зубами располагаются мелкие с одной пульпой и конической вершиной. Одна, реже две генерации мелких зубов обычно различаются под слоем крупных звездчатых зубов в средних (рис. 207) и бранхиальных пластинках. Погруженные зубы в различной степени резорбированы. Присутствие нескольких генераций зубов в средних пластинках не связано с наростами или какими-нибудь отклонениями от нормы и может быть обнаружено в любом месте пластинки, что доказывает смену кожных зубов у *Ganosteus stellatus* по

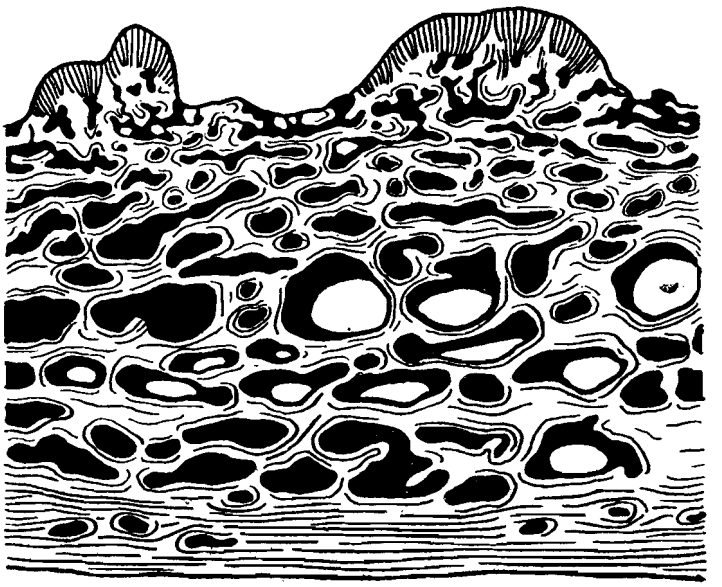


Рис. 206. *Ganosteus stellatus* Rohon.
Вертикальный шлиф через среднюю пластинку, × 16, Р. Абава; средний девон, абавские слои.



Рис. 207. *Ganosteus stellatus* Rohon.
Двойная генерация зубов в средней пластинке, × 75, Р. Абава; средний девон, абавские слои.

мере роста и утолщения пластинки, подобную наблюдаемой в других группах рыб (Crossopterygii, Arthrodira). Зубы последующей генерации крупнее зубов предыдущей (в соответствии с увеличивающимися размерами пластинки). Сетчатый и решетчатый слои средних пластинок постепенно переходят один в другой, в бранхиальных пластинках граница между ними резкая. Для сетчатого слоя последних характерны небольшие круглые или продолговатые межбалочные полости, иногда образующие четкие ряды (рис. 208). В решетчатом слое тонкие аспидиновые балки разделены округлыми межбалочными полостями, постепенно увеличивающимися к центру, где они очень велики. Базальный слой средней толщины.

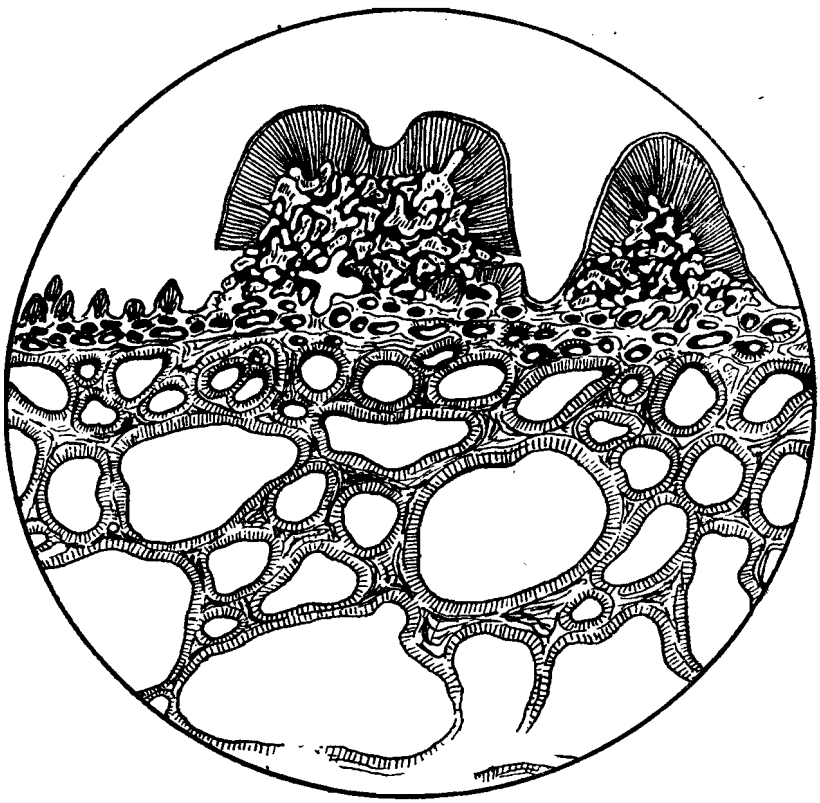


Рис. 208. *Ganosteus stellatus* Rohon.
Вертикальный шлиф через верхнюю часть бранхиальной пластинки. × 16.
Р. Абава; средний девон, абавские слои.

На стертых участках вскрывшиеся межбалочные полости пломбируются дентином. Пломбировка обычно не идет глубже первого ряда полостей.

*Psammolepis paradoxa* Agassiz, 1844

Толщина пластинок 3,5—9 мм. Кожные зубы довольно крупные, округлые или округло-четырехугольные в разрезе, с одной, реже с несколькими пульпарными полостями. На поверхности спинных, брюшных и бранхиальных пластинок нередки наросты вторичных зубов.



Рис. 209. *Psammolepis paradoxa* Agassiz.
Резорбция зубов первой генерации. × 150, Р. Брасла; верхний девон, гауйские слои.

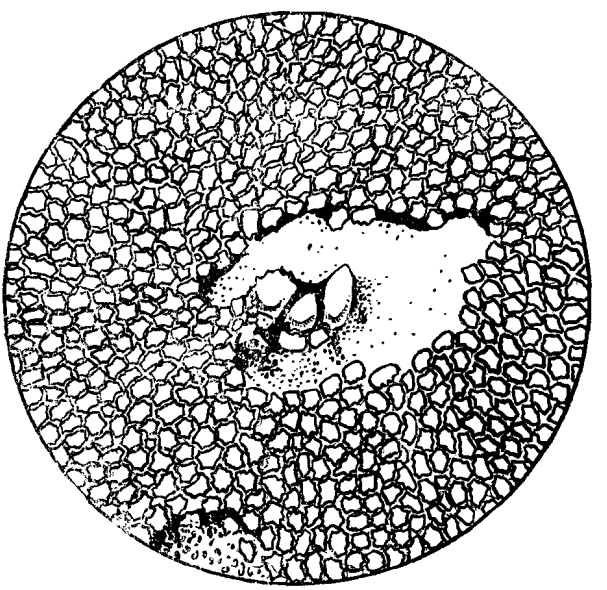


Рис. 210. *Psammolepis paradoxa* Agassiz.
Вторичные кожные зубы на краю участка с «разъеденной» скульптурой. × 16, Р. Брасла; верхний девон, гауйские слои.

более крупных и размещающихся в шахматном порядке над зубами первой генерации. Зубы в наростах на бранхиальных пластинках замуровываются в добавочном дентине (Gross, 1930; Быстров, 1955), но на спинных связаны друг с другом только аспидиновыми балками. На шлифах, сделанных через средние пластинки с наростами, видно, что зубы нижнего ряда в той или иной степени резорбированы (рис. 209) со стороны полости пульпы или соседних каналов. Резорбции подвергаются также ближайшие балки сетчатого слоя и иногда зубы верхнего ряда. Резорбция аспидиновых балок и кожных зубов наблюдается и за пределами наростов. У ряда экземпляров на стертых выступающих частях тессер кожные зубы как бы разъедены. Иногда на краю таких участков встречаются наросты более крупных вторичных зубов (рис. 210). Шлифы показали, что кожные зубы первой генерации под ними частично или полностью резорбированы, следы резорбции видны и на аспидиновых балках сетчатого и верхней части решетчатого слоев (рис. 211). Возможно, эти «разъеденные» участки — очаги резорбции, предшествующей замене старых стертых зубов новыми.

В губчатой ткани хорошо различаются сетчатый и решетчатый слои с округлыми межбалочными полостями неправильной формы, более крупными во втором слое. На некоторых образцах в нижней части решетчатого слоя выделяется уплотненная прослойка (рис. 212). Она видна невооруженным глазом в виде плотной полосы, параллельной базальному слою, часто отделена от него тонким слоем обычной губчатой ткани. Под микроскопом в ней различаются налегающие друг на



Рис. 211. *Psammolepis paradoxa* Agassiz.
Резорбция кожных зубов и аспидиновых балок на участке с «разъеденной» скульптурой. × 75. Р. Брасла: верхний девон, гауйские слои.



Рис. 212. *Psammolepis paradoxa* Agassiz.
Вертикальный шлиф через среднюю пластинку, × 32.
Р. Брасла; верхний девон, гауйские слои.

друга и перекрещивающиеся аспидиновые балки такой же толщины, как и в остальном решетчатом слое. Промежутки между балками почти исключительно щелевидные. Трещины на балках и их изломанные края говорят о том, что прослойка образовалась механическим путем, вероятно под давлением вышележащих пород. На некоторых балках видны следы резорбции, на одном из экземпляров виден ограниченный полостью резорбции вторичный аспидон (рис. 213) — факты, свидетельствующие о происходившей здесь при жизни животного перестройке. Базальный слой тонкий.

В бранхиальных пластинках четко различаются верхний и нижний сетчатые слои и центральный (решетчатый) слой. Последний обычно в виде обломков балок, плотно налегающих друг на друга и часто выкрашивающихся при шлифовании.

Аспидиновые балки пластинок *Psl. paradoxa*, как и других псаммостеид, нередко поражены грибом, названным Быстровым (1956)



Рис. 213. *Psammolepis paradoxa* Agassiz.
Вертикальный шлиф через уплотненную прослойку. Вторичный аспидон, × 150.
Р. Брасла; верхний девон, гауйские слои.

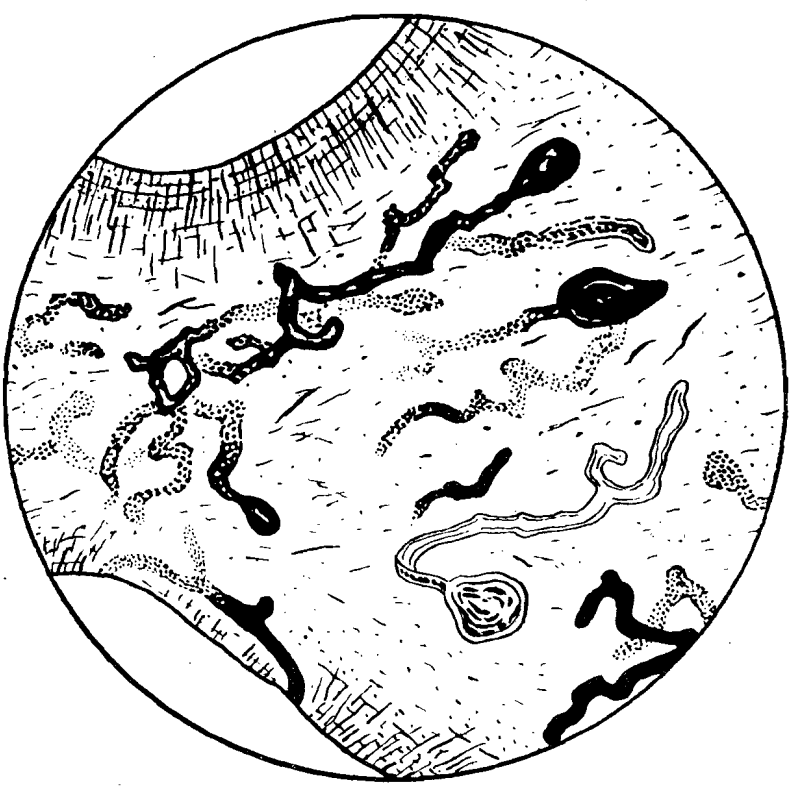


Рис. 214. *Psammolepis paradoxa* Agassiz.
Спорангии и гифы *Palaeomycelites lacustris* Bystrow в губчатой ткани, × 450.
Р. Гауя; верхний девон, гауйские слои (шлиф А. П. Быстрова).

*Palaeomycelites lacustris*. Гифы этого гриба уже неоднократно описывались в литературе, однако до сих пор не были известны его спорангии. На одном из шлифов в коллекции А. П. Быстрова, переданной мне после его смерти, обнаружены спорангии в виде округлых образований, иногда с немного вытянутой верхушкой (рис. 214). Спорангии, как и гифы, расположены внутри аспидиновых балок, в некоторых из них различима оболочка и зернистая структура внутри.

*Psammolepis abavica* Mark-Kurik, 1965

Толщина пластинок 4—12 мм. На вертикальном шлифе (рис. 215) кожные зубы имеют форму, близкую к четырехугольной. Они несколько мельче, чем у *Psl. paradoxa*, с одной или несколькими пульпарными

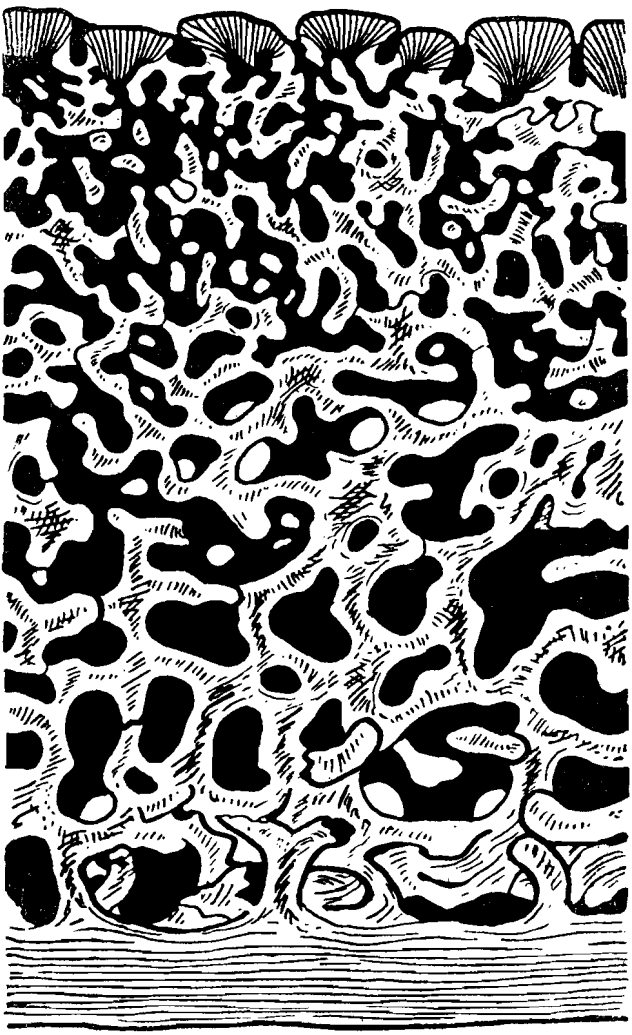


Рис. 215. *Psammolepis abavica* Mark-Kurik.
Вертикальный шлиф через срединую пластинку, × 32.
Р. Абава; средний девон, абавские слои.

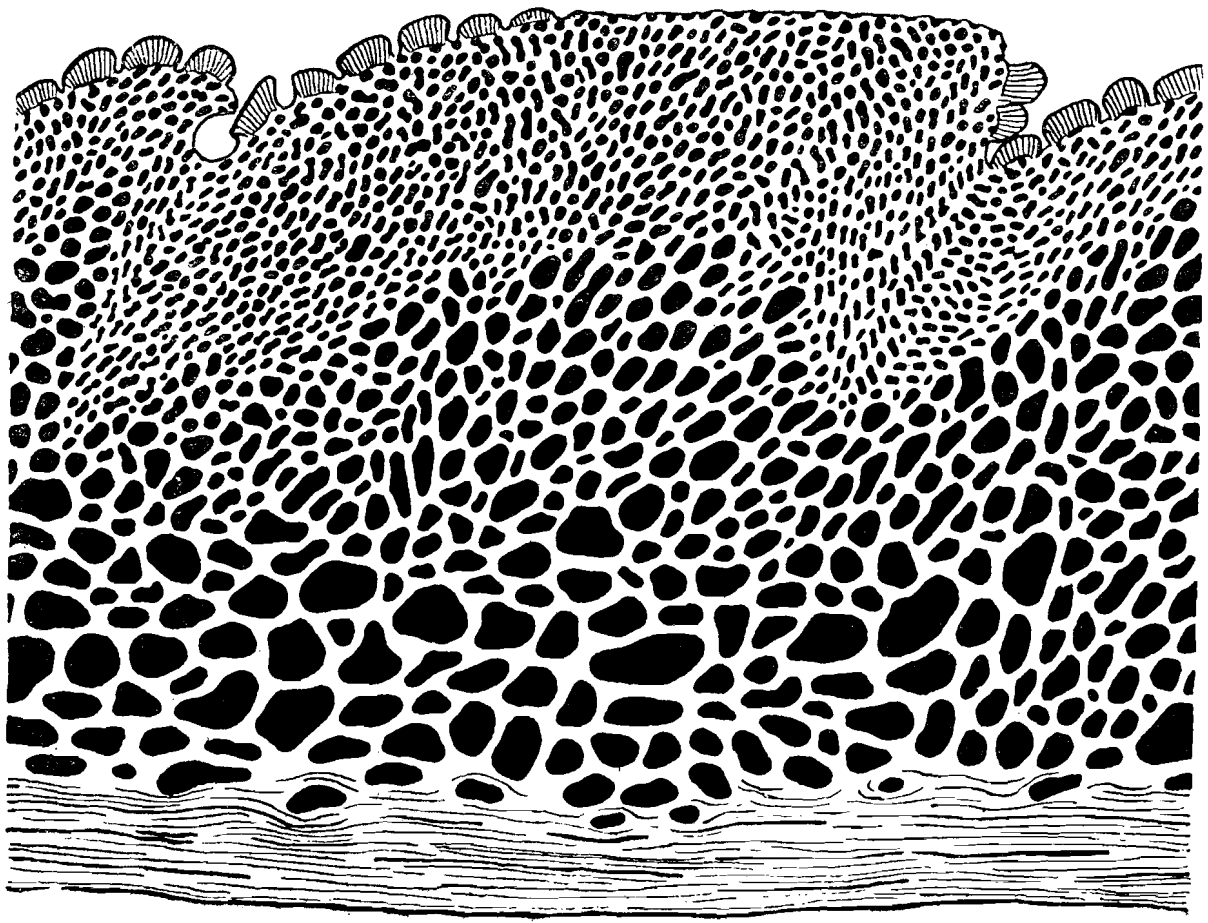


Рис. 216. *Psammolepis abavica* Mark-Kurik.
Вертикальный шлиф через тессеры. × 16. Р. Абава; средний девон, абавские слои.

полостями. Балки сетчатого слоя тонкие, разделены извилистыми межбалочными полостями. Полости решетчатого слоя округлые, неправильной формы, толщина балок в нем мало варьирует. Соотношение сетчатого и решетчатого слоев особенно четко видно на шлифах через тессеры, где сетчатый слой имеет очень характерный рисунок: между аспидиновыми балками одинаковой толщины заключены очень мелкие круглые или слегка вытянутые полости (рис. 216). Граница сетчатого и решетчатого слоев параллельна здесь поверхности тессер. Характер сетчатого слоя указывает на его принадлежность отдельным тессерам. Это подтверждается и тем, что шлифы иногда расходятся по косой линии, разделяющей тессеры и отчетливо видной в сетчатом слое, но неразличимой в решетчатом, общем для всей пластинки и образовавшемся, по-видимому, после слияния тессер. У границы с базальным слоем размеры полостей уменьшаются. Базальный слой тонкий.

По микроструктуре этот вид очень близок к *Psl. paradoxa*, от которого отличается немного меньшими размерами зубов и их формой.

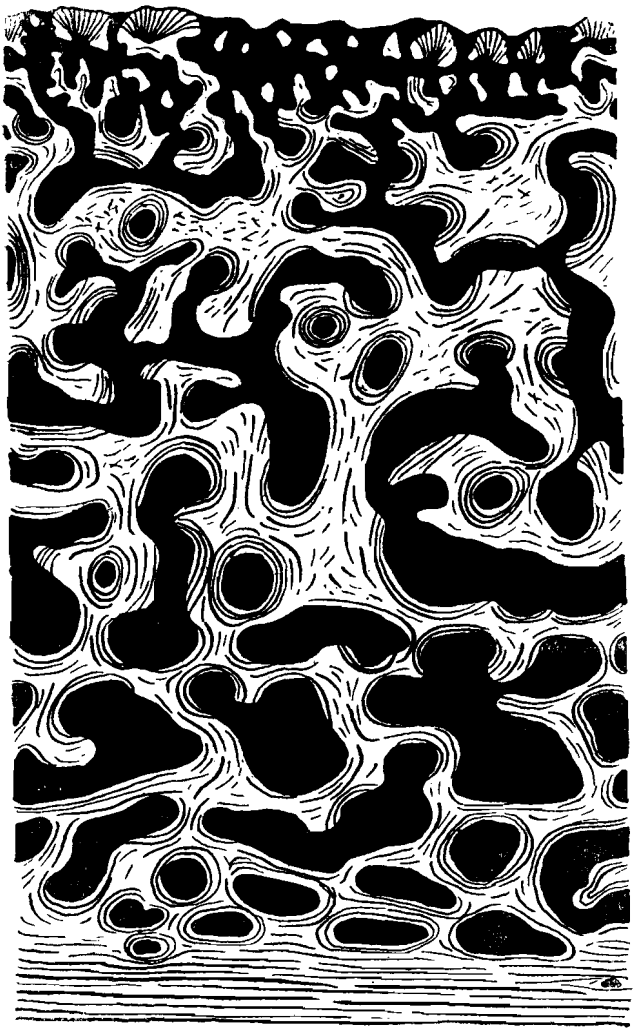


Рис. 217. *Psammolepis venyukovi* Obruchev.

Вертикальный шлиф через среднюю пластинку, × 32. Р. Оредеж, д. Ям-Тесово; верхний девон, старицкие слои.

## *Psammolepis venyukovi* Obruchev, 1965

Средняя толщина пластинок 5 мм. На вертикальном шлифе (рис. 217) видны округло-выпуклые кожные зубы значительно меньших размеров, чем у остальных описываемых видов *Psammolepis*. Пульпа одна. На ромбических тессерах среди звездчатых зубов одинакового размера выделяются крупные кожные зубы (по одному в ромбе), имеющие узкую коническую пульпу, вершина которой близко подходит к поверхности зуба (рис. 218). Сетчатый слой очень тонок, образован одним — двумя рядами коротких и тонких аспидиновых балок, сильно варьирующих по толщине в решетчатом слое. В средней части послед-

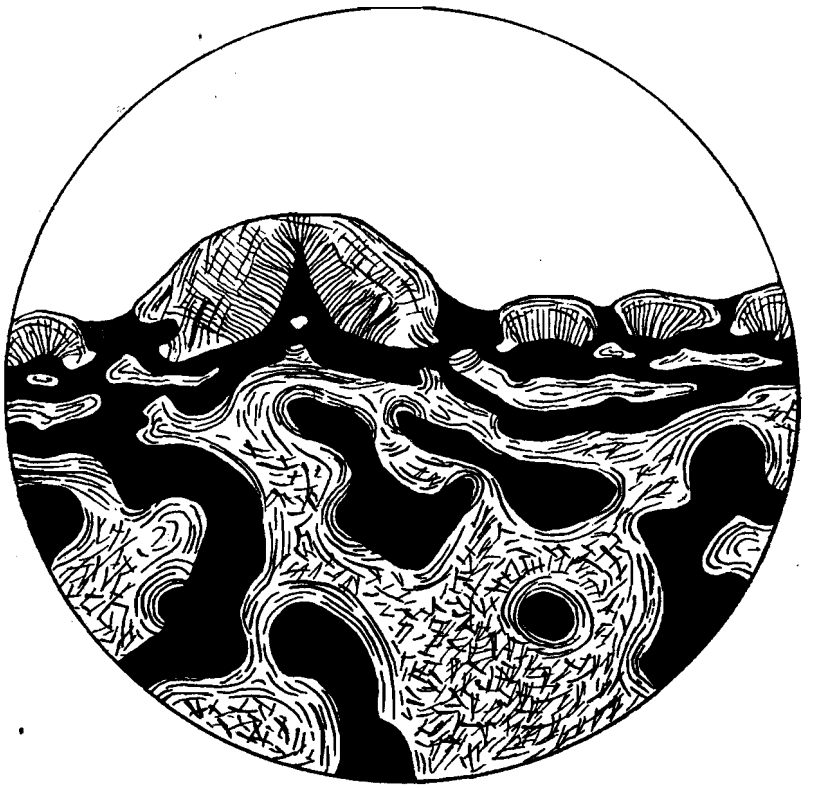


Рис. 218. *Psammolepis venyukovi* Obruchev.
Вертикальный шлиф через центральный кожный зуб тессеры. × 100, Р. Оредеж. дер. Ям-Тесово; верхний девон, старицкие слои.

него преобладают характерные для данного вида крупные аспидиновые участки неправильной формы, разделенные разнообразными по форме и размеру межбалочными полостями. На границе с базальным слоем и в нем самом проходят каналы небольшого диаметра. Базальный слой сравнительно тонкий.

## *Psammolepis undulata* Agassiz, 1844

В коллекции имеются только тонкие пластинки (около 3 мм толщины). Кожные зубы (рис. 219) крупные, округло-выпуклые, с одной пульпой. Толщина дентина составляет около $^1/_{10}$ толщины пластинки.

Между крупными зубами часто встречаются маленькие, вытянутые вверх кожные зубы. В губчатой ткани каналы небольшого диаметра приурочены главным образом к сетчатому слою. Решетчатый слой деформирован при фоссилизации, вследствие чего имеет вид тесно соприкасающихся друг с другом балок. Разделяющие их межбалочные пространства превращены в щели, вытянутые в основном горизонтально. Круглые в сечении каналы в уплотненной части пластинки редки, иногда

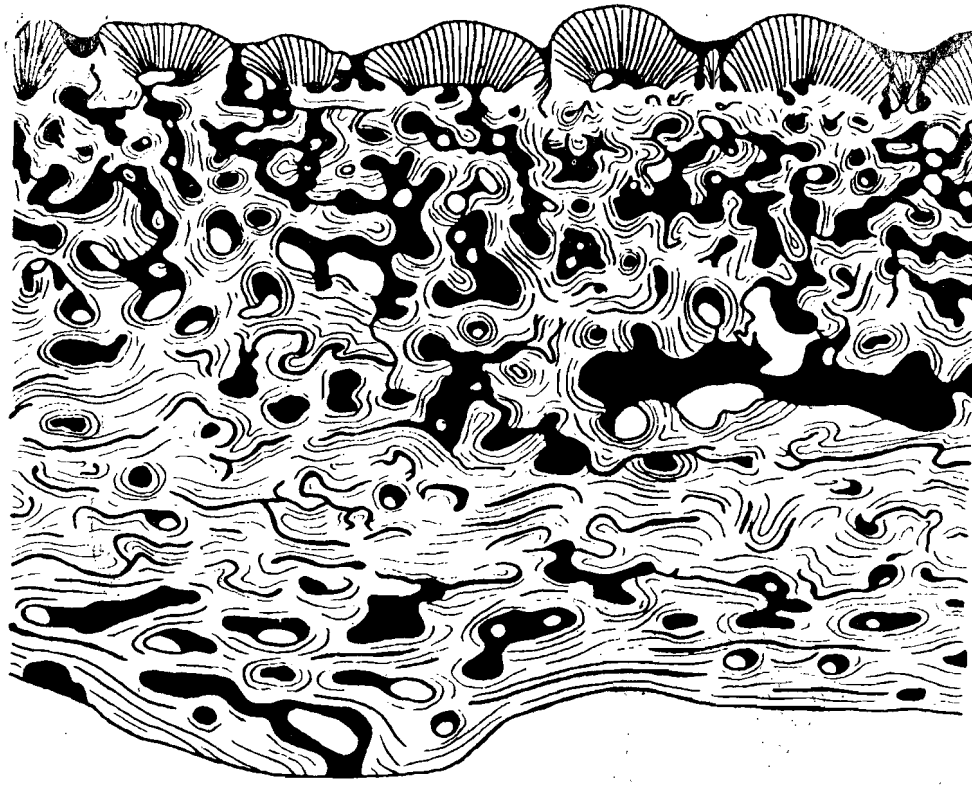


Рис. 219. *Psammolepis undulata* Agassiz.
Вертикальный шлиф через среднюю пластинку. × 32. Р. Гауя; верхний девон, гауйские слои.

встречаются каналы формы, переходной между круглыми и щелевидными. Небольшие размеры деформированных каналов и их расположение относительно друг друга говорят о том, что в неизмененном виде решетчатый слой состоял из толстых балок, разделенных небольшими, довольно редко расположенными округлыми полостями.

Уплотненный аспидин незаметно переходит в базальный слой, состоящий из тонких пластин, пронизанных густой сетью кровеносных каналов, особенно многочисленных в местах их выхода на нижней стороне пластинки. Базальный слой образует здесь вздутие, хорошо заметное и невооруженным глазом. На его вершине открывается канал, уходящий в глубь пластинчатого слоя (рис. 219). Кроме того, все вздутие пронизано каналами меньшего диаметра, не открывающимися наружу.

В бранхиальных пластинках выделяются верхний и нижний сетчатые слои с извилистыми межбалочными полостями и такой же решетчатый слой, как в средних пластинках.

## *Psammosteus praecursor* Obruchev, 1947

Бранхиальные пластинки толщиной 3—6 мм. Кожные зубы мелкие (рис. 220), разделены небольшими промежутками, округлые или округло-четырехугольные в разрезе. Сетчатый слой образован толстыми

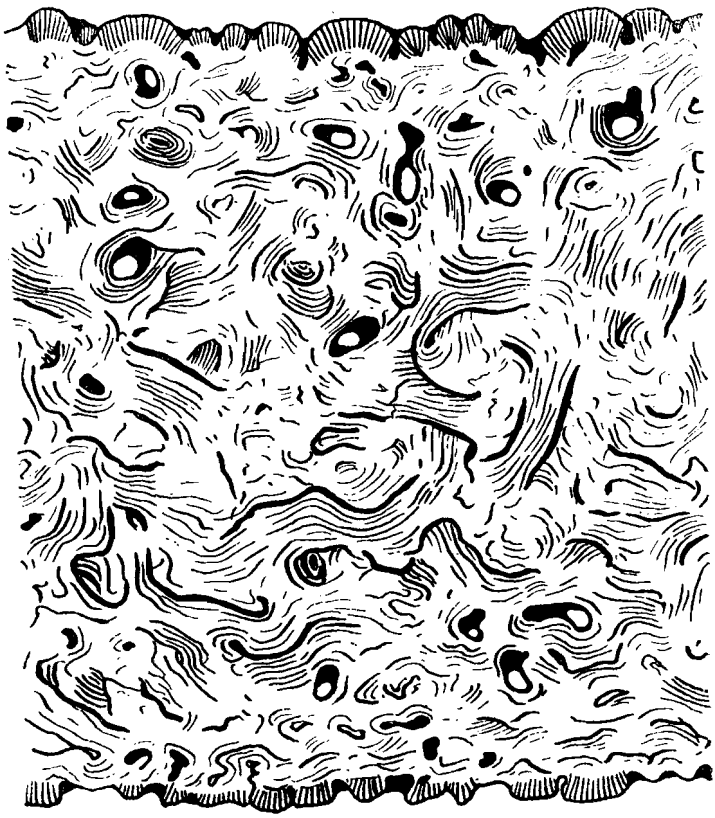


Рис. 220. *Psammosteus praecursor* Obruchev.
Вертикальный шлиф через бранхиальную пластинку. × 32. Р. Даугава, против Паста-муйжа; верхний девон, аматские слои.

аспидиновыми балками, разделенными короткими узкими межбалочными полостями. Решетчатый слой превращен в сплошную массу балок со сплющенными полостями между ними. Кожные зубы и сетчатый слой очень напоминают *Ps. maeandrinus*, но балки решетчатого слоя у *Ps. praecursor* короче и толще.

## *Psammosteus livonicus* Obruchev, 1965

Бранхиальные пластинки около 4—5 мм толщиной. Кожные зубы (рис. 221) очень крупные, имеют форму конуса с округлой вершиной, обычно сложные, с несколькими пульпарными полостями, число которых может доходить до пяти — в этих случаях зубы сливаются в длинные гребешки. Сетчатый слой тонкий, решетчатый состоит из толстых аспидиновых балок, часто образующих большие аспидиновые участки,

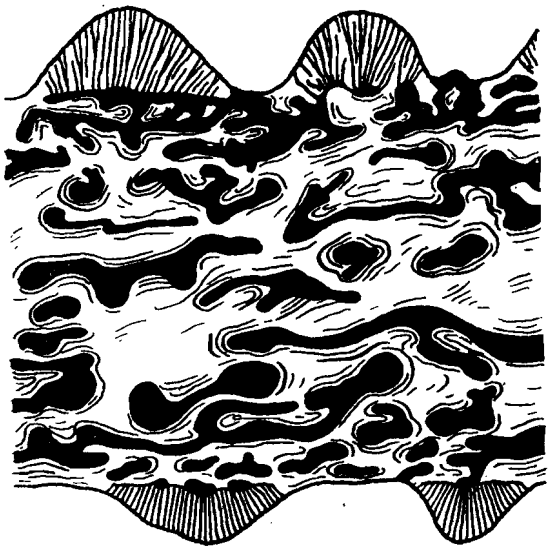


Рис. 221. *Psammosteus livonicus* Obruchev.

Вертикальный шлиф через бранхиальную пластинку, × 16. Р. Даугава, против Паста-муйжа; верхний девон, аматские слои.

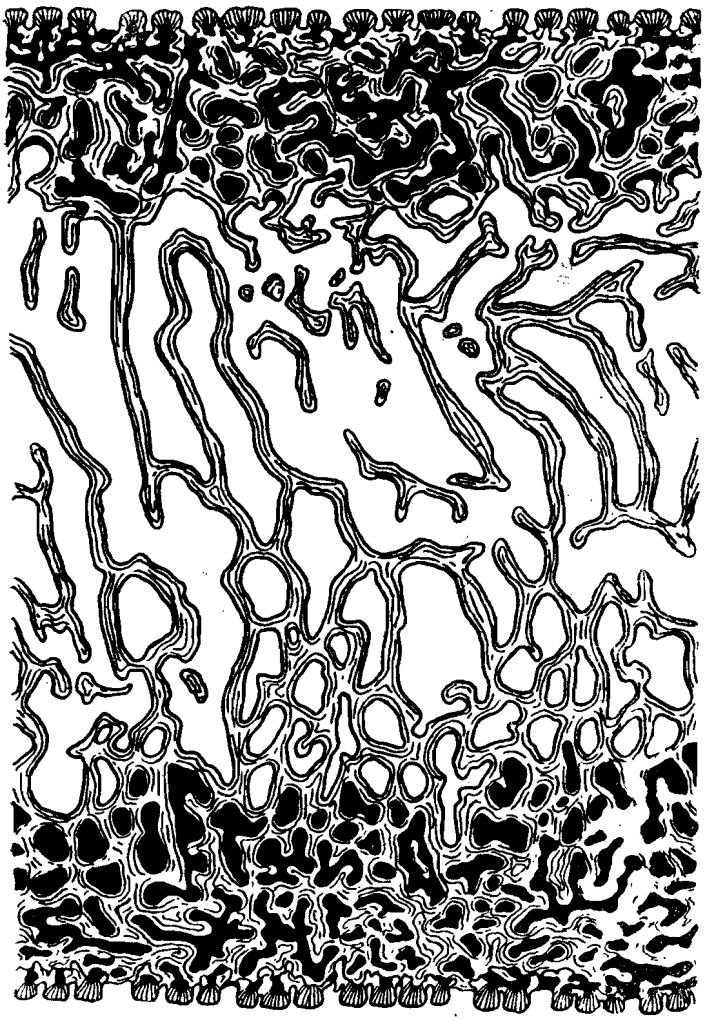


Рис. 222. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz.

Вертикальный шлиф через бранхиальную пластинку, × 16. Онежское оз., Андомская гора; верхний девон, снетогорские слои.

разделенные неширокими межбалочными полостями. Книзу он опять переходит в сетчатый, состоящий из более тонких и коротких балок.

Отличительной чертой вида являются очень крупные кожные зубы.

### *Psammosteus maeandrinus* Agassiz, 1844

В коллекции имеются только бранхиальные пластинки толщиной от нескольких миллиметров до 1 см. Кожные зубы (рис. 222) очень мелкие, округло-выпуклые в разрезе, с одной пульпой. Сетчатый слой хорошо выражен, образован беспорядочно расположенными аспидиновыми балками, разделенными небольшими извилистыми межбалочными полостями. Решетчатый слой состоит из изогнутых тонких балок, в основном вертикальных, соединяющихся короткими балками-перемычками. Толщина его составляет бо́льшую часть толщины пластинки (около 60%).

### *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold, 1880)

На вертикальном шлифе видны пологие, низкие тессеры, покрытые кожными зубами с одной пульпой, особенно мелкими и имеющими заостренные вершинки в краевых частях тессер (рис. 223). Обычно тес-

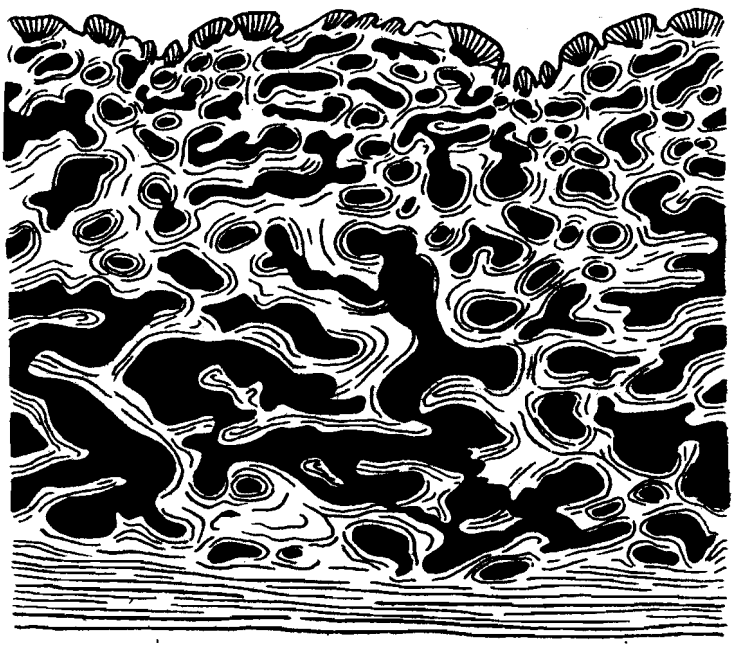


Рис. 223. *Psammosteus megalopteryx* Trautschold.
Вертикальный шлиф через среднюю пластинку, × 16, Р. Сясь, Стрельна; верхний девон шелонские слои.

серы отделены от решетчатого слоя слоем вытянутых горизонтально полостей (Gross, 1933a), однако иногда последние не выражены и переход происходит постепенно. Базальный слой тонкий.

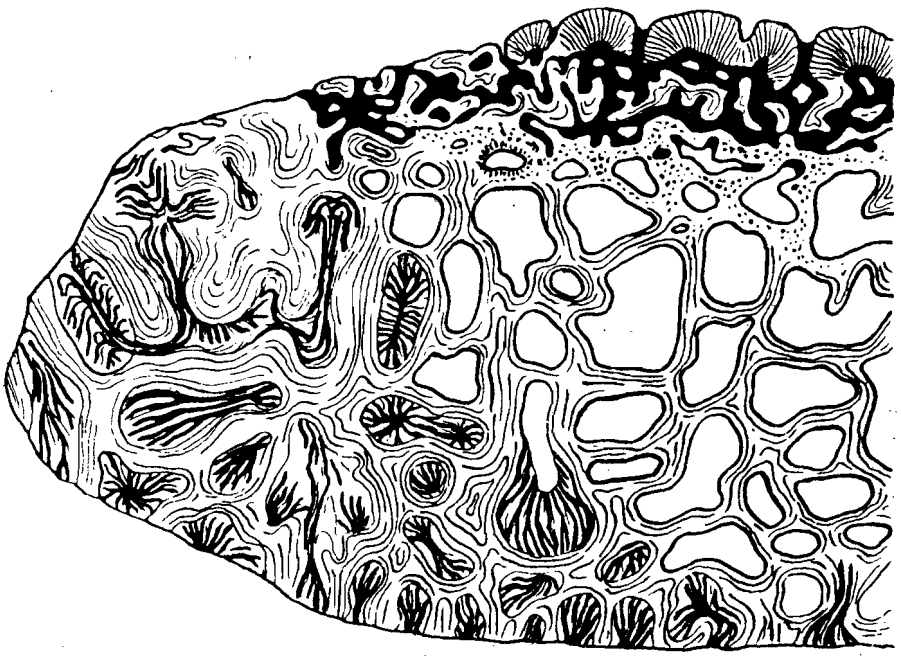


Рис. 224. *Psammosteus megalopteryx* Trautschold.
Пломбировка внутрипанцирным дентином стертого конца бранхиальной пластинки. × 16. Р. Сясь, дер. Прокшенцы; верхний девон, шелонские слои.



Рис. 225. *Psammosteus megalopteryx* Trautschold.
Резорбция кожных зубов и аспидиновых балок сетчатого слоя. × 150. Р. Сясь, дер. Прокшенцы: верхний девон, шелонскне слои.

Бранхиальные пластинки достигают 1 см толщины. На стертых участках, как у *Psl. paradoxa*, образуются вторичные зубы, но на имеющихся экземплярах они связаны с пластинкой только аспидиновыми балками, без добавочного дентина. Зубы вторичной генерации крупнее зубов первой, часто сливаются вместе, образуя большой сложный зуб с несколькими пульпарными полостями. Межбалочные полости конца и переднего края бранхиальных пластинок, вскрывающиеся в результате постоянного трения о грунт, пломбируются дентином (Gross, 1930). Толщина запломбированного слоя наибольшая на конце пластинки, то есть в месте наибольшей нагрузки и, следовательно, самого сильного стирания, и быстро сокращается с удалением от него (рис. 224). Сетчатый слой довольно четко отделяется от решетчатого, состоящего из аспидиновых балок примерно равной толщины, разделенных крупными округлыми полостями. На некоторых шлифах видны следы резорбции кожных зубов и аспидиновых балок сетчатого слоя (рис. 225).

*Psammosteus falcatus* Gross, 1942

Средняя пластинка толщиной в 5 мм. Кожные зубы (рис. 226) в разрезе обычно треугольные, с направленной назад острой вершиной, но могут быть и округлыми, в зависимости от положения разреза;

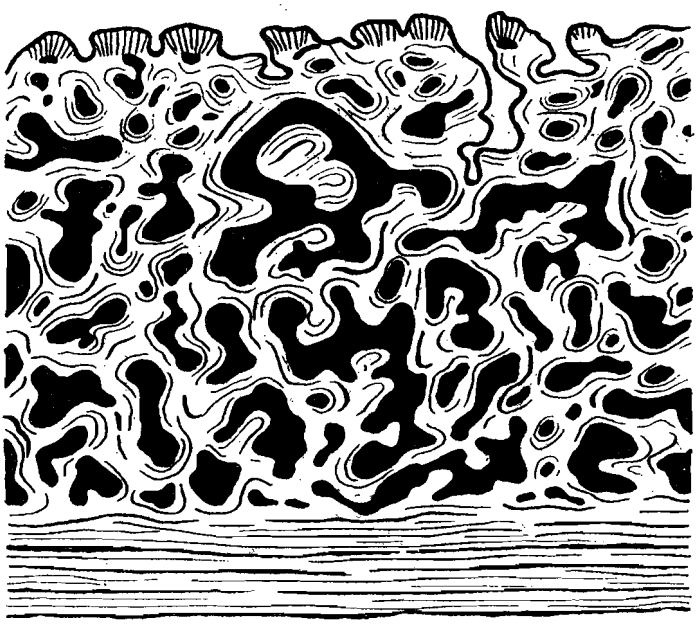


Рис. 226. *Psammosteus falcatus* Gross.
Вертикальный шлиф через среднюю пластинку, × 16. Р. Ловать, дер. Селяха; верхний девон, надснежские слои.

имеют одну или несколько пульпарных полостей, разделены небольшими промежутками. Губчатая ткань состоит из примерно равных по толщине аспидиновых балок, разделенных извилистыми межбалочными полостями. В центре пластинки полости могут быть большими и округлыми. Между сетчатым и решетчатым слоями нет четкой границы. Базальный слой средней толщины.

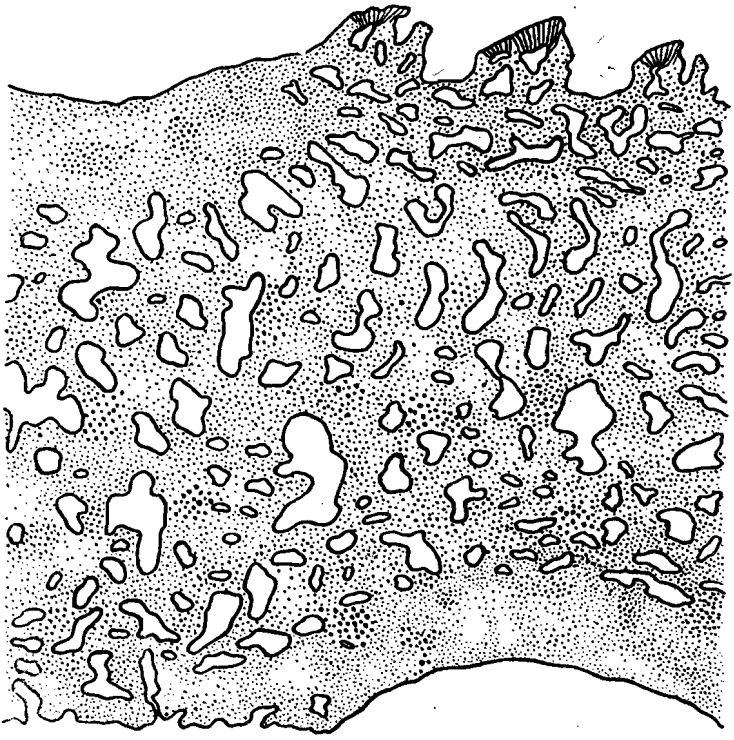


Рис. 227. *Psammosteus falcatus* Gross.
Вертикальный шлиф через место укуса на бранхиальной пластинке, × 16. Р. Сондала; верхний девон, надснежские? слои.

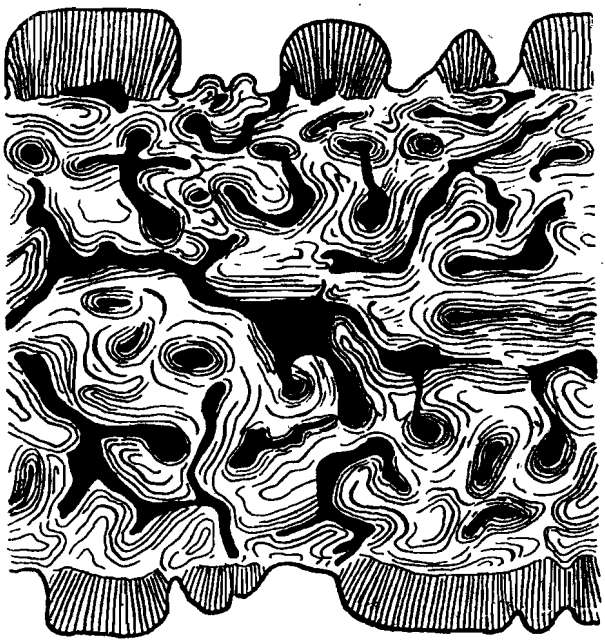


Рис. 228. *Psammosteus tenuis* Obruchev.
Вертикальный шлиф через бранхиальную пластинку, × 32. Р. Мста, дер. Конец; верхний девон, надснежские? слои.

Имеется экземпляр бранхиальной пластинки, свидетельствующий о хорошо развитой у псаммостеид способности залечивать разрушенные участки панциря. В данном случае укусом сорваны кожные зубы и верхняя часть сетчатого слоя на обеих поверхностях пластинки. Место укуса успело зажить, о чем говорит его гладкая поверхность и появившиеся по краям маленькие кожные зубы. На шлифе (рис. 227) под местом укуса виден плотный слой аспидина толщиной примерно в $^1/_6$ толщины пластинки. При большом увеличении в нем различаются небольшие пучки дентинных канальцев, приуроченные главным образом к краям плотной полосы, где на поверхности видны маленькие кожные зубы. В центре ее, где повреждение было самым глубоким, дентинные пучки встречаются реже и образования кожных зубов не наблюдается.

*Psammosteus tenuis* Obruchev, 1965

Представлен небольшим количеством бранхиальных пластинок. Кожные зубы крупные (рис. 228), часто сливаются в гребешки с несколькими пульпарными полостями. Между ними встречаются мелкие зубы с одной пульпой. Губчатая ткань очень массивна, состоит из толстых аспидиновых балок, разделенных узкими извилистыми межбалочными полостями. Балки слегка утолщаются в центре пластинки. Сетчатый слой почти не выражен.

*

Изучение микроструктуры описанных псаммостеид позволяет сделать некоторые выводы относительно роста их пластинок. Разбирая вопрос о росте слоя кожных зубов у псаммостеид, В. Гросс (Gross, 1930) писал, что звездчатые зубы образуют всегда лишь один-единственный слой и не встречаются в более глубоких слоях. При исследовании нашего материала удалось обнаружить погруженные генерации зубов на средних и бранхиальных пластинках *Pycnosteus tuberculatus* (рис. 205) и *Ganosteus stellatus* (рис. 207). Присутствие их свидетельствует о том, что пластинка в процессе роста утолщалась и сверху, а не только снизу. Погруженный ряд (иногда два) зубов представляет собой бывшую внешнюю поверхность пластинки. Это доказывается расположением погруженных зубов на одном уровне, параллельном поверхности пластинки, и их одинаковыми размерами, меньшими, чем у располагающейся выше генерации зубов. Образование зубов верхней генерации не связано с предварительным стиранием или каким-нибудь повреждением поверхности нижнего ряда, как при образовании наростов, а является нормальной сменой старой генерации зубов новой, наблюдавшейся и в других группах рыб (Arthrodira, Crossopterygii). По мере утолщения пластинки погруженные генерации зубов резорбируются, замещаясь аспидиновыми балками, образующими сетчатый слой, который может рассматриваться как результат замены дентина аспидином.

Вероятно, смена генераций кожных зубов происходила и у других псаммостеид, на что указывал Т. Орвиг (Ørvig, 1961), основывавшийся только на расположении вторичных зубов на пластинках некоторых из них. Нет оснований думать, что *Ganosteus stellatus* и *Pycnosteus tuberculatus* являются исключением, хотя погруженные генерации, не связанные с наростами на стертых участках, у других псаммостеид увидеть пока не удалось. Возможно, это объясняется значительно меньшими размерами их зубов по сравнению с этими двумя видами, тем более, что даже у *G. stellatus* и *P. tuberculatus* резорбированный зуб иногда почти

не выделяется из соседних балок сетчатого слоя. Такое сходство между дентином и аспидином, выражающееся прежде всего в расположении аспидиноцитов, чрезвычайно похожих в некоторых случаях на дентинные канальцы, говорит о близком родстве этих тканей и о возможном происхождении аспидина из дентина.

Описанные псаммостеиды обнаруживают различия в микроструктуре не только между родами, но в ряде случаев и между видами. Это значительно облегчает использование их фрагментов для определения, хотя при этом необходимо учитывать изменения, вызванные механической деформацией, и возрастные изменения. Последние выражаются главным образом в утолщении решетчатого слоя губчатой ткани в результате происходящей здесь перестройки, ведущей к замещению аспидиновых балок более тонкими (у *Psammosteus maeandrinus* при толщине пластинки 4 мм толщина балок 0,5 мм, при толщине пластинки 8,5 мм ~0,3 мм) и к увеличению размеров и количества межбалочных полостей.

## ЛИТЕРАТУРА


Асаткин Б. П. (при участии Л. А. Черейского). 1934. Древнейшие слои среднего девона Ленинградской области. Изв. Ленингр. геол.-гидро-геодез. треста, № 3, стр. 2—18.

Берг Л. С. 1940. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 5, в. 2, стр. 87—517.

— 1955. То же, изд. 2. Там же, т. 20, стр. 1—285.

Борисяк А. А. 1906. Курс палеонтологии, ч. II. Позвоночные. М., Изд-во М. и С. Сабашниковых.

Быстров А. П. 1955. Микроструктура панциря бесчелюстных позвоночных силура и девона. В сб.: Памяти акад. Л. С. Берга. Изд-во АН СССР, стр. 472—523.

— 1956. О разрушении скелетных элементов ископаемых животных грибами. Вестн. ЛГУ, № 6, сер. геол. и геогр., в. 1, стр. 30—46.

Вебер В. Н. 1924. Материалы к геологии юго-восточной части 40-го листа. Изв. Геол. ком., т. 40, 1921, № 2—6, стр. 103—139.

Верте А. 1955. К геолого-литологическому подразделению нижней песчано-глинистой толщи девона на территории Эстонской ССР. Докл. АН СССР, т. 105, № 4, стр. 782—785.

Верте А. И. и Марк Э. Ю. 1957. О стратиграфическом положении пярнуского ($D_2a_1^1$) горизонта в Эстонской ССР. Изв. АН ЭССР, сер. техн. и физ.-мат. наук, № 4, стр. 392—393.

Геккер Р. Ф., Филиппова М. Ф. и Бархатова В. П. 1932. Отложения Главного девонского поля. III. Разрез по р. Сяси с притоками. Тр. Ленингр. геол.-разв. треста, в. 2, стр. 24—50.

Геккер Р. Ф. и Филиппова М. Ф. 1935. То же. VII. Разрез по р. Ловать и ее притокам — рр. Б. и М. Тудрам, Купье и Смоте. Тр. Ленингр. геол.-гидро-геодез. треста, в. 9, стр. 40—82.

Давиташвили Л. Ш. 1943. Дарвинизм и проблема накопления горючих ископаемых. Вестн. Гос. музея Грузии, XII-А, стр. 1—117.

Егиазаров Б. Х. 1958. Девонские отложения западной части архипелага Северной Земли. Сборник статей по геологии Арктики, в. 7. Тр. НИИГА, т. 67, стр. 13—35.

Кежчужников Ю. А. 1940. К вопросу о косой слоистости красного девонского песчаника окрестностей ст. Сиверской. Тр. ВИМС, в. 163, стр. 162—172.

Каратаюте-Талимаа В. Н., Нарбутас В. В. и Жейба С. И. 1959. Девон. В кн.: Краткий очерк геологии Литовской ССР, Вильнюс, стр. 30—48.

Крокос В. І. 1936. Курс палеозоології, т. II. Хребетни. Харьків, стр. 1—318.

Лауенкрапч Э. К. 1963. Обломочные породы франского яруса верхнего девона Латвийской ССР. В кн.: Франские отложения Латвийской ССР. Тр. Ин-та геол. АН Латв. ССР, т. 10, стр. 95—141.

Лиепиньш П. П. 1960. Девонская система. В кн.: Геология СССР, т. 38, Латвийская ССР, стр. 61—86.

— 1963. Стратиграфия франских отложений Латвийской ССР. В кн.: Франские отложения Латвийской ССР. Тр. Ин-та геол. АН Латв. ССР, т. 10, стр. 3—94.

Малахов А. А. 1940. Геология среднего Тимана и западного Притиманья. Тр. Сев. геол. упр., т. 6, стр. 1—113.

Марк Э. Ю. 1955. Псаммостеиды (Agnatha) тартуского и гауйского горизонтов девона Эстонской ССР. Автореферат диссертации. Таллин.

— 1956. О роде *Pycnosteus* (Psammosteidae, Agnatha). Тр. Ин-та геол. АН ЭССР, I, стр. 74—88.

— 1958. Девонская система. В кн.: Аалоэ А. О. и др. Обзор стратиграфии палеозойских и четвертичных отложений Эстонской ССР. Таллин, изд. АН ЭССР, стр. 29—34.

Наумова С. Н. и Тихомиров С. В. 1953. О возрасте пярнуских слоев. Докл. АН СССР, т. 91, № 2, стр. 379—381.

Обручев Д. В. 1931. Значение ихтиофауны для стратиграфии северо-западного девона. Изв. Главн. геол.-разв. упр., т. 49, № 9, стр. 92—99.

— 1932. Список рыб из среднедевонских песчаников р. Славянки (бл. Ленинграда). Изв. Всесоюз. геол.-разв. объед., т. 51, в. 8, стр. 175—177.

— 1933а. К стратиграфии среднего девона Ленинградской области. Зап. Всеросс. минерал. о-ва, т. 62, № 2, стр. 405—420.

— 1933б. Описание четырех новых видов рыб Ленинградского девона. Мат. ЦНИГРИ, палеонт. и стратигр., сб. 1, стр. 12—15.

— 1940а. О некоторых псаммостеидах Ленинградского и Прибалтийского среднего девона. Докл. АН СССР, т. 28, № 8, стр. 766—768.

— 1940б. Дельта девонской реки на р. Ловати. В сб.: Косая слоистость. Тр. ВИМС, в. 163, стр. 154—161.

— 1941. Остатки *Aspidosteus* gen. nov. (Heterostraci) из верхнего девона р. Ловати. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. 8, № 4, стр. 7—22.

— 1943а. *Yoglinia* n. g., последний представитель птераспид из среднего девона Ленинградской области. Докл. АН СССР, т. 41, № 1, стр. 36—38.

— 1943б. Новая реконструкция *Drepanaspis*. Там же, № 6, стр. 269—272.

— 1944а. Попытка реконструкции *Psammolepis paradoxa*. Там же, т. 42, № 3, стр. 147—149.

— 1944б. Psammosteidae девона СССР и Шпицбергена и эволюция Agnatha. Реф. работ учр. Отд. биол. наук АН СССР за 1941—1943 гг., стр. 227—228.

— 1945. Эволюция Agnatha. Зоол. журн., т. 24, № 5, стр. 257—272.

— 1947а. О роде *Psammosteus* (Heterostraci). Докл. АН СССР, т. 56, № 5, стр. 517—520.

— 1947б. Подтип Vertebrata. В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, III. Девонская система, стр. 191—206.

— 1951. О границе между средним и верхним девоном в Главном поле. Там же, т. 78, № 5, стр. 981—984.

— 1953. Стратиграфическое распределение в девоне Русской платформы остатков рыб в связи с вопросом о границе среднего и верхнего девона. В кн.: Девон Русской платформы Л., ВНИГРИ, стр. 296—301.

— 1958. К биостратиграфии ихтиофаун нижнего и среднего палеозоя СССР. Сов. геол., № 11, стр. 40—53.

— 1961. Род *Tartuosteus* (Psammosteidae) из среднего девона Прибалтики. Палеонт. журн., № 2, стр. 107—111.

Павлова М. В. 1929. Курс палеозоологии, ч. 2. Позвоночные. М.

Петров Л. С. 1953. Некоторые разрезы Главного девонского поля и их сопоставление с разрезами Центрального поля и Южного Тимана. В сб.: Девон Русской платформы, изд. ВНИГРИ, стр. 58—72.

— 1956. Девонские отложения северо-запада Русской платформы. Тр. ВНИГРИ (нов. сер.), т. 97, стр. 1—174.

Преображенский И. А. 1911. О некоторых представителях сем. Psammosteidae Ag. Проток. О-ва естествоисп. Юрьевск. ун-та, т. 19, в. 3, 4, стр. 21—36.

Пущаровский Ю. М. 1948. Девонские отложения южной окраины Донецкого бассейна. Мат. позн. геол. стр. СССР, изд. МОИП (н. с.), в. 9 (13), стр. 5—21.

Ромер А. Ш. 1939. Палеонтология позвоночных. Гостоптехизд., Л., стр. 1—415.

Смирнов Г. А. 1948. О находке *Ganosteus stellatus* Rohon в девонских отложениях Урала, Изв. АН СССР, сер. геол., № 1, стр. 162.

Тихомиров С. В. 1948. Девон Среднего Тимана. Там же, № 2, стр. 47—56.

— 1961. К уточнению стратиграфии девона Московской синеклизы. В сб.: Геология и перспективы нефтегазоносности некоторых районов СССР. Тр. СГПК Главгаза СССР, в. 2, стр. 264—284.

Филиппова М. Ф. 1934. К вопросу о генезисе красноцветной толщи среднего девона Ленинградской области. Тр. Петрогр. ин-та АН СССР, в. 6, стр. 349—359.

Чернов А. А. 1947. Геологические исследования Северного Тимана. Мат. позн. геол. строения СССР, изд. МОИП (н. с.), в. 6 (10), стр. 1—96.

Шмальгаузен И. И. 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста. В сб.: Рост животных. М., Биомедгиз, стр. 8—60.

Эйхвальд Э. 1844. О рыбах первобытного океана в окрестностях Павловска. Отеч. записки, т. 36, № 9, стр. 1—22.

Яковлев Н. Н. 1937. Учебник палеонтологии, изд. 5. Л., ОНТИ.

Abel, O. 1909. Bau und Geschichte der Erde. Wien & Leipzig.
— 1912. Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart.
— 1919. Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin & Leipzig.
— 1924. Lehrbuch der Paläozoologie. 2. Ausg., Jena.
Agassiz, L. 1840. Tableau général des Poissons fossiles. In: Recherches sur les Poissons fossiles, t. 1. Neuchatel, p. XXXII—XLIX.
— 1844. Monographie des Poissons fossiles du vieux grès rouge ou système Dévonien (Old Red Sandstone) des Isles Britanniques et de Russie. Neuchâtel.
— 1845. Lettres sur les Poissons fossiles du système Dévonien de la Russie. In: R. I. Murchison, E. de Verneuil et A. de Keyserling. Géologie de la Russie d'Europe et des Montagnes de l'Oural, t. 2. Paris, p. 397—418.
Brotzen, F. 1933a. Erster Nachweis von Unterdevon im Ostseegebiete durch Konglomeratgeschiebe mit Fischresten. Teil I. Ztschr. Geschiebeforsch., Bd. 9, Nr. 2, S. 55—63.
— 1933b. *Weigeltaspis* nov. gen. und die Phylogenie der panzertragenden Heterostraci. Centralbl. Miner. Geol. Pal., B, Nr. 12, S. 648—656.
— 1933c. Die silurischen und devonischen Fischvorkommen in Westpodolien. I. Palaeobiol., Bd. 5, Nr. 3, S. 423—466.
— 1934. Erster Nachweis von Unterdevon im Ostseegebiete durch Konglomeratgeschiebe mit Fischresten. Teil II. Ztschr. Geschiebeforsch., Bd. 10, Nr. 1, S. 1—65.
— 1936. Beiträge zur Vertebratenfauna des westpodolischen Silurs und Devons. I. *Protaspis arnelli* n. sp. und *Brachipteraspis* n. gen. *latissima* Zych. Arkiv Zool., Bd. 28 A, Nr. 22, S. 1—52.
Bryant, W. L. 1936. A study of the oldest known vertebrates, *Astraspis* and *Eriptychius*. Proc. Amer. Philos. Soc., v. 76, no. 4, p. 409—427.
Bystrow, A. P. 1935. Morphologische Untersuchungen der Deckknochen des Schädels der Wirbeltiere. I. Mitteilung, Schädel der Stegocephalen. Acta Zool., Bd. 16, p. 65—141.
— 1939. Zahnstruktur der Crossopterygier. Ibid., Bd. 20, p. 283—338.
— 1942. Deckknochen und Zähne der *Osteolepis* und *Dipterus*. Ibid., Bd. 23, p. 263—289.
— 1957. The microstructure of dermal bones in Arthrodires. Ibid., Bd. 38, p. 239—275.
— 1959. The microstructure of skeleton elements in some vertebrates from Lower Devonian deposits of the USSR. Ibid., Bd. 40, p. 59—83.
Cope, E. D. 1893. The vertebrate fauna of the Ordovician of Colorado. Amer. Naturalist., v. 27, p. 268—269.
Dean, B. 1904. The Lower Devonian fishes of Gemünden. Science (n. s.), v. 19, no. 471, p. 64—65.
Denison, R. H. 1960. Fishes of the Devonian Holland quarry shale of Ohio. Fieldiana: Geology, v. 11, no. 10, p. 553—613.
Dineley, D. L. 1964. New specimens of *Traquairaspis* from Canada. Palaeontology, v. 7, pt. 2, p. 210—219.
Dollo, L. 1910. La paléontologie éthologique. Bull. Soc. Belge Géol., Pal., Hydr., Mém. 23 (1909), p. 377—421.
Doss, B. 1915. Ein Fund von *Psammosteus arenatus* Ag. bei Wenden in Livland. Korr.-Bl. Naturf. Ver. Riga, Bd. 57, S. 77—78.
Eastman, C. 1917. Fossil fishes in the collection of the United States National Museum. Proc. U. S. Nation. Mus., v. 52, no. 2177, p. 235—304.
Eichwald, E. 1844. Ueber die Fische des devonischen Systems in der Gegend von Pawlowsk. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, v. 17, Nr. 4, p. 824—843; Ermans Arch. Wiss. Kunde Russland, Bd. 4, S. 461—474.
— 1845. Ueber fossile Fische des devonischen Systems in der Umgegend von Pavlowsk bei St. Petersburg. Karsten & Dechen Arch. Miner., Geogn., Bergb., Bd. 19, S. 667—690.
— 1846. Nachtrag zu der Beschreibung der Fische des devonischen Systems aus der Gegend von Pawlowsk. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, v. 19, pt. 2, Nr. 4, p. 277—318.
— 1860. Lethaea Rossica, ou Paléontologie de la Russie décrite et figurée. Vol. I, Ancienne période. Stuttgart.
Fahlbusch, K. 1957. *Pteraspis dunensis* Roemer. Eine Neubearbeitung der Pteraspidenfunde (Agnathen) von Overath (Bez. Köln). Palaeontographica, Bd. 108 A, S. 1—56.
Gebhardt, W. 1907. Ueber das älteste geologisch bekannte Vorkommen von Knochengewebe (Placodermen). Anat. Anz., Bd. 30, Ergänzungsheft, S. 72—90.
Goodrich, E. S. 1907. On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification. Proc. Zool. Soc. London, p. 751—774.
— 1909. Vertebrata craniata (first fascile: cyclostomes and fishes). In: E. R. Lankester. A treatise on zoology, pt. 9. London.

Gross, W. 1930. Die Fische des mittleren Old Red Südlivlands. Geol. Pal. Abh., Bd. 22 (N. F. 18), Nr. 2, S. 123—156.
— 1933a. Die Fische des baltischen Devons. Palaeontographica, Bd. 79 A, S. 1—74.
— 1933b. Die uuterdevonischen Fische und Gigantostraken von Overath. Abh. Preuss. Geol. Landesanst. (N. F.), Nr. 145, S. 41—77.
— 1933c. Die Wirbeltiere des rheinischen Devons. Ibid., Nr. 154, S. 1—83.
— 1934a. Der histologische Aufbau des Phyllolepiden-Panzers. Centralbl. Miner. Geol. Pal., B, Nr. 12, S. 528—533.
— 1934b. Zur Gliederung des baltischen Old Reds. Ztschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 86, S. 410—424.
— 1935. Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische. Palaeontographica, Bd. 83 A; Nr. 1—2, S. 1—60.
— 1937. Die Wirbeltiere des rheinischen Devons. Teil. II. Abh. Preuss. Geol. Landesanst. (N. F.), Nr. 176, S. 1—83.
— 1942. Die Fischfaunen des baltischen Devons und ihre stratigraphische Bedeutung. Korr.-Bl. Naturf. Ver. Riga, Bd. 64, S. 373—436.
— 1947. Die Agnathen und Acanthodier des obersilurischen Beyrichienkalks. Palaeontographica, Bd. 96 A, S. 89—161.
— 1950. Die paläontologische und stratigraphische Bedeutung der Wirbeltierfaunen des Old Reds und der marinen altpaläozoischen Schichten. Abh. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin, Mat.-nat. Kl., Nr. 1 (1949), S. 1—130.
— 1963. *Drepanaspis gemuendenensis* Schlüter, Neuuntersuchung. Palaeontographica, Bd. 121 A, S. 133—155.
Gürich, G. 1891. Ueber Placodermen und andere devonische Fischreste im Breslauer Mineralogischen Museum. Ztschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 43, S. 902—913.
— 1896. Das Palaeozoicum des Polnischen Mittelgebirges. Verh. Russ. Miner. Ges. St.-Petersburg (2), Bd. 32.
Heintz, A. 1929. Die downtonischen und devonischen Vertebraten von Spitsbergen. II. Acanthaspiden. Skrifter Svalbard Ishavet, Nr. 22, S. 1—81.
— 1932. Beitrag zur Kenntnis der devonischen Fischfauna Ost-Grönlands. Ibid., Nr. 42, S. 1—27.
— 1935. How the fishes learned to swim. Smithson. Rept. 1934 (Publ. 3316), p. 223—245.
— 1938. Über die ältesten bekannten Wirbeltiere. Naturwiss., Bd. 26, Nr. 4, S. 50—58.
— 1957. The dorsal shield of *Psammolepis paradoxa* Agassiz. Journ. Pal. Soc. India, v. 2, p. 153—162.
Isaacs, W. A., Little K., Currey I. D. and Tarlo L. B. 1963. Collagen and a cellulose-like substance in fossil dentine and bone. Nature, v. 197, no. 4863, p. 192.
Jaekel, O. 1902. Ueber *Coccosteus* und die Beurtheilung der Placodermen. Sitzber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, Nr. 5, S. 103—115.
— 1903. Über die Organisation und systematische Stellung der Asterolepiden. Ztschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 55, S. 41—60.
— 1906. Einige Beiträge zur Morphologie der ältesten Wirbeltiere. Sitzber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, Nr. 7, S. 180—189.
— 1911. Die Wirbeltiere. Eine Übersicht über die fossilen und lebenden Formen. Berlin.
— 1927. Der Kopf der Wirbeltiere. Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch., Bd. 27, S. 815—974.
Kade, G. 1858. Ueber die devonischen Fischreste eines Diluvialblockes. Progr. Realschule Meseritz, S. 1—23.
Kemna, A. 1903. Les récentes découvertes de Poissons fossiles primitifs. Bull. Soc. Belge Géol., v. 17, p. 339—382.
Kiaer, J. 1915. Upper Devonian fish remains from Ellesmereland, with remarks on *Drepanaspis*. Rept. 2d Norweg. Arctic Exped. "Fram", no. 33, p. 1—58.
— 1924. The Downtonian fauna of Norway. I. Anaspida, with a geological introduction. Videnskapsselskapets Skrifter. I. Mat.-nat. Kl., no. 6, p. 1—139.
— 1928. The structure of the mouth of the oldest known vertebrates, pteraspids and cephalaspids. Palaeobiologica, v. 1, p. 117—134.
— 1932. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. IV. Suborder Cyathaspida. A preliminary report edited by A. Heintz. Skrifter Svalbard Ishavet, no. 52, p. 1—26.
Kiaer, J. & Heintz, A. 1935. Id., V. Suborder Cyathaspida. Part I. Tribe Poraspidei, family Poraspidae Kiaer. Ibid., no. 40, p. 1—138.
Koenen, A. 1883. Beitrag zur Kenntniss dei Placodermen des norddeutschen Oberdevon's. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Bd. 30, S. 1—41.
Koken, E. 1911. Pisces. In: K. Zittel. Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie), Abt. II, Vertebrata. 2. Aufl.

Kutorga, S. S. 1835. Beitrag zur Geognosie und Paläontologie Dorpat's und seiner nächsten Umgebungen. St.-Petersburg, S. 1—45.
— 1837. Zweiter Beitrag zur Geognosie und Paläontologie Dorpat's und seiner nächsten Umgebungen. St.-Petersburg, S. 1—51.
Lankester, E. R. 1868—1870. A monograph of the fishes of the Old Red Sandstone of Britain. Part. I. The Cephalaspidae. Mon. Palaeontogr. Soc., v. 21 (1868), p. 1—32; v. 23, (1870), p. 33—62.
— 1884. Report on fragments of fossil fishes from the Palaeozoic strata of Spitzbergen. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handl., Bd. 20, Nr. 9, p. 1—6.
M'Coy, F. 1848a. On some new fossil fish of the Carboniferous period. Ann. Mag. Natur. Hist. (2), v. 2, p. 1—10, 115—133.
— 1848b. Reply to Sir Philip Egerton's letter on the Placodermi. Ibid., p. 277—280.
Mark, E. 1958. Devoni ajastu liivakivid ja neis esinevad kalaluud (Devonische Sandsteine und darin anzutreffende Fischknochen). Eluta looduse kaitse. Tallinn, lk. 47—55.
— 1961. Mõningatest kohastumisnähtustest psammosteiididel (Certain Adaption Phenomena in the Psammosteids). Geol. märkmed 1, lk. 30—34.
Murchison, R. I., E. de Verneuil & A. Keyserling. 1845. The geology of Russia in Europe and the Ural Mountains. Vol. I, Geology, London, p. 1—652.
Nilsson, T. 1941. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. VII. Order Antiarchi. Skrifter Norges Svalbard-Ishavs-Undersökelser, no. 82, p. 1—54.
Obrutschew, D. 1931. Über *Coccosteus trautscholdi* (Eastman). Trav. Mus. Géol. Acad. Sci. URSS, t. 8, p. 285—310.
Ørvig, T. 1961. Notes on some early representatives of the Drepanaspida (Pteraspidomorphi, Heterostraci). Arkiv Zool. (2), Bd. 12, no. 33, p. 515—535.
Pander, C. H. 1857. .ber die Placodermen des devonischen Systems. St.-Petersburg, S. 1—106.
Parrot, F. 1836. Essai sur les ossements fossiles des bords du Lac de Burtneck, en Livonie. Mém. Acad. Sci. St.-Pétersbourg (6), t. 4, pt. 2, Sci. natur., t. 2, livr. 2, p. 1—94.
— 1838. Rapport sur un second voyage au Lac de Burtneck, en 1835. Ibid., t. 3, pt. 1, Bull. Sci., p. XXV—XXXV.
Patten, W. 1932. Foundations of the face. Sci. Monthly, v. 35, p. 511—521.
Reis, O. M. 1896. Ueber *Acanthodes bronni* Agassiz. Morph. Arb., Bd. 6, Nr. 1, S. 143—220.
Rohon, J. V. 1892. Die obersilurischen Fische von Oesel. I Teil, Thyestidae und Tremataspidae. Mém. Acad. Sci. St.-Pétersbourg (7), v. 38, № 13, p. 1—88.
— 1893. Id., II Teil, Selachii, Dipnoi, Ganoidei, Pteraspidae und Cephalaspidae. Ibid., v. 41, № 5, p. 1—124.
— 1899. Die devonischen Fische von Timan in Russland. Věstnik České Spol. Nauk, r. 8, p. 1—77.
— 1901. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Psammosteiden. Ibid., r. 16, p. 1—31.
Romer, A. S. 1933. Vertebrate paleontology. Chicago, p. 1—491.
— 1945. Id., 2d ed., Chicago, p. 1—687.
Ružička, R. 1929. *Psammosteus* (*Ganosteus*) *perneri* n. sp. Contribution à la connaissance des poissons du Paléozoique de la Bohême. Věstnik Státn. Geol. Ústavu Československ. Republ., r. 5, p. 166—171.
Schlosser, M. 1918. Pisces, in K. Zittel, Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie), Abt. II, Vertebrata. 3. Aufl.
— 1923. Id., 4. Aufl., V + 689 S.
Schlüter, C. A. J. 1888. Ueber Panzerfische aus dem rheinischwestfälischen Devon. Verh. Naturhist. Ver. Preuss. Rheinl. Westfal. Osnabrück, Bd. 44, Sitzber. Niederrhein. Ges. Natur-Heilk. Bonn, 1887, S. 120—128.
Stensiö, E. A. 1918a. Zur Kenntnis des Devons und Kulms an der Klaas-Billenbay, Spitzbergen. Bull. Geol. Instn. Upsala, Bd. 16, Nr. 8, S. 65—80.
— 1927. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Part I. Family Cephalaspidae. Skrifter Svalbard Nordishavet, № 12.
— 1932. The cephalaspids of Great Britain. Brit. Mus. (Nat. Hist.). London, p. 1—220.
— 1934. On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland. I. Phyllolepida and Arthrodira. Meddel. Grönland. v. 97. no. 1, p. 1—58.
— 1958. Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. Traité de Zool., t. 13A, p. 173—425.
Stetson, H. C. 1931. Studies on the morphology of the Heterostraci. Journ. Geol., v. 39, no. 2, p. 141—154.
Stromer v. Reichenbach, E. 1912. Lehrbuch der Paläozoologie. II Teil: Wirbeltiere. Leipzig & Berlin.

Swinnerton, H. H. 1930. Outlines of palaeontology 2-d ed., London.
Tarlo, L. B. 1957. A preliminary note on new ostracoderms from the Lower Devonian (Emsian) of Central Poland. Acta Pal. Polonica, v. 2, no. 2—3, p. 225—233.
— 1961. Psammosteids from the Middle and Upper Devonian of Scotland. Quart. Journ. Geol. Soc. London, v. 117, no. 2, p. 193—213.
— 1962. The classification and evolution of the Heterostraci. Acta Pal. Polonica, v. 7, p. 249—290.
— 1963. Aspidin: the praecursor of bone. Nature, v. 199, no. 4888, p. 46—48.
Tarlo, L. B. & Tarlo, B. J. 1961. Histological sections of the dermal armour of psammosteid ostracoderms. Proc. Geol. Soc. London, no. 1593, p. 3—4.
Traquair, R. H. 1890. On the structure of *Coccosteus decipiens*, Agassiz. Ann. Mag. Natur. Hist. (6), v. 5, p. 125—136; Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, v. 10, p. 211—224.
— 1894. On *Psammosteus taylori*, a new fossil fish from the Upper Old Red Sandstone of Morayshire. Ann. Scottish Natur. Hist., v. 3, p. 225—226.
— 1896a. The extinct vertebrate animals of the Moray Firth Area. In: J. A. Harvie-Brown & T. E. Buckley. A vertebrate fauna of the Moray Basin, v. 2. Edinburgh, p. 235—285.
— 1896b. [On fossil fishes from the Lower Devonian (Hunsrückschiefer) of Gemünden, Germany]. Nature, v. 54, no. 1394, p. 263.
— 1897. Additional notes on the fossil fishes of the Upper Old Red Sandstone of the Moray Firth Area. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, v. 13, p. 376—385.
— 1898. Notes on Palaeozoic fishes, no. 2. Ann. Mag. Natur. Hist. (7), v. 2, p. 67—70.
— 1899. Report on fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in the Silurian rocks of the South of Scotland. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 39, pt. 3, p. 827—864.
— 1900a. Notes on *Drepanaspis gemündenensis*, Schlüter. Geol. Mag. (4), v. 7, p. 153—159.
— 1900b. The bearings of fossil ichthyology on the problem of evolution. Ibid., p. 463—470.
— 1902. Additional note on *Drepanaspis gemündenensis*, Schlüter. Ibid., (4), v. 9, p. 289—291.
— 1903. The Lower Devonian fishes of Gemünden. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 40, pt. 4, p. 723—739.
— 1905. Supplement to the Lower Devonian fishes of Gemünden. Ibid., v. 41, pt. 2, p. 469—475.
Trautschold, H. 1880. Ueber *Dendrodus* und *Coccosteus*. Verh. Russ. Miner. Ges. St. Petersburg (2), Bd. 15, S. 139—156.
— 1889. Ueber *Coccosteus megalopteryx* Trd., *Coccosteus obtusus* und *Chelyophorus verneuili* Ag. Ztschr. Deutsch. geol. Ges., Bd. 41, S. 35—48.
— 1890. Ueber *Megalopteryx* und *Pelecyphorus*. Ibid., Bd. 42, S. 575—576.
Vaillant, L. 1902. Sur la présence du tissu osseux chez certains Poissons des terrains paléozoiques de Canyon City (Colorado). C. R. Acad. Paris, v. 134, № 22, p. 1321—1322.
Walcott, C. D. 1892. Preliminary notes on the discovery of vertebrate fauna in Ordovician strata. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 3, p. 153—172.
Wells, J. W. 1944. Fish remains from the Middle Devonian bone beds of the Cincinnati Arch region. Palaeontogr. Amer., v. 3, no. 16, p. 1—62.
White, E. I. 1935. The ostracoderm *Pteraspis* Kner and the relationships of the agnathous vertebrates. Philos. Trans. Roy. Soc. London (B), v. 225, no. 527, p. 381—457.
— 1946. The genus *Phialaspis* and the "Psammosteus limestones". Quart. Journ. Geol. Soc. London, v. 101, pt. 3—4, p. 207—242.
— 1950. The vertebrate faunas of the Lower Old Red Sandstone of the Welsh borders. Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geology, v. 1, no. 3, p. 51—67.
Wills, L. J. 1935. Rare and new ostracoderm fishes from the Downtonian of Shropshire. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 58, pt. 2. p. 427—448.
Woodward, A. S. 1891a. Cataloque of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Pt. 2. London.
— 1891b. The Devonian fish fauna of Spitzbergen. Ann. Mag. Natur. Hist. (6), v. 8, p. 1—15.
— 1895. The problem of the primaeval sharks. Natur. Sci., v. 6, no. 35, p. 38—43.
— 1898. Outlines of vertebrate palaeontology for students of zoology. Cambridge.
— 1900. Dr. Traquair on Silurian fishes. Geol. Mag. (4), v. 7, p. 66—72.
— 1901. [Notes on fossil fishes found in the Knoydart formation] in: H. M. Ami, Knoydart formation of Nova Scotia. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 12, p. 311—312.

— 1910. A guide to the fossil reptiles, amphibians, and fishes in the Departement of Geology and Palaeontology in the British Museum (Natural History). 9-th ed. London.
— 1911. On the Upper Devonian ostracoderm, *Psammosteus taylori*. Ann. Mag. Natur. Hist. (8), v. 8, p. 649—652.
— 1921. Presidential address, 1920. Proc. Linn. Soc. London, 132. sess., p. 25—34.
— 1932. Text-book of palaeontology by K. A. von Zittel, v. II. 2nd ed., revised by A. S. Woodward. London.
— 1933. Report on the fish remains from the Little Missenden boring. Summ. Progr. Geol. Surv. 1932, pt. 2, p. 132—134.
Zittel, K. A. 1887. Handbuch der Paläontologie, I. Abt., Paläozoologie, Bd. 3. Vertebrata. München & Leipzig.
— 1895. Grundzüge der Paläontologie. München & Berlin.

## NSV LIIDU DEVONI PSAMMOSTEIIDID (AGNATHA, PSAMMOSTEIDAE)

*Resümee*

Käesolev monograafia koosneb kolmest tööst: D. Obrutševi «NSV Liidu ja Teravmägede devoni psammosteiidid (Psammosteiformes) ning lõuatute evolutsioon» (1943), E. Margi «Eesti NSV devoni tartu ja gauja lademe psammosteiidid (Agnatha)» (1955) ning «Eesti NSV pärnu ja naroova lademe psammosteiidid» (1958). Monograafiast on välja jäetud Teravmägede psammosteiidide kirjeldus ning lõuatute evolutsiooni käsitlev peatükk. Viimane avaldati trükis 1945. a. Vastavalt uuele materjalile, mis koguti peale loetletud tööde kirjutamist, on monograafia suures osas ümber töötatud ja täiendatud. Töö esimene osa sisaldab psammosteiidide uurimise ajaloo alates möödunud sajandi algusest. Järgmises osas (II ptk.) käsitletakse psammosteiidide morfoloogiat, lähtudes alamdevoni vormi *Drepanaspis gemuendenesis* ehitusest. Nimetatud liigi skeleti elemente võrreldakse teiste psammosteiidide skeleti osadega, antakse sugukonda Psammosteiidae kuuluvate perekondade iseloomustused ja rekonstruktsioonid ning kirjeldatakse psammosteiidide rüü kasvu ja kulumisega seotud nähtusi. III—IV peatükis käsitletakse psammosteiidide bioloogiat ja evolutsiooni, V peatükis NSV Liidu kesk- ja ülemdevoni psammosteiidide vertikaalset ja horisontaalset levikut ning mattumise tingimusi. Üsna mahukas on töö kirjeldav osa (VI ptk.), milles antakse seitsme perekonna (*Schizosteus*, *Tartuosteus*, *Pycnosteus*, *Ganosteus*, *Psammolepis*, *Psammosteus*, *Karelosteus*) ning kolmekümne viie liigi (neist kaksteist uut liiki) kirjeldus. Perekondade *Schizosteus*, *Tartuosteus*, *Pycnosteus*, *Ganosteus* ja *Psammolepis* kirjeldused on andnud peamiselt E. Mark-Kurik ENSV TA Geoloogia Muuseumi materjalide põhjal. Perekondi *Psammosteus* ja *Karelosteus* on kirjeldanud valdavalt D. Obrutšev NSVL TA Paleontoloogia Instituudi kollektsioonide alusel. Viimase peatüki (VII), mis käsitleb mõningate psammosteiidide mikrostruktuuri, on kirjutanud L. I. Novitskaja.

# DEVONIAN PSAMMOSTEIDS (AGNATHA, PSAMMOSTEIDAE) OF THE USSR

D. OBRUCHEV and E. MARK-KURIK

*Summary*

The present monograph arose from a fusion of three works: "Devonian psammosteids (Psammosteiformes) of the USSR and Spitzbergen and the evolution of Agnatha" (1943) by D. Obruchev, and "Psammosteids (Agnatha) of Tartu and Gauja horizons of the Devonian of the Estonian SSR" (1955), and "Psammosteids of Pärnu and Narova horizons of Estonia" (1958) by E. Mark. When preparing the monograph for press, the description of Spitzbergen psammosteids and the Chapter on the evolution of Agnatha (partly published in 1945) were excluded. As a great amount of new material was found during the last years, the text had to be greatly reworked. The Chapter on the history of the investigation was supplemented by a review of works published during the last 20 years. The general Chapters (II—V) of the first work, on morphology, biology, evolution, geological and geographical distribution and embedding conditions were practically written anew. The descriptions of the genera *Schizosteus*, *Tartuosteus*, *Pycnosteus*, *Ganosteus* and *Psammolepis* were compiled mainly by E. Mark-Kurik, basing on the far more complete material of the Geological Museum of the Academy of Sciences of the Estonian SSR (coll. Nos. with "Pi"), the genera *Psammosteus* and *Karelosteus* have been described in the main by D. Obruchev from the collections of the Palaeontological Institute of the Academy of Sciences of the USSR [(coll. Nos. with PIN (ПИН)]. The Chapter VII on the microstructure has been written by L. Novitskaya.

In the descriptive part, 7 genera and 35 species are described (12 of the latter new). The diagnoses and descriptions of the majority of previously known forms are considerably supplemented or amended.

## Genus Schizosteus Obruchev, 1940

Type species. *Schizosteus asatkini* Obruchev, 1940.

Diagnosis. Dorsal plate sometimes with marginal tesserae. Ventral plate oval or fairly circular, without tesserae, with deep posterior notch extending to growth centre. Rostral plate relatively narrow, may possess marginal tesserae. Post-orbital plate narrows posteriorly. Branchial plate long and comparatively narrow or fairly wide. Ornamentation of closely-packed dermal teeth with short crenulations.

Occurrence. Middle Devonian, Pärnu horizon, Estonia. Narova horizon, Estonia, Leningrad and Pskov Regions.

*Schizosteus heterolepis* (Preobrazhensky, 1911)

Pl. V, figs. 1—8; pl. VI, figs. 1—8; text figs. 20—23

Lectotype. Fragment of branchial plate figured by Preobrazhensky (1911, pl. I, fig. 7), Geological Museum of the Academy of Sciences of the Estonian SSR (GM ASE), Pi 372, Tori, Pärnu river, Estonia. Middle Devonian, Pärnu horizon.

Diagnosis. Species of middle size. Dermal teeth partly very large (5—14 per cm), dome-shaped, round, slightly elongated or irregular and polygonal, high, closely-packed, with radial rows of denticles, often fusing, and short crenulations. Between larger dermal teeth often smaller ones.

Occurrence. Middle Devonian, Pärnu horizon, Estonia; Lithuania.

*Schizosteus toriensis* Mark-Kurik, n. sp.

Pl. VI, fig. 9; pl. VII, figs. 1—3; pl. VIII, figs. 1—3; pl. IX, fig. 1; text fig. 24.

Holotype. Right branchial plate (pl. VII, fig. 1; text fig. 24), coll. E. Mark and V. Paulmann, 1953 (GM ASE, Pi 389). Tori, Pärnu river, Estonia. Middle Devonian, Pärnu horizon.

Diagnosis. A small species. The free lateral margin of branchial plate very narrow, its lateral part thick (up to 9 mm). Dermal teeth of different sizes, irregular, polygonal, fan-shaped or nearly round, very closely packed, flat, with very short crenulations.

Occurrence. Middle Devonian, Pärnu horizon, Estonia; Lithuania.

*Schizosteus splendens* (Eichwald, 1844)

Pl. IX, fig. 2; pl. X, figs. 1—3; pl. XI, figs. 1—7; pl. XII, fig. 1; text figs. 25—31

Lectotype. Fragment of plate, coll. E. Eichwald; University of Leningrad, No. 1/1296; Slavyanka river near Maryino, Leningrad Region. Middle Devonian, Narova horizon.

Diagnosis. A large species. Branchial plate long and wide. Rostral plate with marginal tesserae. Dorsal plate heart-shaped, with rather deep re-entrant angle on the anterior margin and with some marginal tesserae near the posterior edge. Ventral plate oval, with posterior notch extending to the centre of the plate. Flat dermal teeth of different shapes, frequently fan- or halberd-shaped, round or irregular, with comparatively long and sparse crenulations.

Occurrence. Middle Devonian, upper part of the Narova horizon, Leningrad Region; Estonia.

*Schizosteus striatus* (Gross, 1933)

Pl. XII, figs. 2—4; pl. XIII, figs. 1—4; pl. XIV, figs. 1—4; pl. XV, figs. 1—4; pl. XVI, figs. 1—3; pl. XVII, figs. 1—3; pl. XVII, figs. 1—3; pl. XVIII, figs. 1—3; text figs. 32—46

Holotype. Fragment of fore-part of branchial plate; GM ASE, Pi 397; figured by Gross (1933a, Pl. I, fig. 10), coll. K. Orviku; Goro-

denka, tributary of Narva river, Estonia. Middle Devonian, Narova horizon.

Diagnosis. Species of middle size. Plates not very thick. Dorsal plate elongated, l : w = 1.2. Ventral plate oval, posterior notch extends to the growth centre. On branchial and post-orbital plates and ridge-scales dermal teeth often fused into long ridges, on ventral and rostral plates they are nipple- or hat-shaped, on scales frequently diamond-shaped. Dermal teeth small, with fine and very dense crenulations.

Occurrence. Middle Devonian, upper part of Narova horizon, Estonia, Leningrad Region. Base of Aruküla beds, Leningrad Region.

### *Schizosteus asatkini* Obruchev, 1940

Pl. XIX, figs. 1—2; pl. XX, fig. 1; text fig. 47

Holotype. Ventral, dorsal and part of branchial plate of one individual (pl. XIX, fig. 1), coll. B. P. Asatkin, Palaeontological Institute, Academy of Sciences of the USSR (PIN), No. 220/489; right bank of the Luga, near Tverdi, Leningrad Region. Base of Aruküla beds, Middle-Devonian.

Diagnosis. A small form (probably young individual?). Dorsal plate almost flat, ventral plate convex. Both wider than long. Posterior notch wide, extending nearly to the centre of ventral plate. Dermal teeth small, rounded, dome-shaped, on the branchial plate of various form, rounded, diamond-shaped or elongated.

Occurrence. Middle Devonian, Narova horizon (Hotnezhi member) and base of Aruküla beds. Leningrad Region.

## Genus Tartuosteus Obruchev, 1961

Type species. *Psammolepis gigantea* Gross, 1933a.

Diagnosis. Very large forms, width of branchials up to 60 cm. Ventral plate comparatively long and narrow, strongly convex, without tesserae, posterior notch deep and narrow, covered by tesserae, often coalescing with the plate. Dorsal plate circular and not divided into tesserae. Branchials triangular, wider than long. Dermal teeth fine.

Occurrence. Middle Devonian, Aruküla and Burtnieki beds, Estonia, Latvia, Leningrad Region. Base of the Upper Devonian, Kosma beds of Timan (?).

### *Tartuosteus giganteus* (Gross, 1933)

Pl. XX, figs. 2—3; pl. XXI, fig. 1; text figs. 48—55

Holotype. Branchial plate figured by W. Gross (1933a, pl. I, fig. 8), Geological Museum of Berlin University; Haaslava on the Mõra Brook (tributary of Emajõgi), Estonia. Middle Devonian, Aruküla beds.

Diagnosis. Large species. Ventral plate strongly convex, posterior notch extending nearly to the centre of the plate. Lower surface of the ventral plate covered with secondary dentine along most of its length. Branchial plate long and wide, up to 1.5 cm thick.

Occurrence. Middle Devonian, Aruküla beds of Estonia and Leningrad Region.

*Tartuosteus maximus* Mark-Kurik, n. sp.

Pl. XXI, fig. 2; pl. XXII; pl. XXIII, figs. 1, 2; pl. XXIV, figs. 1—3; text figs. 56—75

Holotype. Left branchial plate (text fig. 56; pl. XXI, fig. 2a, б, в), coll. E. Mark and V. Paulmann, 1954; GM ASE, Pi 138; Karksi, Estonia. Middle Devonian, Burtnieki beds.

Diagnosis. Species of very large size. Width of branchial plate (57 cm) almost 1.5 times more than its length. Lateral and hind margins nearly straight, lateral angle comparatively acute. Dorsal plate circular (l : w = 0.8), without tesserae. The flanks of the ventral plate inclined at an angle of 32—52° to the flat, intensively worn bottom. The posterior notch, extending nearly to the centre of the growth is completely closed up in late representatives. Dermal teeth small or middle-sized (0.3—0.4 mm), square or hexagonal, lozenge or fan-shaped, elongated, irregular, with rather short and dense crenulations.

Occurrence. Middle Devonian, Burtnieki beds of Estonia.

*Tartuosteus*(?) *luhai* Mark-Kurik, n. sp.

Pl. XXIII, fig. 3; pl. XXIV, fig. 4; text figs. 76, 77

Holotype. Left branchial plate (text fig. 76; pl. XXIV, fig. 4), coll. V. Paul, 1943; GM ASE, Pi 137; Haaslava on the Mõra Brook (tributary of Emajõgi), Estonia. Middle Devonian, Aruküla beds.

Diagnosis. Large species. Branchial plate short and wide (1.5 times wider than long), convex dorsally, lateral margin convex, hind one concave, the distal angle acute, ventral side with a rather wide surface without dermal teeth (up to 8.6 cm). Dermal teeth very small, especially on the dorsal plate (0.2—0.3 mm), elongated and irregular, rarely rounded, arranged in sinuous rows on the branchial and in arched rows on the dorsal plate.

Occurrence. Middle Devonian, Aruküla beds of Estonia.

*Tartuosteus* (?) *ornatus* (Rohon, 1899)

Pl. XCII, fig. 1; text fig. 78

Holotype. Right branchial plate (pl. XCII, fig. 1a; text fig. 78; Rohon, 1899, fig. 6), coll. T. N. Tchernychev, 1890, No. 475?, PIN, No. 220/818. Tsilma river, Middle Timan, Kosma beds of Lower Frasnian, Upper Devonian.

Diagnosis. A smaller species. Branchial plate (text fig. 78) no less than 18 cm wide and 13 cm long. Width/length ratio = 1.5. Dermal teeth arranged in regular diagonal rows, 10—20 per cm, diamond-shaped, proximally convex and distally sharpened. Crenulations short, radial ribs reaching the distally directed tops of dermal teeth.

Occurrence. Type locality only.

## Genus Pycnosteus Preobrazhensky, 1911

Type species. *Pycnosteus palaeformis* Preobrazhensky, 1911.

Diagnosis. Ventral and dorsal plates without tesserae. Ventral plate deep, with a very deep posterior notch covered by tesserae and

somewhat raised from the substratum. Dorsal plate flat. Branchial plate long and wide or comparatively short, lateral margin slightly or rather strongly concave, hind margin convex. Dermal teeth large, high, with long branching crenulations, on branchial plates tending to coalesce into strips.

Occurrence. Middle Devonian, Aruküla and Burtnieki beds of Estonia, Latvia, Leningrad and Pskov Regions.

### *Pycnosteus palaeformis* Preobrazhensky, 1911

Pl. XXV, figs. 1—3; pl. XXVI, figs. 1, 2; text figs. 79—81

Holotype. Ventral plate figured by Preobrazhensky (pl. I, figs. 1—5), coll. H. Asmuss, 1842; GM ASE, Pi 102. Aruküla near Tartu, Estonia. Middle Devonian, Aruküla beds.

Diagnosis. A rather large species. Dermal teeth high, with blunt tops, radial ribs reaching the tops; crenulations simple and short. Branchial plate wide and long with somewhat convex lateral and hind margins; $l : w = 0.9$. Ornamented surface on the dorsal side of branchials wider than the unornamented one.

Occurrence. Middle Devonian, lower part of Aruküla beds, Estonia, Leningrad Region.

### *Pycnosteus pauli* Mark, 1956

Pl. XXVII, figs. 1—3; text figs. 82, 83

Holotype. Left half of ventral plate figured by Mark (1956, figs. 1 в, 7) coll. V. Paul, 1937; GM ASE, Pi 105; Tamme, east shore of Lake Võrtsjärv, Estonia. Middle Devonian, Aruküla beds.

Diagnosis. A large species. The bottom of ventral plate intensively worn and covered with secondary dentine. Dermal teeth flat, with prominent crenulations branching into 2 or 3, and radial ribs reaching nearly to their tops. Lateral margin of branchial plate slightly concave, hind margin convex. Near the medial edge on the ventral side a zone of very large polygonal tesserae.

Occurrence. Middle Devonian, upper part of Aruküla beds, Estonia, Leningrad Region.

### *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon, 1901)

Pl. XXVI, fig. 3; pl. XXVIII, figs. 1—3; pl. XXIX, figs. 1, 2; pl. XXX, figs. 1—4; text figs. 84—95

Type. The type figured by Rohon (1901, pl. I, fig. 2) is probably lost. As a neotype could be selected the type of Parrot (1836, pl. II, fig. 4), PIN No. 2442/4 (pl. XXVI, fig. 3 in the present work), east shore of Lake Burtnieki, Latvia. Middle Devonian, Burtnieki beds.

Diagnosis. A large species. The margins of the posterior notch of ventral plate high and runner-shaped. Dorsal plate nearly circular. Dermal teeth large, with long dense crenulations, dichotomizing 2 or 3 times. Branchial plate short and wide, with concave lateral and convex hind margins. On the ventral side the unornamented medial part is wide. On this side, the dermal teeth often fuse into short rows. Orbital plate

convex, with a concave lateral side and small orbital opening; near its lateral edge there is a thickening.

Occurrence. Middle Devonian, Burtnieki beds, Estonia, Latvia, Leningrad Region.

## Genus Ganosteus Rohon, 1901

Type species. *Ganosteus stellatus* Rohon, 1901.

Diagnosis. Dorsal and ventral plates without tesserae. Branchial plates long and wide. Dermal teeth very large, high, with long branching crenulations, large dermal teeth surrounded by smaller ones.

Occurrence. Middle Devonian, Aruküla and Burtnieki beds, Estonia, Latvia, Leningrad Region. Upper Devonian, Gauja beds, Latvia.

### *Ganosteus artus* Mark-Kurik, n. sp.

Pl. XXXI, figs. 1—4; text figs. 98—104

Holotype. Left branchial plate (text fig. 98; pl. XXXI, fig. 1) coll. V. Paul; GM ASE, Pi 129; Tamme, east shore of Lake Võrtsjärv, Estonia. Middle Devonian, Aruküla beds.

Diagnosis. A smaller species. Dermal teeth high, conical, closely-packed, crenulations short. Branchial plate long and wide.

Occurrence. Middle Devonian, Aruküla beds, Estonia.

### *Ganosteus stellatus* Rohon, 1901

Plates XXXII, XXXIII, XXXIV, XXXV; text figs. 105—120

Type. The type figured by Rohon, 1901, pl. I, figs. 7 and 8 is probably lost. As a neotype could be selected a fragment of dorsal (?) plate, PIN, No. 220/506, pl. XXXIII, fig. 2 (Obruchev, 1947; pl. 50, fig. 5), coll. D. Obruchev, 1931; Yoglina river (tributary of Zhelcha) at the Teppo mill, Pskov Region; Middle Devonian, Burtnieki beds.

Diagnosis. A large species. Branchial plate wide, with a long base. Dorsal plate heart-shaped, the centre of growth almost in the centre of the plate, $l : w = 0.9$. The posterior notch of the oval ventral plate covered by tesserae, extends nearly to the growth centre or is entirely closed up.

Occurrence. Probably appears in the uppermost part of the Aruküla beds, Middle Devonian, Estonia. Wide-spread in Burtnieki beds, Estonia, Latvia, Pskov Region. Rare in the Upper Devonian Gauja beds and at the base of the Amata beds of Leningrad Region (reworked).

## Genus Psammolepis Agassiz, 1845

Type species. *Psammosteus paradoxus* Agassiz, 1844.

Diagnosis. Dorsal and ventral plates not entirely divided into tesserae: around their centres of growth there is a zone without tesserae. The central part of dorsal plate of more advanced forms covered with tesserae, the ventral plate of less advanced forms may lack tesserae. Tesserae large in the marginal part of plates. Ventral plate without

posterior notch, branchial plates long and not very wide, sometimes narrow anteriorly; rostral plates short and wide. Dermal teeth small, closely-packed, with short crenulations.

Occurrence. Middle Devonian, Givetian, Aruküla and Burtnieki beds. Upper Devonian, Frasnian, Šventoji horizon (Gauja and Amata beds), probably Snetnaya and Kosma beds. Main Devonian Field, Timan; Upper Old Red Sandstone, Scotland.

### *Psammolepis proia* Mark-Kurik, n. sp.

Pl. XXXVI, figs. 1, 2; pl. XXXVII, figs. 1—3; text figs. 121—127

Holotype. Ventral plate (text fig. 121; pl. XXXVI, fig. 1a, б); coll. V. Paul, 1936; GM ASE, Pi 148; Tamme, east shore of Lake Võrtsjärv, Estonia. Middle Devonian, Aruküla beds.

Diagnosis. Species of middle size. Ventral plate covered with tesserae, only an area around the growth centre lacking tesserae. Tesserae irregular and polygonal, often elongated longitudinally. Dermal teeth 24—26 per cm, on the ventral plate separate, rounded and irregular, rather high, with sparse and short crenulations. Anterior part of dorsal plate narrower than posterior, front margin straight, the area without tesserae occupies almost one third of the plate. Branchial plate long and rather wide, with dermal teeth more irregular and of different sizes. Cornual plate oval.

Occurrence. Middle Devonian, Aruküla beds, Estonia.

### *Psammolepis abavica* Mark-Kurik, n. sp.

Pl. XXXVIII, figs. 1—3; pl. XXXIX, figs. 1, 2; pl. XL, figs. 1—3; text figs. 128—134

Holotype. The front part of the left branchial plate (fig. 128; pl. XXXVIII, fig. 1a, б); GM ASE, Pi 168; left bank of Abava, opposite to the farm Lējēji, Latvia. Middle Devonian, Abava beds.

Diagnosis. Branchial plate long and wide, massive, with a rather narrow distal part. Dorsal and ventral plates massive and without tesserae around the growth centre. Tesserae diamond-shaped or irregular. Dermal teeth fan-shaped, polygonal and irregular; 17—36 dermal teeth per cm.

Occurrence. Uppermost part of Middle Devonian, Abava beds, Latvia.

### *Psammolepis paradoxa* Agassiz, 1844

Pl. XLI, figs. 1—3; pl. XLII, figs. 1—4; pl. XLIII, figs. 1—3; pl. XLIV, figs. 1—5; pl. XLV, figs. 1—3; pl. XLVI, figs. 1, 2; text figs. 135—146

Neotype. Ventral plate figured by Gross (1930; pl. I, fig. 3); Berlin; Gauja river, Latvia; Upper Devonian, Gauja beds.

Diagnosis. Branchial plates long and rather narrow. Dorsal and ventral plates divided into diamond-shaped or irregular tesserae, with the exception of an area round the growth centre. Dorsal plate pentagonal, $l : w = 1$. Dermal teeth rounded and of much the same form on all plates, only slightly elongated even on the ridge-scales.

Occurrence. Upper Devonian, Gauja beds, Latvia, Estonia.

*Psammolepis alata* Mark-Kurik, n. sp.

Pl. XLVI, fig. 3; pl. XLVII, figs. 1, 2; pl. XLVIII, figs. 1—3; pl. XLIX, figs. 1, 2; text figs. 147—153

Holotype. Right branchial plate (text fig. 147; pl. XLVII, fig. 1); coll. E. Mark, 1954; GM ASE, Pi 258; Gauja river, outcrop between Sigulda and Inčukalns (upstream from "Velna ala"). Latvia; Upper Devonian, Gauja beds.

Diagnosis. A small species. Branchial plate wide, but narrow anteriorly, medial edge concave. Ventral plate very narrow. The narrow anterior part of dorsal plate entirely covered with tesserae, anterior margin straight. Tesserae small (3—7 mm), unclearly marked off, 16—25 dermal teeth per cm. Dermal teeth variable in shape, mostly rounded, smooth, with short crenulations.

Occurrence. Upper Devonian, upper part of Gauja beds, Latvia, Estonia; Šventoji horizon of Lithuania.

*Psammolepis heteraster* Gross, 1930

Pl. L, figs. 1, 2; text fig. 154

Holotype. Fragment of branchial plate figured by Gross (1933a, pl. I, fig. 2); Geological Museum of University, Berlin; lower course of Gauja, Latvia, Upper Devonian, Gauja beds.

Diagnosis. Branchial plate thin, with straight lateral and hind margin, the angle between them 52°. Dermal teeth (18—26 per cm) variable in shape, on the dorsal side irregular or fan-shaped, flat, crowns smooth, closely-packed, with short crenulations, often coalescing into short strips, on the ventral side higher, more widely separated and rarely fusing, rounded or elongated transversally, often small dermal teeth between larger ones; sometimes alternating rows of larger and smaller dermal teeth.

Occurrence. Upper Devonian, upper part of Gauja beds, Latvia, Estonia.

*Psammolepis venyukovi* Obruchev, n. sp.

Pl. LI, figs. 1, 2; pl. LII, figs. 1—3; pl. LIII, figs. 1—3; pl. LIV, figs. 1, 2; pl. LV, fig. 1; text figs. 155—165

Holotype. Left branchial plate (text fig. 155, pl. LI, fig. 1a, б); coll. E. Mark and V. Paulmann, 1953; GM ASE, Pi 240; Jõksi, Piusa river, Estonia; Upper Devonian, Gauja beds.

Diagnosis. Species of middle size. Branchial plate rather narrow, with convex lateral and concave hind margin. Ventral plate without tesserae. Dorsal plate with a shallow re-entrant angle on the anterior margin; centre of growth anterior to the mid-length of the plate. Tesserae square or polygonal, in the marginal part larger. Rostral plate rather wide. Post-orbital plate rather large, its hind part wide. Dermal teeth rounded, polygonal, pyramidal, with short crenulations and sharp radial ribs, often small dermal teeth between large ones.

Occurrence. Upper Devonian, Gauja beds, Estonia; Amata beds, Leningrad Region.

*Psammolepis undulata* (Agassiz, 1844)

Pl. LVI, figs. 1, 2; pl. LVII, figs. 1, 2; pl. LVIII, figs. 1—3; pl. LIX, figs. 1—3; pl. LX, figs. 1—3; pl. LXI, figs. 1; text figs. 166—175

Neotype. Fragment of branchial plate figured by Gross (1933a, p. 9; pl. I, fig. 6; pl. LVI, fig. 1 in the present work); Ķuķe, Gauja river, Latvia. Upper Devonian, Amata beds.

Diagnosis. Branchial plate wide and long (l : w = 0.9), thin, the ratio of the ornamented and unornamented part of dorsal side = 1.2. Central part of dorsal plate divided into tesserae, in the peripheral part a zone without tesserae. Tesserae lozenge-shaped, rectangular or irregular in the central part, scale-like or asymmetrical in marginal part. Dermal teeth rounded and polygonal, smooth, mostly closely-packed, with short crenulations, on the branchial plate sometimes fan-shaped or elongated; smaller dermal teeth between larger ones.

Occurrence. Upper Devonian, Amata beds, Latvia, Pskov Region; Estonia; Šventoji horizon, Lithuania; Kosma beds, Timan; Upper Old Red, Scotland.

## Genus Psammosteus Agassiz, 1844

Type species. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz, 1844

Diagnosis. Dorsal and ventral plates entirely covered with tesserae, smaller in the middle and larger in the periphery of the plates. Ventral plate without posterior notch. Branchial plates short (text fig. 194), very wide. Dermal teeth cover only the distal part of branchial plate, the ventral side proximally is covered in life with elongated tesserae, falling away in fossil state. Scales small. Dermal teeth variable, often complicated in shape, with long crenulations, on the branchial plates frequently fusing into ridges.

Occurrence. Middle Devonian, Givetian, Burtnieki beds. Upper Devonian, Frasnian, from Amata to Upper Snezha beds ($a_4$-e). Chiefly in continental psammitic deposits. Main Devonian Field, Timan, Severnaya Zemlya, Russian platform — in bore holes; Frasnian (Whitemire, Alves, Scaat Craig beds), Scotland; lower part of Upper Devonian, Ellesmere land.

*Psammosteus bergi* (Obruchev, 1943)

Pl. LXIII, figs. 1—3; pl. LXIV, figs. 1—3; text-figs. 182—190

Holotype. Left branchial plate figured by Obruchev 1943, coll. D. Obruchev, 1931; PIN, No. 220/504; Yoglina river at the Teppo mill, Pskov Region. Middle Devonian, Burtnieki beds.

Diagnosis. Branchial plate short and wide (width more than 36 cm), with concave dorsal and convex ventral side, distal angle acute. Lateral and hind margin nearly straight; only distally the former is slightly convex and the latter concave. The ornamented part of the dorsal side forms one third of the width of the plate. Dorsal plate covered with small tesserae, easily falling away. Ornamentation of sinuous and often interrupted dentine ridges (30—40 per cm).

Occurrence. Middle Devonian, Burtnieki beds, Pskov Region, Estonia, Latvia.

*Psammosteus praecursor* Obruchev, 1947

Pl. LXVII, figs. 1—5; pl. LXVIII, figs. 1—4; pl. LXIX, figs. 1, 2; pl. LXXII, figs. 1, 4; pl. LXXVI, fig. 1; text figs. 180, 192, 193

Holotype. Right branchial plate (pl. LXIX, fig. 2), coll. L. A. Istratova, 1928; PIN, No. 220/384; left bank of Oredezh, Yam-Tesovo; Upper Devonian, Frasnian, Staritsa beds (lower part of Amata beds).

Diagnosis. Branchial plates almost three times wider than long. Tesserae of median plates irregular, small. Dermal teeth on the branchial plate lined in distally convex rows; near the margins the rows are parallel to edges of plate, often fusing into ridges. Between larger dermal teeth occur smaller ones.

Occurrence. Upper Devonian, Lower Frasnian, Amata beds, Pskov Region, Latvia. Kosma beds, Timan.

*Psammosteus maeandrinus* Agassiz, 1844

Pl. LXX, figs. 1—3; pl. LXXI, fig. 1; pl. LXXII, figs. 2, 3; pl. LXXXVI, fig. 2; text fig. 194

Holotype. Fragment of branchial plate (Agassiz, 1844, pl. 27, figs. 5—6), coll. W. Buckland, Oxford Museum, England. Syas river, 40 km from Novaya Ladoga. Upper Devonian, Lower Frasnian, Snetnaya beds.

Diagnosis. Branchial plates with a rather long base, gradually shortening to the distal end, thin, flat, lower side concave, anterior margin curved down, greater part of surface covered by dermal teeth, fusing into ridges parallel to long axis of the plate.

Occurrence. Upper Devonian. Snetnaya beds, Main Devonian Field: Andoma Hill, Svir, Pidma, Ojat, Syas, Volkhov, Velikaya rivers; Estonia, Latvia.

*Psammosteus levis* Obruchev, n. sp.

Pl. LXXIII, figs. 1—3; pl. LXXIV, fig. 1

Holotype. Distal end of right branchial plate (pl. LXXIII, fig. 1), coll. M. B. Edemsky; PIN, No. 220/635; Andoma Hill, east side of Lake Onega. Upper Devonian, Lower Frasnian.

Diagnosis. Branchial plates short and wide. Dermal teeth on the dorsal side arranged into transverse rows, somewhat proximally concave, on the ventral side proximally convex. Dermal teeth flat, smooth, variable in shape, often widening proximally, frequently rectangular; crenulations very short, irregular, proximally more prominent.

Occurrence. Upper Devonian, Lower Frasnian, Amata beds (?).

*Psammosteus livonicus* Obruchev, n. sp.

Pl. XCIV, figs. 1, 2

Holotype. Branchial plate of a young individual (pl. XCIV, fig. 1), coll. D. Obruchev, 1959; PIN, No. 737/7; left bank of Daugava opposite

to Pasta Muiža (near Koknese). Upper Devonian, Lower Frasnian, Amata beds.

Diagnosis. Branchial plate with a rather long base, thin, dermal teeth on the ventral side cover more than half of width of the plate. They are large, high, with sharp radial ribs, sometimes reaching the tops. Crenulations seldom branching, their ends truncated, Transversal rows of dermal teeth unclear. Smaller dermal teeth between large ones.

Occurrence. Type locality only.

*Psammosteus cuneatus* Obruchev, n. sp.

Pl. LXXVI, fig. 2; pl. LXXVII, fig. 1.

Holotype. Medial part of left branchial plate, coll. D. Obruchev, 1929; PIN, No. 220/793 (pl. LXXVI, fig. 2). Quarry down-stream of Montsevo, left bank of the Syas. Upper Devonian, Lower Frasnian, Amata beds.

Diagnosis. Branchial plate massive, rapidly shortening distally, base probably long. Dermal teeth large, with short crenulations, variable, irregularly angular in shape, not fusing into ridges (?).

Occurrence. Type locality and probably Yam-Tesovo, Oredezh river. Amata beds.

*Psammosteus bystrowi* Obruchev, n. sp.

Pl. LXXXVI, fig. 3

Holotype. Fragment of branchial plate, coll. B. H. Egiazarov, PIN, No. 229/839 (pl. LXXXVI, fig. 3). Severnaya Zemlya, October Revolution Island. Vavilov series, uppermost part of the Upper Devonian section (Upper Frasnian?).

Diagnosis. Very massive branchial plate covered with large dermal teeth with prominent crenulations. Dermal teeth well separated, sometimes elongated into short ridges arranged in diagonal rows.

Occurrence. Type locality only. The only psammosteid found in Asia.

*Psammosteus asper* Obruchev, n. sp.

Pl. LXXV, figs. 1—3

Holotype. Branchial plate (pl. LXXV, fig. 1); coll. D. Obruchev, 1929; PIN, No. 220/771. Right bank of the Syas, at farm Montsevo. Upper Devonian, Lower Frasnian, Amata and Snetnaya beds.

Diagnosis. Branchial plate short, covered with arched rows of dermal teeth, crenulations long and reaching the crenulations of adjoining dermal teeth; however, owing to their high form, the dermal teeth seem to be well separated. Dermal teeth elongated along their rows and often fusing into short ridges. Tesserae of median plates small, with 2—3 unclearly developed rings of dermal teeth.

Occurrence. Type locality only.

*Psammosteus pectinatus* Obruchev, n. sp.

Pl. XCIII, fig. 2

Holotype. Fragment of branchial plate (Pl. XCIII, fig. 2); coll. D. Obruchev, 1930, PIN, No. 220/259; right bank of the Shelon at Terebony (down-stream of Porkhov). Upper Devonian, Frasnian, Shelon beds.

Diagnosis. Branchial plates short and wide, massive, dermal teeth form high transverse ridges with long parallel proximal crenulations, rarely branching.

Occurrence. Type locality only.

*Psammosteus tchernovi* Obruchev, n. sp.

Pl. LXXIV, fig. 2

Holotype. Left branchial plate of a young individual (pl. LXXIV, fig. 2), coll. A. A. Tchernov, 1937; PIN, No. 220/830. North Timan, mouth of Severny Kamenny Brook, outcrop No. 4. Upper Devonian, uppermost Middle Frasnian.

Diagnosis. Probably not a large species. Branchial plate short, width/length ratio = 2.5. Dermal teeth on the dorsal side elongated transversely to the long axis, forming irregular rows; on the ventral side arranged into arched, proximally convex rows. They are convex on the dorsal and more flat-topped on the ventral side. Crenulations well marked, but short, radial ribs absent.

Occurrence. Upper Devonian, uppermost Middle Frasnian, Timan. Perhaps Shelon beds in Novgorod Region.

*Psammosteus megalopteryx* (Trautschold, 1880) Gross, 1933

Pl. LXXVIII, figs. 1—3; pl. LXXIX, figs. 1—3; pl. LXXX, figs. 1—3; pl. LXXXI, fig. 1; pl. LXXXII, fig. 1; pl. LXXXIII, figs. 1—3; pl. LXXXIV, figs. 1—3; pl. LXXXV, fig. 1; pl. LXXXVI, fig. 1; pl. XCII, fig. 3; text figs. 156, 181, 195—197

Neotype. Lectotype, the branchial plate figured by Gross (1933a, p. 14), Mineralogical Museum of Wrocław University (Trautschold, 1880, pl. 7, fig. 2) is probably lost. As a neotype could be selected the branchial plate, pl. LXXIX, fig. 1 in the present work, PIN, No. 220/325. Stolbovo, right bank of the Syas. Upper Devonian, Upper Shelon beds.

Diagnosis. Large form, dorsal plate elongated (l : w = 1.4 — 1.7), reaching 36 cm in length, entirely covered with tesserae. Tesserae tetra- to hexagonal, separated by deep furrows. Dermal teeth oval, rarely elongated, bean-shaped with short crenulations, arranged in 2—9 concentric rows. Branchial plates long in the middle, shortening to both ends, covered with dermal teeth only distally. Dermal teeth with long proximal crenulations, arranged distally in transverse rows, convex distally on the dorsal, and concave on the ventral side. Lateral margin and distal end intensively worn. Scales small, with slightly elongated dermal teeth.

Occurrence. Upper Devonian, Lower Frasnian, sandy-argillaceous deposits of Shelon-Ilmen beds. Syas and Pasha rivers; Andoma Hill, south-west shore of Lake Ilmen; Whitemire and Alves beds, Scotland

*Psammosteus falcatus* Gross, 1942

Pl. LXXXVII, figs. 1, 2; pl. LXXXVIII, figs. I, 2; pl. LXXXIX, figs. 1—5; pl. XC, fig. 1; text fig. 198

Lectotype. Branchial plate (Gross, 1942, fig. 3B), coll. R. Kampe, Geological Museum of University, Riga (pl. LXXXVIII; fig. 1; text fig. 198); Velna ala, left bank of the Abava, Latvia. Upper Devonian, Upper Frasnian, horizon *e* or Ogre beds.

Diagnosis. Branchial plate up to 30 cm in width, very short. Dermal teeth variable in shape, with long digitiform crenulations and fine plumose wrinkles, arranged in transverse rows, often fusing into ridges. The central dermal teeth of tesserae very large and complicated.

Occurrence. Upper Devonian, Upper Frasnian, Upper Snezha and Snezha beds, Lovat and its tributaries, Msta, Pasha, Sondala rivers; horizon *e* or Ogre beds, Latvia; Kamenny-ruchei beds, Middle Timan; East slope of Timan; Frasnian, Scaat-Craig beds, Scotland.

*Psammosteus tenuis* Obruchev, nom. nov.

Pl. XC, fig. 2; pl. XCI, fig. 1; text fig. 199

Holotype. Branchial plate (pl. XCI, fig. 1), coll. R. F. Hecker; PIN, No. 220/353; right bank of the Msta, between Dubovitsy and Ramenie. Upper Devonian, Upper Frasnian, uppermost part of Upper Snezha beds.

Diagnosis. Branchial plates up to 10 cm wide, flat, slightly curved. Dermal teeth variable and irregular in shape, with long digitiform crenulations, especially on the proximal side, often arranged in transverse rows, sometimes coalescing into ridges.

Occurrence. Upper Devonian, Upper Frasnian, uppermost part of Upper Snezha beds. Msta river.

## Genus Karelosteus Obruchev, 1933

Type species. *Karelosteus weberi* Obruchev, 1933.

Diagnosis. Branchial plate with a rather long base, quickly shortening distally and curving posteriorly. Dermal teeth very large, convex, with ribs on crowns.

Occurrence. Upper Devonian, Lower Frasnian, Snetnaya (?) beds. Svir river and Andoma Hill.

*Karelosteus weberi* Obruchev, 1933

Pl. XCII, fig. 2; pl. XCIII, fig. 1

Holotype. Right branchial plate figured by Obruchev, 1933b, (pl. I, fig. 1), coll. V. V. Weber, 1920; Tchernychev Central Geological and Prospecting Museum, Leningrad, No. 4014-1. Svyatukha river, left tributary of Svir, left bank between Vyazostrov and Posad. Upper Devonian, Lower Frasnian.

Diagnosis. Branchial plate with a rather long base. Dermal teeth very large, up to 4 mm in length, convex, closely-packed, with ribs on the crowns.

Occurrence. The exact age of type locality unknown, but on Andoma Hill a fragment of branchial plate was found together with *Ps maeandrinus*, i. e. in Snetnaya beds.

## Stratigraphical distribution *

The main area of distribution of psammosteids in the USSR is the north-west part of the Russian Platform or the Main Devonian Field. In the sections of the latter [Baltic states (Estonia, Latvia, Lithuania), Leningrad, Pskov and adjacent regions] the psammosteids appear in the Givetian in Pärnu horizon, where they are represented by the genus *Schizosteus*. This genus is found in the Narova horizon, too. In the upper part of the Givetian, in the Tartu horizon (= Aruküla + Burtnieki beds) a most abundant and variable psammosteid fauna is found, consisting of the genera *Tartuosteus*, *Pycnosteus*, *Ganosteus* and *Psammolepis*. *Schizosteus* disappears in the Aruküla beds, and in the Burtnieki beds *Psammosteus* appears. At the base of Frasnian, in Gauja beds prevails *Psammolepis*, in Amata beds flourishes *Psammosteus*. It is the only genus which spreads above the Šventoji horizon, reaching the Upper Frasnian. Only *Karelosteus* is found together with *Psammosteus* in Snetnaya beds. The last representatives of the family are found in the Upper Frasnian in Snezha and Upper Snezha beds and somewhat higher in section.

In other areas of development of the Devonian deposits, finds of psammosteids are rather rare. They are more abundant in the Frasnian of Timan. In the Givetian of South Urals (on the Ufa river) and in a bore hole near the railway station of Sharya on Vetluga River, as well as in the Lower Frasnian of the Donets basin and Severnaya Zemlya, single remains of psammosteids have been found.

The remains of Middle and Upper Devonian psammosteids of the USSR have been found in continental deposits, mainly deltaic, partly lagoonal (Narova and Snetnaya beds) sediments.

---

* see table 2.

# ТАБЛИЦЫ I—XCIV

## ТАБЛИЦА I

*Drepanaspis gemuendenensis* Schlüter. Вентральная сторона, $\times 1/2$. Горный музей, Ленинград.

## ТАБЛИЦА II

*Drepanaspis gemuendenensis* Schlüter. Хвост снизу и справа, $\times 2/3$. Горный музей, Ленинград.

## ТАБЛИЦА III

*Drepanaspis gemuendenensis* Schlüter. Дорзальная сторона (вентральная пластинка видна под дорзальной), $\times 1/2$. Горный музей, Ленинград.

## ТАБЛИЦА IV

*Drepanaspis gemuendenensis* Schlüter. Вентральная сторона, × 3/4. Горный музей, Ленинград.

## ТАБЛИЦА V

Фиг. *1*. *Schizosteus heterolepis* Preobr. Лектотип, кожные зубы вентральной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Р. Пярну, Тори; ср. девон, пярнуский горизонт. Pi 372 (оригинал: Преображенский, 1911; табл. I, фиг. 7).
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 376.
Фиг. *3*. То же. Кожные зубы вентральной стороны бранхиальной пластинки Pi 376, × 6.
Фиг. *4*. То же. Кожные зубы фрагмента пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 379.
Фиг. *5*. То же. Кожные зубы чешуи, × 6. Р. Пярну, ниже Тори; ср. девон, пярнуский горизонт. Pi 387.
Фиг. *6*. То же. Кожные зубы чешуи, × 6, Р. Пярну, Оope; ср. девон, пярнуский горизонт. Pi 388.
Фиг. *7*. То же. Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Р. Пярну, Тори; ср. девон, пярнуский горизонт. Pi 381.
Фиг. *8*. То же. Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Оттуда же. Pi 375.

## ТАБЛИЦА VI

Фиг. *1*. *Schizosteus heterolepis* Preobr. Орбитальная пластинка, × 1. Р. Пярну, Тори; ср. девон, пярнуский горизонт. Pi 377.
Фиг. *2*. То же. Правая посторбитальная пластинка, × 1. Оттуда же. Pi 378.
Фиг. *3*. То же. Фрагмент задней части посторбитальной пластинки, внутренняя сторона, × 1. Оттуда же. Pi 720.
Фиг. *4*, *5*. То же. Тессеры, × 2. Оттуда же. *4* — Pi 380, *5* — Pi 384.
Фиг. *6*, *7*. То же. Чешуи, × 2. Оттуда же. *6* — Pi 385, *7* — Pi 383.
Фиг. *8*. То же. Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Оттуда же, Pi 382.
Фиг. *9*. *Schizosteus toriensis* Mark-Kurik. Коньковая чешуя, × 2. Пярну, Оope; ср. девон, пярнуский горизонт. Pi 392.

## ТАБЛИЦА VII

Фиг. *1*. *Schizosteus toriensis* Mark-Kurik. Голотип, бранхиальная пластинка, × 1. Р. Пярну, Тори; ср. девон, пярнуский горизонт. Pi 389.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы бранхиальной пластинки голотипа. Pi 389, × 6.
Фиг. *3*. То же. Кожные зубы бранхиальной пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 390.

## ТАБЛИЦА VIII

Фиг. *1*. *Schizosteus toriensis* Mark-Kurik. Кожные зубы бранхиальной пластинки. *а* — одной, *б* — другой стороны, × 6. Ленингр. ун-т, № 1/1255, колл. Э. Эйхвальда.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы бранхиальной пластинки, × 6. Ленингр. ун-т, № 1/1252, колл. Э. Эйхвальда.
Фиг. *3*. То же. Кожные зубы бранхиальной пластинки, × 6. Ленингр. ун-т, № 1/1254, колл. Э. Эйхвальда.

## ТАБЛИЦА IX

Фиг. *1*. *Schizosteus toriensis* Mark-Kurik. Фрагмент средней пластинки. *а* — × 1, *б* — × 6. Ленинградский ун-т, № 1/1257, 1258, колл. Э. Эйхвальда.
Фиг. *2*. *Schizosteus splendens* (Eichw.). Кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Городенка; ср. девон, наровский горизонт. Pi 421.

## ТАБЛИЦА X

*Фиг. 1. Schizosteus splendens* (Eichw.). Кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Городенка; ср. девон, наровский горизонт. Pi 422.
Фиг. *2*. То же, тессеры на вентральной стороне бранхиальной пластинки, × 1. Оттуда же. Pi 430.
Фиг. *3*. То же. Кожные зубы ростральной пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 420.

## ТАБЛИЦА XI

Фиг *1*. *Schizosteus splendens* (Eichw.). Кожные зубы дорзальной пластинки, × 6. Городенка; ср. девон, наровский горизонт Pi 426.
Фиг. *2*. То же. Чешуя. *а* — × 2, *б* — × 6. Оттуда же. Pi 441.
Фиг. *3—7*. То же. Чешуи, × 2. *3* — Pi 432, *4* — Pi 433, *5* — Pi 435, *6* — Pi 436, *7* — Pi 437. Оттуда же.

## ТАБЛИЦА XII

Фиг. *1*. *Schizosteus splendens* (Eichw.). Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Городенка; ср. девон, наровский горизонт. Pi 418.
Фиг. *2*. *Schizosteus striatus* (Gross). Голотип, кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 397 (оригинал: Gross, 1933; табл. I, фиг. 10).
Фиг. *3*. То же. Кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Р. Луга, Поречье; ср. девон, наровский горизонт. ПИН, № 220/586.
Фиг. *4*. То же. Передняя часть бранхиальной пластинки, дорзальная сторона, наружный край — слева, × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/584.

## ТАБЛИЦА XIII

Фиг. *1*. *Schizosteus striatus* (Gross). Кожные зубы бранхиальной пластинки, вентральная сторона, × 6. Городенка; ср. девон, наровский горизонт. Pi 446.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы бранхиальной пластинки, вентральная сторона, × 6. Р. Луга, Поречье; ср. девон, наровский горизонт. ПИН № 220/564.
Фиг. *3*. То же. Ростральная пластинка. *а* — × 1, *б* — × 6. Городенка; ср. девон; наровский горизонт. Pi 401.
Фиг. *4*. То же. Тессера, × 2. Оттуда же. Pi 409. *у* — место выхода канала боковой линии.

## ТАБЛИЦА XIV

Фиг. *1*. *Schizosteus striatus* (Gross). Кожные зубы ростральной пластинки, × 6. Городенка; ср. девон, наровский горизонт. Pi 429.
Фиг. *2*. То же. Правая посторбитальная пластинка, × 1. Оттуда же. Pi 445.
Фиг. *3*. То же. Кожные зубы посторбитальной пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 398.
Фиг. *4*. То же. Кожные зубы центральной части дорзальной пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 444.

## ТАБЛИЦА XV

Фиг. *1*. *Schizosteus striatus* (Gross). Кожные зубы краевой части дорзальной пластинки, × 6. Р. Луга, Поречье; ср. девон, наровский горизонт. ПИН, № 220/560.
Фиг. *2*. То же. Вентральная пластинка, × 1. Оттуда же. ПИН, № 220/583.
Фиг. *3*. То же. Чешуя, × 2. Городенка; ср. девон, наровский горизонт. Pi 402.
Фиг. *4*. То же. Чешуя, × 2. Оттуда же. Pi 406.

## ТАБЛИЦА XVI

Фиг. *1*. *Schizosteus striatus* (Gross). Кожные зубы вентральной пластинки, табл. XV, фиг. 2 (№ 220/583), × 6.
Фиг. *2*. То же, Кожные зубы вентральной пластинки, × 6. Городенка; ср. девон, наровский горизонт. Pi 399.
Фиг. *3*. То же. Кожные зубы чешуи, × 6. Оттуда же. Pi 404.

## ТАБЛИЦА XVII

Фиг. *1*. *Schizosteus striatus* (Gross). Кожные зубы у края задней вырезки вентральной пластинки, слева наверху, × 6. Р. Луга, Поречье; ср. девон, наровский горизонт. ПИН, № 220/588.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/561.
Фиг. *3*. То же. Чешуя, × 2. Городенка; ср. девон, наровский горизонт. Pi 407.

## ТАБЛИЦА XVIII

Фиг. *1*. *Schizosteus striatus* (Gross). Чешуя, × 6. Р. Луга, Поречье; ср. девон, наровский горизонт. ПИН, № 220/584.
Фиг. *2*. То же. Чешуя, × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/587.
Фиг. *3*. То же. Задняя часть хвоста, × 1/2. Городенка; ср. девон, наровский горизонт. Pi 416.

## ТАБЛИЦА XIX

Фиг. *1*. *Schizosteus asatkini* Obr. Голотип, вентральная и бранхиальная (слева) пластинки, × 1. Р. Луга, Тверди; ср. девон, арукюльские слои, ПИН, № 220/489.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы вентральной пластинки голотипа (фиг. 1), × 6.

## ТАБЛИЦА XX

Фиг. *1*. *Schizosteus asatkini* Obr. Кожные зубы вентральной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Р. Луга, Тверди; ср. девон, наровский горизонт. ПИН, № 220/489.
Фиг. *2*. *Tartuosteus giganteus* (Gross). Кожные зубы вентральной пластинки. *а* — центральной части, *б* — краевой части, × 6. Хааслава; ср. девон, арукюльские слои Pi 155.
Фиг. *3*. То же, кожные зубы вентральной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Оз. Выртсъярв, Тамме; ср. девон, арукюльские слои. Pi 154.

## ТАБЛИЦА XXI

Фиг. *1*. *Tartuosteus giganteus* (Gross). Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Оз. Выртсъярв, Тамме; ср. девон, арукюльские слои. Pi 158.
Фиг. *2*. *Tartuosteus maximus* Mark-Kurik. Голотип, кожные зубы бранхиальной пластинки. *а* — дорзальная сторона; *б* — дорзальная сторона, задний край; *в* — вентральная сторона, задний край, × 6. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 138.

## ТАБЛИЦА XIX

Фиг. *1*. *Schizosteus asatkini* Obr. Голотип, вентральная и бранхиальная (слева) пластинки, × 1. Р. Луга, Тверди; ср. девон, арукюльские слои, ПИН, № 220/489.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы вентральной пластинки голотипа (фиг. 1), × 6.

## ТАБЛИЦА XX

Фиг. *1*. *Schizosteus asatkini* Obr. Кожные зубы вентральной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Р. Луга, Тверди; ср. девон, наровский горизонт. ПИН, № 220/489.
Фиг. *2*. *Tartuosteus giganteus* (Gross). Кожные зубы вентральной пластинки. *а* — центральной части, *б* — краевой части, × 6. Хааслава; ср. девон, арукюльские слои Pi 155.
Фиг. *3*. То же, кожные зубы вентральной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Оз. Выртсъярв, Тамме; ср. девон, арукюльские слои. Pi 154.

## ТАБЛИЦА XXI

Фиг. *1*. *Tartuosteus giganteus* (Gross). Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Оз. Выртсъярв, Тамме; ср. девон, арукюльские слои. Pi 158.
Фиг. *2*. *Tartuosteus maximus* Mark-Kurik. Голотип, кожные зубы бранхиальной пластинки. *а* — дорзальная сторона; *б* — дорзальная сторона, задний край; *в* — вентральная сторона, задний край, × 6. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 138.

## ТАБЛИЦА XXII

Фиг. *1*. *Tartuosteus maximus* Mark-Kurik. Кожные зубы вентральной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 163.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы дорзальной пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 290.
Фиг. *3*. То же. Кожные зубы вентральной пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 141.

## ТАБЛИЦА XXIII

Фиг. *1*. *Tartuosteus maximus* Mark-Kurik. Правая корнуальная пластинка, × 1. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 298.
Фиг. *2*. То же. Коньковая чешуя, × 1. Оттуда же. Pi 193.
Фиг. *3*. *Tartuosteus* (?) *luhai* Mark-Kurik. Кожные зубы и тессеры дорзальной пластинки, × 6. Хааслава; ср. девон, арукюльские слои. Pi 160.

## ТАБЛИЦА XXIV

Фиг. *1*. *Tartuosteus maximus* Mark-Kurik. Тессера, × 1. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 189.
Фиг. *2*. То же. Чешуя, × 1. Оттуда же. Pi 191.
Фиг. *3*. То же. Чешуя ? × 1. Оттуда же. Pi 190.
Фиг. *4*. *Tartuosteus* (?) *luhai* Mark-Kurik. Голотип, кожные зубы бранхиальной пластинки. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона, × 6. Хааслава; ср. девон, арукюльские слои. Pi 137.

## ТАБЛИЦА XXV

Фиг. *1*. *Pycnosteus palaeformis* Preobr. Кожные зубы вентральной пластинки, × 5,5. Тарту; ср. девон, арукюльские слои. Pi 101.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы вентральной пластинки голотипа, × 6. Арукюла; ср. девон, арукюльские слои. Pi 102 (оригинал: Преображенский, 1911, табл. I; фиг. 1—5).

Фиг. *3*. То же. Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Тяхтвере (Тарту); ср. девон, арукюльские слои. Pi 104.

## ТАБЛИЦА XXVI

Фиг. *1*. *Pycnosteus palaeformis* Preobr. Кожные зубы на заднем краю дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Чудское оз., Калласте; ср. девон, арукюльские слои. Pi 261.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы медиальной части дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Оредеж, Новопетровское; ср. девон, арукюльские слои. ПИН, № 220/575.

Фиг. *3*. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon). Неотип, бранхиальная пластинка, × 2. Буртниеки; ср. девон, буртниекские слои. ПИН, № 2442/4.

## ТАБЛИЦА XXVII

Фиг. *1*. *Pycnosteus pauli* Mark. Кожные зубы бранхиальной пластинки, × 6. Оз. Выртсъярв, Тамме; ср. девон, арукюльские слои. Pi 124.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы средней пластинки, × 6. Лемовжа, Хотнежи; ср. девон, арукюльские слои. ПИН, № 220/473.

Фиг. *3*. То же. Нормальные и вторичные (налево) кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Оз. Выртсъярв, Тамме; ср. девон, арукюльские слои. Pi 112.

## ТАБЛИЦА XXVIII

Фиг. *1*. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon). Кожные зубы вентральной пластинки, × 6. Р. Салаца, Мерниеки; ср. девон, буртниекские слои. Геол. музей Латв. ун-та, Рига.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы бранхиальной пластинки, × 6. Буртниеки ?; ср. девон, буртниекские слои. ПИН, № 2443/40.

Фиг. *3*. То же. Правая медиальная маргинальная пластинка. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона, × 1. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 736.

## ТАБЛИЦА XXIX

Фиг. *1*. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon). Бранхиальная пластинка, краевые кожные зубы, × 6. Буртниеки ?; ср. девон, буртниекские слои. ПИН, № 2443/98.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Р. Ыхне, Хярма; ср. девон, буртниекские слои. Pi 123.

## ТАБЛИЦА XXX

Фиг. *1*. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon). Коньковая чешуя, × 1. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 268.

Фиг. *2*. То же. Коньковая чешуя, наверху царапина, × 6. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 126.

Фиг. *3*. То же. Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 121.

Фиг. *4*. То же. Чешуя, × 1. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 269.

## ТАБЛИЦА XXXI

Фиг. *1*. *Ganosteus artus* Mark-Kurik. Голотип, кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Оз. Выртсъярв, Тамме; ср. девон, арукюльские слои. Pi 129.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Хааслава; ср. девон, арукюльские слои. Pi 132.

Фиг. *3*. То же. Кожные зубы около края вырезки на внутренней стороне вентральной пластинки, × 6. Оз. Выртсъярв, Тамме; ср. девон, арукюльские слои. Pi 128.

Фиг. *4*. То же. Чешуя, × 1. Тамме ?. Pi 200.

## ТАБЛИЦА XXXII

Фиг. *1*. *Ganosteus stellatus* Rohon. Край бранхиальной пластинки с вторичными кожными зубами, × 2. Р. Ёглина, Приксина мельн.; ср. девон, буртниекские слои. ПИН, № 220/507.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы фрагмента пластинки, × 6. Р. Абава, хут. Леей; ср. девон, буртниекские слои. ПИН.

## ТАБЛИЦА XXXIII

Фиг. *1*. *Ganosteus stellatus* Rohon. Латеральный конец бранхиальной пластинки с неправильными кожными зубами, × 6. Р. Ёглина, Приксина мельн.; ср. девон, буртниекские слои. ПИН, № 220/456.

Фиг. *2*. То же. Неотип, фрагмент средней пластинки, × 2. Р. Ёглина, мельн. Теппо; ср. девон, буртниекские слои. ПИН, № 220/506.

Фиг. *3*. То же. Тессера, × 1. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 287.

Фиг. *4*. То же. Коньковая чешуя, × 1. Р. Абава, Леей; ср. девон, буртниекские слои. ПИН, № 1491/14.

Фиг. *5*. То же. Коньковая чешуя, × 1. Оттуда же. ПИН, № 1491/15.

Фиг. *6*. То же. Чешуя, × 2. Оттуда же. Pi 227.

## ТАБЛИЦА XXXIV

Фиг. *1*. *Ganosteus stellatus* Rohon. Бранхиальная пластинка. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона, × 3/4. Р. Абава, Леей; ср. девон, буртниекские слои. ПИН, № 1491/8.

Фиг. *2*. То же. Левая корнуальная пластинка, × 1. Р. Салаца ниже Мазсалацы; ср. девон, буртниекские слои. Pi 174.

## ТАБЛИЦА XXXV

Фиг. *1*. *Ganosteus stellatus* Rohon. Кожные зубы бранхиальной пластинки, × 6. Р. Абава, Леей; ср. девон, буртниекские слои. Pi 176.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы корнуальной пластинки, × 6. Салаца ниже Мазсалацы; ср. девон, буртниекские слои. Pi 174.

## ТАБЛИЦА XXXVI

Фиг. *1*. *Psammolepis proia* Mark-Kurik. Голотип, вентральная пластинка. *а* — тессеры, × 1; *б* — кожные зубы, × 6. Оз. Выртсъярв, Тамме; ср. девон, арукюльские слои. Pi 148.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы дорзальной пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 151.

## ТАБЛИЦА XXXVII

Фиг. *1*. *Psammolepis proia* Mark-Kurik. Кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Оз. Выртсъярв, Тамме; ср. девон, арукюльские слои. Pi 166.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Тамме ?, Pi 167.

Фиг. *3*. То же. Кожные зубы корнуальной пластинки, × 6. Оз. Выртсъярв, Тамме; ср. девон, арукюльские слои. Pi 165.

## ТАБЛИЦА XXXVIII

Фиг. *1*. *Psammolepis abavica* Mark-Kurik. Голотип, кожные зубы бранхиальной пластинки. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона, × 6. Р. Абава, Леей; ср. девон, буртниекские слои. Pi 168.

Фиг. *2*. То же. Фрагмент бранхиальной пластинки с откушенным наружным углом, × 1. Оттуда же. Pi 170.

Фиг. *3*. То же. Пинеальная пластинка, внутренняя сторона, × 1. Оттуда же. ПИН, № 1491/29.

## ТАБЛИЦА XXXIX

Фиг. *1*. *Psammolepis abavica* Mark-Kurik. Дорзальная сторона бранхиальной пластинки (табл. XXXVIII, фиг. 2), вторичные кожные зубы в области укуса, × 6. Р. Абава, Леей; ср. девон, буртниекские слои. Pi 170.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы дорзальной пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 169.

## ТАБЛИЦА XL

Фиг. *1*. *Psammolepis abavica* Mark-Kurik. Кожные зубы вентральной пластинки, × 6. Р. Абава, Леей; ср. девон, буртниекские слои. ПИН, № 1491/4.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Оттуда же. Pi 230.
Фиг. *3*. То же. Кожные зубы чешуи, × 6. Оттуда же. Pi 179.

## ТАБЛИЦА XLI

Фиг. *1*. *Psammolepis paradoxa* Ag. Неотип, кожные зубы вентральной пластинки, × 6,5. В. девон, гауйские слои. Геол. музей ун-та, Берлин (оригинал: Gross, 1930, табл. I, фиг. 3).
Фиг. *2*. То же. Тессеры дорзальной пластинки, × 1. Р. Гауя, в. девон, гауйские слои. Палеонт. музей, Осло; A 172 (оригинал: Heintz, 1957, табл. 17, фиг. 1).
Фиг. *3*. То же. Орбитальная пластинка, × 1. Р. Брасла, Страупе; в. девон, гауйские слои. Pi 246.

## ТАБЛИЦА XLII

Фиг. *1*. *Psammolepis paradoxa* Ag. Край тессер, × 6. Геол. музей Латв. ун-та, Рига.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы вентральной стороны бранхиальной пластинки, × 6. В. девон, гауйские слои. Геол. музей ун-та, Берлин (оригинал: Gross, 1930, табл. I, фиг. 6).
Фиг. *3*. То же. Коньковая чешуя, × 1. Р. Гауя, Эрмани; в. девон, гауйские слои. Pi 742.
Фиг. *4*. То же. Коньковая чешуя, × 1. Р. Гауя ниже устья р. Рауны; в. девон, гауйские слои. Pi 235.

## ТАБЛИЦА XLIII

Фиг. *1*. *Psammolepis paradoxa* Ag. Тессеры, × 6. Р. Гауя, Инчукалнс; в. девон, гауйские слои. ПИН, № 2443/27.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. В. девон, гауйские слои. Геол. музей ун-та, Берлин (оригинал: Gross, 1930; табл. I, фиг. 6).

Фиг. *3*. То же. Кожные зубы вентральной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Р. Гауя, Инчукалнс; в. девон, гауйские слои. ПИН, № 2443/8.

## ТАБЛИЦА XLIV

Фиг. *1*. *Psammolepis paradoxa* Ag. Бранхиальная пластинка, наружный угол откушен, × 1. Геол. музей ун-та, Рига.

Фиг. *2*. То же. Коньковая чешуя, × 2. *а* — внешняя, *б* — внутренняя сторона. Р. Гауя; в. девон, гауйские слои. Горный музей, Ленинград, № 20/119.

Фиг. *3—5*. То же. Чешуи, × 1. В. девон, гауйские слои (оригиналы: Gross, 1933а; табл. II, фиг. 8—10).

## ТАБЛИЦА XLV

Фиг. *1—3*. *Psammolepis paradoxa* Ag. Коньковые чешуи с внешней (*а*) и внутренней (*б*) стороны, × 2. Р. Гауя; в. девон, гауйские слои. Горный музей, Ленинград, № 20/119.

## ТАБЛИЦА XLVI

Фиг. *1*. *Psammolepis paradoxa* Ag., Кожные зубы чешуи, × 6. Р. Брасла, Страупе; в. девон, гауйские слои. Pi 178.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы чешуи, × 6. Оттуда же. Pi 177.
Фиг. *3*. *Psammolepis alata* Mark-Kurik. Кожные зубы вентральной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Инчукалнс ? ПИН, № 2443/15.

## ТАБЛИЦА XLVII

Фиг. *1*. *Psammolepis alata* Mark-Kurik. Голотип, кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Р. Гауя, обнажение между Сигулдой и Инчукалнсом, выше «Чертовой пещеры»; в. девон, гауйские слои. Pi 258.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы дорзальной пластинки, × 6. Р. Брасла, обн. выше электростанции; в. девон, гауйские слои. Pi 257.

## ТАБЛИЦА XLVIII

Фиг. *1*. *Psammolepis alata* Mark-Kurik. Кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Р. Пиуза, Йыкси; в. девон, гауйские слои. Pi 173.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы вентральной пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 172.
Фиг. *3*. То же. Кожные зубы вентральной пластинки, × 6. Инчукалнс ? ПИН, № 2443/37.

## ТАБЛИЦА XLIX

Фиг. *1*. *Psammolepis alata* Mark-Kurik. Дорзальная пластинка, кожные зубы центральной (*а*) и краевой (*б*) части, × 6. Р. Шяшупис; в. девон, швянтойский горизонт. Геол. ин-т, Вильнюс, № 5—1213.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Р. Пиуза, Йыкси; в. девон, гауйские слои. Pi 182.

## ТАБЛИЦА L

Фиг. *1*. *Psammolepis heteraster* Gross. Бранхиальная пластинка, кожные зубы дорзальной (*а*) и вентральной (*б*) стороны, × 6. Р. Пиуза, Йыкси; в. девон, гауйские слои. Pi 171.

Фиг. *2*. То же. Голотип, кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 5,5. Р. Гауя; в. девон, гауйские слои. Геол. музей ун-та, Берлин (оригинал: Gross, 1933a, табл. I, фиг. 2).

## ТАБЛИЦА LI

Фиг. *1*. *Psammolepis venyukovi* Obr. Голотип, бранхиальная пластинка. *а* — кожные зубы вентральной стороны, × 6; *б* — вторичные кожные зубы на той же стороне, × 1. Р. Пиуза, Йыкси; в. девон, гауйские слои. Pi 240.

Фиг. *2*. То же. Бранхиальная пластинка, вентральная сторона, × 6. Р. Оредеж, Красная Слуда; в. девон, аматские слои. ПИН, № 220/528.

## ТАБЛИЦА LII

Фиг. *1*. *Psammolepis venyukovi* Obr. Бранхиальная пластинка, × 1. *а* — откушенный наружный угол; *б* — вентральная сторона, передний угол со следом укуса. Р. Пиуза, Йыкси; в. девон, гауйские слои. Pi 239.
Фиг. *2*. То же. Центр роста дорзальной пластинки, × 1. Оттуда же. Pi 237.
Фиг. *3*. То же. След зуба кистеперой рыбы на дорзальной пластинке, × 1. *а* — внешняя сторона, *б* — внутренняя сторона. Оттуда же. Pi 238.

## ТАБЛИЦА LIII

Фиг. *1*. *Psammolepis venyukovi* Obr. Ростральная пластинка с внешней (*а*) и с внутренней (б) стороны, × 1. Р. Пиуза, Йыкси; в. девон, гауйские слои. Pi 186.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Оттуда же. Pi 181.
Фиг. *3*. То же. Чешуя, × 1. Оттуда же. Pi 245.

## ТАБЛИЦА LIV

Фиг. *1*. *Psammolepis venyukovi* Obr. Дорзальная пластинка. *а* — тессеры, × 1; *б* — нормальные и вторичные кожные зубы, × 6. Р. Пиуза, Йыкси; в. девон, гауйские слои. Pi 180.
Фиг. *2*. То же. Тессеры фрагмента дорзальной пластинки, × 6. Р. Оредеж, Красная Слуда; в. девон, аматские слои. ПИН, № 220/405.

## ТАБЛИЦА LV

Фиг. *1*. *Psammolepis venyukovi* Obr. Вентральная пластинка. *а* — × 1, *б* — × 6. Р. Оредеж, Красная Слуда; в. девон, аматские слои. ПИН № 220/398.

## ТАБЛИЦА LVI

Фиг. *1*. *Psammolepis undulata* (Ag.). Неотип, кожные зубы бранхиальной пластинки, × 6. Р. Гауя, Тюте; в. девон, аматские слои. Геол. музей ун-та, Берлин.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Оттуда же. Pi 289.

## ТАБЛИЦА LVII

Фиг. *1*. *Psammolepis undulata* (Ag.). Фрагмент бранхиальной пластинки, дорзальная сторона, × 2. Р. Гауя. Горный музей, Ленинград, № 22/119.
Фиг. *2*. То же. Кожные зубы бранхиальной пластинки. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона, × 6. Р. Армона; в. девон, швянтойский горизонт. ГИ, Вильнюс, № 5—1214.

## ТАБЛИЦА LVIII

Фиг. *1*. *Psammolepis undulata* (Ag.). Фрагмент бранхиальной пластинки, вентральная сторона, × 2. Р. Гауя. Горный музей, Ленинград, № 22/119 (дорзальная сторона на табл. LVII, фиг. 1).

Фиг. *2*. То же. Бранхиальная пластинка молодой особи, × 1; *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Р. Амата ниже моста Рижского шоссе; в. девон, аматские слои. Pi 251.

Фиг. *3*. То же. Кожные зубы дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Тиман, р. Цильма; в. девон, косминские слои. ПИН, № 220/821.

## ТАБЛИЦА LIX

Фиг. *1*. *Psammolepis undulata* (Ag.). Кожные зубы вентральной ? стороны бранхиальной пластинки, × 6. Тиман, р. Цильма; в. девон, косминские слои. ПИН, № 220/824.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы у заднего края бранхиальной пластинки налево, × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/817.

Фиг. *3*. То же. Кожные зубы дорзальной пластинки, × 6. Р. Армона; в. девон, швянтойский горизонт. Геол. ин-т, Вильнюс, № 5—1210.

## ТАБЛИЦА LX

Фиг. *1*. *Psammolepis undulata* (Ag.). Кожные зубы дорзальной пластинки, × 6. Р. Гауя, Тюте; в. девон, аматские слои. Pi 184.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Оттуда же. Геол. музей ун-та, Берлин (оригинал: Gross, 1933, табл. I, фиг. 3).

Фиг. *3*. То же. Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Оттуда же. Pi 183.

Фиг. *4*. *Psammolepis* (?) sp. Левая орбитальная пластинка, × 2. Р. Пялиша; в. девон, швянтойский горизонт. ГИ, Вильнюс, № 5—1216.

Фиг. *5*. То же. Орбитальная пластинка, внутренняя сторона, × 2. Оттуда же. ГИ, Вильнюс, № 5—1223.

## ТАБЛИЦА LXI

Фиг. *1*. *Psammolepis undulata* (Ag.). Кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Р. Великая, дер. Писковичи; в. девон, аматские слои. ПИН, № 220/403.

Фиг. *2*. *Psammolepis* (?) sp. Дорзальная пластинка, кожные зубы центральной (*а*) и краевой (*б*) части, × 6. Р. Пялиша; в. девон, швянтойский горизонт. ГИ, Вильнюс, № 5—1217.

## ТАБЛИЦА LXII

Фиг. *1*. *Psammolepis* (?) sp. Пинеальная пластинка и тессеры передней части дорзальной пластинки, × 2. Р. Пялиша; в. девон, швянтойский горизонт. ГИ, Вильнюс, № 5-1217.

Фиг. *2*. То же. Бранхиальная пластинка. *а* — × 1; *б* — кожные зубы дорзальной стороны, × 6; *в* — кожные зубы вентральной стороны, × 6. Оттуда же. ГИ, Вильнюс, № 5-1211.

## ТАБЛИЦА LXIII

Фиг. *1*. *Psammosteus bergi* (Obr.). Голотип, гребешки бранхиальной пластинки, × 6. Р. Ёглина, мельн. Теппо; ср. девон, буртниекские слои. ПИН, № 220/504.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы в передней части дорзальной стороны бранхиальной пластинки, × 6. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 149.

Фиг. *3*. То же. Бранхиальная пластинка молодой особи, вентральная сторона, × 1. Оттуда же. Pi 723.

## ТАБЛИЦА LXIV

Фиг. *1. Psammosteus bergi* (Obr.). Бранхиальная пластинка, гребешки и вторичные кожные зубы, × 6. Каркси; ср. девон, буртниекские слои. Pi 199.
Фиг. *2.* То же. Дорзальная пластинка, следы тессер и каналы боковой линии, × 1. Оттуда же. Pi 161.
Фиг. *3.* То же. Коньковая чешуя, × 3. Р. Ёглина; ср. девон, буртниекские слои. ПИН, № 220/503.

## ТАБЛИЦА LXV

*Psammosteus* sp. 1. Бранхиальная пластинка, кожные зубы вентральной стороны, × 6. Р. Салаца, Мазсалаца; ср. девон, буртниекские слои. Pi 253 (оригинал: Gross, 1942, рис. 1).

## ТАБЛИЦА LXVI

Фиг. *1. Psammolepis* sp. 1. Тессеры средней пластинки. *а* — × 1, *б* — × 6. Р. Оредеж, дер. Бутково; в. девон, старицкие слои. ПИН, № 220/430.
Фиг. *2. Psammosteus* sp. 2. Тессеры. *а* — × 1; *б* — × 6. Р. Оредеж, с. Ям-Тесово; в. девон, старицкие слои. ПИН, № 220/378.

## ТАБЛИЦА LXVII

Фиг. *1*. *Psammosteus* cf. *praecursor* Obr. Бранхиальная пластинка, дорзальная сторона, × 1 (оригинал *Psammosteus arenatus*, Rohon, 1901, рис. 4). Тиман, р. Цильма, ниже устья Рудянки; в. девон, косминские слои. ПИН, № 220/836, колл. Ф. Н. Чернышева.

Фиг. *2*. *Psammosteus praecursor* Obr. Коньковая чешуя, × 1. Р. Оредеж, с. Ям-Тесово; в. девон, старицкие слои. ЦНИГР музей, колл. Л. А. Истратовой.

Фиг. *3*. То же. Бранхиальная пластинка, × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/413.

Фиг. *4*. То же. Дистальный конец бранхиальной пластинки, × 6. Оттуда же. ПИН, № 328/9.

Фиг. *5*. То же. Вентральная сторона бранхиальной пластинки, × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/410.

## ТАБЛИЦА LXVIII

Фиг. *1*. *Psammosteus* cf. *praecursor* Obr. Вентральная пластинка, × 1/3. Р. Оредеж, с. Ям-Тесово; в. девон, старицкие слои. ЦНИГР музей, колл. Л. А. Истратовой.

Фиг. *2*. То же. × 1/3. Оттуда же. ЦНИГР музей, колл. Л. А. Истратовой.

Фиг. *3*. *Psammosteus praecursor* Obr. Коньковая чешуя, × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/391.

Фиг. *4*. То же. × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/389.

## ТАБЛИЦА LXIX

Фиг. *1*. *Psammosteus praecursor* Obr. Бранхиальная пластинка, вентральная сторона, × 1. Р. Оредеж, с. Ям-Тесово; в. девон, старицкие слои. ПИН, № 220/412.

Фиг. *2*. То же. Голотип. *а* — вентральная сторона, × 0,75; *б* — дистальные кожные зубы дорзальной стороны, × 6, *в* — то же, проксимальные кожные зубы, × 6. Оттуда же. ПИН, № 200/384, колл. Л. А. Истратовой.

## ТАБЛИЦА LXX

Фиг. *1*. *Psammosteus* cf. *maeandrinus* Ag. Тессеры, × 6. Р. Сясь, Монцево; в. девон, снетогорские ? слои. ПИН, № 222/257.
Фиг. *2*. *Psammosteus* cf. *maeandrinus* Ag. Чешуя, × 6. Онежское оз., Андомская гора, снетогорские ? слои. ПИН, № 220/536.
Фиг. *3*. *Psammosteus maeandrinus* Ag. Бранхиальная пластинка, дорзальная сторона, × 1. Оттуда же. ПИН, № 220/684, колл. И. И. Дикаревского.

## ТАБЛИЦА LXXI

Фиг. *1*. *Psammosteus maeandrinus* Ag. Бранхиальная пластинка, дорзальная сторона, *а* — × 1; *б* — дистальная часть, × 6; *в* — проксимальная часть, × 6. Р. Сясь, Монцево; в. девон, снетогорские ? слои. ПИН, № 220/802.

## ТАБЛИЦА LXXII

Фиг. *1*. *Psammosteus praecursor* Obr. Чешуя, × 6. Р. Даугава против Паста-муйжа; в. девон, аматские слои. ПИН, № 1737/18.
Фиг. *2*. *Psammosteus* cf. *maeandrinus* Ag. Коньковая чешуя (оригинал: Asterolepis (?), В. Н. Вебер, 1924, стр. 135). Р. Свирь, «Долгая гора»; в. девон, снетогорские ? слои. ЦНИГР музей, колл. В. Н. Вебера.
Фиг. *3*. *Psammosteus* cf. *maeandrinus* Ag. Бранхиальная пластинка с гладкими гребешками, × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/300, колл. В. Н. Вебера.
Фиг. *4*. *Psammosteus* cf. *praecursor* Obr. Тессеры, × 6. Р. Сясь, Монцево; в. девон, аматские слои. ПИН, № 220/301.

## ТАБЛИЦА LXXIII

Фиг. *1*. *Psammosteus levis* Obr. Голотип, бранхиальная пластинка, дистальная часть. *а* — вентральная сторона, × 2; *б* — дорзальная сторона, × 6. Онежское оз., Андомская гора; в. девон, снетогорские ? слои. ПИН № 220/635, колл. М. Б. Едемского.

Фиг. *2*. То же. Паратип, проксимальная часть, дорзальная ? сторона. *а* — × 2; *б* — × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/635а, колл. М. Б. Едемского.

Фиг. *3*. То же. Чешуя, × 2. Оттуда же. ПИН, № 220/842.

## ТАБЛИЦА LXXIV

Фиг. *1*. *Psammosteus levis* Obr. Коньковая чешуя. *а* — × 1, *б* — × 6. Р. Великая, дер. Писковичи; в. девон, подснетогорские слои. ПИН, № 220/403.

Фиг. *2*. *Psammosteus tchernovi* Obr. Бранхиальная пластинка. *а* — дорзальная сторона, × 1; *б* — вентральная сторона, × 6. Северный Тиман, Северный Каменный ручей; в. девон, верхи среднефранского подъяруса. ПИН, № 220/830, колл. А. А. Чернова.

## ТАБЛИЦА LXXV

Фиг. *1*. *Psammosteus asper* Obr. Голотип, бранхиальная пластинка, дорзальная сторона. *а* — × 1, *б* — × 6. Р. Сясь, Монцево; в. девон, аматские слои. ПИН, № 220/771.

Фиг. *2*. То же. Дорзальная пластинка, × 1/2. Оттуда же. ПИН, № 1634/10.

Фиг. *3*. То же. Тессеры, × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/751.

## ТАБЛИЦА LXXIX

Фиг. *1*. *Psammosteus megalopteryx* (Trd). Неотип, бранхиальная пластинка, дорзальная сторона, × 0,5. Р. Сясь, дер. Столбово; в. девон, шелонские слои. ПИН, № 220/325.

Фиг. *2*. То же. Дорзальная пластинка молодой особи, × 2/3. Оттуда же. ПИН, № 220/545.

Фиг. *3*. То же. Бранхиальная пластинка узкого типа, × 1,2. Р. Сясь, дер. Гверстовка; в. девон, шелонские слои. ПИН, № 220/69 (см. табл. LXXXVI, фиг. 1).

## ТАБЛИЦА LXXX

Фиг. *1*. *Psammosteus megalopteryx* (Trd). Бранхиальная пластинка молодой особи, узкого типа, × 1,25. Р. Сясь, дер. Столбово; в. девон, шелонские слои. ПИН, № 220/157.

Фиг. *2*. То же. Дорзальная пластинка крупной особи, × 1/3. Р. Сясь, дер. Стрельна; в. девон, шелонские слои. ЦНИГР музей.

Фиг. *3*. То же. Чешуи и коньковая чешуя. *а* — × 1; *б* — кожные зубы коньковой чешуи, × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/302.

## ТАБЛИЦА LXXXI

Фиг. *1*. *Psammosteus megalopteryx* (Trd). Кожные зубы бранхиальной пластинки узкого типа, × 6; *а* — вентральная, *б* — дорзальная сторона. Р. Сясь, дер. Стрельна; в. девон, шелонские слои. ПИН, № 220/104.

## ТАБЛИЦА LXXXII

Фиг. *1*. *Psammosteus megalopteryx* (Trd). Кожные зубы бранхиальной пластинки, × 6. *а* — дорзальная, *б* — вентральная сторона. Р. Сясь, дер. Стрельна; в. девон, шелонские слои. ПИН, № 22/91.

## ТАБЛИЦА LXXXIII

Фиг. *1—3*. *Psammosteus megalopteryx* (Trd). Вариации в рисунке кожных зубов на бранхиальных пластинках, × 6. *1* — дорзальная сторона. Мелкие кожные зубы среди крупных, как у *Ps. praecursor*. Р. Сясь, дер. Прокшенцы. ПИН, № 220/838. *2* — вентральная сторона. Кожные зубы с длинными проксимальными отростками, как у *Ps. falcatus* (табл. LXXXVII, фиг. 1*в*). Р. Сясь, дер. Столбово. ПИН, № 220/122. *3* — дорзальная сторона. Кожные зубы с вытянутыми ветвистыми отростками, как у *Ps. tenuis* (табл. XCI, фиг. 1*б*). Оттуда же; в. девон, шелонские слои.

## ТАБЛИЦА LXXXIV

Фиг. *1*. *Psammosteus megalopteryx* (Trd). Бранхиальная пластинка молодой особи, вентральная сторона, × 2. Р. Сясь, дер. Столбово; в. девон, шелонские слои. ПИН, № 220/326.

Фиг. *2*. То же. Дистальный конец коньковой чешуи, × 6. Оттуда же. ПИН, № 220/14.

Фиг. *3*. То же. Граница кожных зубов на вентральной стороне бранхиальной пластинки, × 2. Оттуда же. ПИН, № 220/44.

## ТАБЛИЦА LXXXV

Фиг. *1*. *Psammosteus megalopteryx* (Trd). Чешуи и часть коньковой чешуи, × 6. Р. Сясь, дер. Столбово; в. девон, шелонские слои. ПИН, № 220/539.

Фиг. *2*. *Psammolepis* sp. 2. Тессеры, × 6. Р. Сясь, хут. Монцево, снетогорские ? слои. ПИН, № 54/144.

## ТАБЛИЦА LXXXVI

Фиг. *1*. *Psammosteus megalopteryx* (Trd). Кожные зубы бранхиальной пластинки узкого типа, × 6. Р. Сясь, дер. Гверстовка; в. девон, шелонские слои. ПИН, № 220/69. См. табл. LXXIX, фиг. 3.

Фиг. *2*. *Psammosteus* cf. *maeandrinus* Ag. Пинеальная пластинка, × 6. *а* — сбоку, *б* — сверху. Р. Пидьма (правый приток Свири); в. девон, снетогорские ? слои. ПИН, № 220/843, колл. В. Н. Вебера.

Фиг. *3*. *Psammosteus bystrowi* Obr. Голотип, бранхиальная пластинка. *а* — латеральный? край, × 1; *б* — дорзальная? сторона, × 1; *в* — кожные зубы вентральной? стороны, × 6; *г* — кожные зубы дорзальной? стороны, × 6. Северная Земля, о-в Октябрьской Революции; в. девон, вавиловская свита. ПИН, № 220/839, колл. Б. Х. Егиазарова.

## ТАБЛИЦА LXXXVII

Фиг. *1*. *Psammosteus falcatus* Gross. Бранхиальная пластинка, вентральная сторона. *а* — × 0,75, *б* — × 6. Р. Ловать, д. Лука; в. девон, надснежские слои. ПИН, № 220/327.

Фиг. *2*. То же. Кожные зубы бранхиальной пластинки, × 6. Р. Ловать, дер. Рахлицы; в. девон, надснежские слои. ПИН, № 220/322.

## ТАБЛИЦА LXXXVIII

Фиг. *1*. *Psammosteus falcatus* Gross. Голотип, бранхиальная пластинка, вентральная сторона, × 0,5 (оригинал: Gross, 1942, рис. 3B). Р. Абава, Velna ala («Чертова пещера»); в. девон, горизонт *e*. Геол. музей Латв. гос. ун-та, Рига, колл. Р. Кампе.

Фиг. *2*. То же. Средняя пластинка с остатками тессер, × 6. Р. Ловать, дер. Рахлицы; в. девон, надснежские слои. ПИН, № 220/321.

## ТАБЛИЦА LXXXIX

Фиг. *1—3*. *Psammosteus falcatus* Gross. Свободные тессеры, × 6. Р. Ловать, между дер. Коломна и Рахлицы; в. девон, надснежские слои. ПИН, № 220/840 (фиг. 1), 841 (фиг. 2), 842 (фиг. 3), колл. И. А. Победенного.

Фиг. *4*. То же. Дистальный конец бранхиальной пластинки, × 6. Р. Мста, дер. Полосы; в. девон, надснежские слои. ПИН, № 220/343.

Фиг. *5*. То же. Бранхиальная пластинка, дорзальная сторона. *а* — × 1; *б* — × 6. Р. Ловать, дер. Кулаково; в. девон, надснежские слои. ПИН, № 220/324.

## ТАБЛИЦА XC

Фиг. *1*. *Psammosteus falcatus* Gross. Дистальный конец бранхиальной пластинки, дорзальная сторона, × 6. Р. Б. Тудер, дер. Медово. ПИН, № 220/336, кол. И. В. Даниловского.

Фиг. *2*. *Psammosteus tenuis* Obr. Кожные зубы бранхиальной пластинки, × 6. Р. Мста, дер. Конец; в. девон, надснежские? слои. ПИН, № 220/344, колл. Р. Ф. Геккера.

## ТАБЛИЦА XCI

Фиг. *1. Psammosteus tenuis* Obr. Голотип, бранхиальная пластинка, вентральная сторона. *а* — × 1, *б* и *в* — × 6. Р. Мста, дер. Дубовицы — Раменье; в. девон, надснежские? слои. ПИН, № 220/353, колл. Р. Ф. Геккера.

## ТАБЛИЦА XCII

Фиг. *1. Tartuosteus ? ornatus* (Rohon). Голотип, бранхиальная пластинка, вентральная сторона. *а* — × 2/3, *б* — кожные зубы проксимальной части, × 6. Тиман, р. Цильма; в. девон, косминские слои. ПИН, № 220/818, колл. Ф. Н. Чернышева.

Фиг. *2. Karelosteus weberi* Obr. Голотип, бранхиальная пластинка, дорзальная сторона, × 1. Р. Святуха (левый приток Свири); в. девон. ЦНИГР музей, № 4014/1, колл. В. В. Вебера.

Фиг. *3. Psammosteus megalopteryx* (Trd). Бранхиальная пластинка, стертая до тессер вентральной стороны. Р. Сясь, дер. Столбово; в. девон, шелонские слои. ПИН, № 220/837, колл. А. А. Эрлангера.

## ТАБЛИЦА XCIII

Фиг. *1. Karelosteus weberi* Obr. Голотип, кожные зубы бранхиальной пластинки, × 6. Р. Святуха (левый приток Свири); в. девон. ЦНИГР музей, № 4014/1, колл. В. В. Вебера. См. табл. XCII, фиг. 2.

Фиг. *2. Psammosteus pectinatus* Obr. Голотип, бранхиальная пластинка. *а* — дорзальная сторона, × 1; *б* — вентральная сторона, × 6. Р. Шелонь, дер. Теребони; в. девон, шелонские слои. ПИН, № 220/259.

## ТАБЛИЦА XCIV

Фиг. *1. Psammosteus livonicus* Obr. Голотип, бранхиальная пластинка молодой особи. *а* — вентральная сторона, × 1; *б* — кожные зубы дорзальной стороны × 6. Р. Даугава, против Паста-муйжа; в. девон, аматские слои. ПИН, № 1737/7.

Фиг. *2.* То же. Крупный экземпляр, вентральная сторона, кожные зубы в области укуса, × 6. Оттуда же. ПИН, № 1737/8.

Фиг. *3. Psammosteus megalopteryx* (Trd). Край средней пластинки, × 1. Р. Сясь, Столбово; в. девон, шелонские слои. ПИН, № 220/363.

## ОГЛАВЛЕНИЕ


Предисловие . . . . . 5

I. История изучения псаммостеид . . . . . 6

II. Морфология псаммостеид . . . . . 23

1. Строение и реконструкция *Drepanaspis gemuendenensis* . . . . . —
2. Сравнительное описание элементов наружного скелета псаммостеид 41
3. Реконструкция псаммостеид и характеристика родов . . . . . 51
4. Явления роста и стирания в панцире псаммостеид . . . . . 55

III. Биология псаммостеид . . . . . 61

IV. Эволюция псаммостеид . . . . . 64

V. Вертикальное и горизонтальное распространение остатков псаммостеид и условия их захоронения . . . . . 68

VI. Описание псаммостеид . . . . . 80

Род *Schizosteus* Obruchev . . . . . —

*Schizosteus heterolepis* (Preobrazhensky) . . . . . 81
„ *toriensis* Mark-Kurik n. sp. . . . . 85
„ *splendens* (Eichwald) . . . . . 87
„ *striatus* (Gross) . . . . . 96
„ *asatkini* Obruchev . . . . . 108

Род *Tartuosteus* Obruchev . . . . . 110

*Tartuosteus giganteus* (Gross) . . . . . 111
„ *maximus* Mark-Kurik n. sp. . . . . 118
„ (?) *luhai* Mark-Kurik n. sp. . . . . 129
„ (?) *ornatus* (Rohon) . . . . . 132

Род *Pycnosteus* Preobrazhensky . . . . . 133

*Pycnosteus palaeformis* Preobrazhensky . . . . . 135
„ *pauli* Mark . . . . . 138
„ *tuberculatus* (Rohon) . . . . . 140

Род *Ganosteus* Rohon . . . . . 148

*Ganosteus artus* Mark-Kurik n. sp. . . . . 149
„ *stellatus Rohon* . . . . . 152

Род *Psammolepis* Agassiz . . . . . 162

*Psammolepis proia* Mark-Kurik n. sp. . . . . 164
„ *abavica* Mark-Kurik n. sp. . . . . 169
„ *paradoxa* Agassiz . . . . . 173
„ *alata* Mark-Kurik n. sp. . . . . 184
„ *heteraster* Gross . . . . . 190
„ *venyukovi* Obruchev n. sp. . . . . 191
„ *undulata* (Agassiz) . . . . . 201
„ sp. 1 . . . . . 211
„ sp. 2 . . . . . —
„ (?) sp. . . . . 212

Род *Psammosteus* Agassiz . . . . . 215
*Psammosteus bergi* (Obruchev) . . . . . 219
„ sp. 1 . . . . . 226
„ *praecursor* Obruchev . . . . . 228
„ *maeandrinus* Agassiz . . . . . 231
„ *levis* Obruchev n. sp. . . . . 237
„ *livonicus* Obruchev n. sp. . . . . 238
„ *cuneatus* Obruchev n. sp. . . . . 239
„ sp. 2 . . . . . —
„ *bystrowi* Obruchev n. sp. . . . . 240
„ *asper* Obruchev n. sp. . . . . —
„ *pectinatus* Obruchev n. sp. . . . . 242
„ *tchernovi* Obruchev n. sp. . . . . —
„ *megalopteryx* (Trautschold) . . . . . 244
„ *falcatus* Gross . . . . . 250
„ *tenuis* Obruchev nom. nov. . . . . 254
Род *Karelosteus* Obruchev . . . . . 255
*Karelosteus weberi* Obruchev . . . . . 256
VII. Микростроение некоторых *Psammosteida*. Л. И. Новицкая . . . . . 257
Литература . . . . . 283
NSVL devoni psammosteiidid (Agnatha, Psammosteidae). *Resümee* . . . . . 290
Devonian psammosteids (Agnatha, Psammosteidae) of the USSR. *Summary* . . 291
Таблицы I—XCIV . . . . . 305

Обручев Дмитрий Владимирович и Марк-Курик Эльга Юлиусовна
ПСАММОСТЕИДЫ (AGNATHA, PSAMMOSTEIDAE) ДЕВОНА СССР
На русском, эстонском и английском языках
Редакционно-издательский совет
Академии наук Эстонской ССР
Таллин, ул. Сакала, 3
*
Редактор РИСО А. Скворцова. Технический редактор Э. Тоомсалу.
Корректор В. Семенова.

Сдано в набор 28/I 1965. Подписано к печати 23/XII 1965. Бумага 70 × 108, 1/16. Печатных листов 19 + 65 вклейки. Учетно-издательскнх листов 32,99. По формату 60 × 90 печатных листов 26,6. Тираж 700. Заказ 844. МВ-08578.

Типография им. Ханса Хейдеманна, г. Тарту, ул. Юликооли, 17/19. II

2—6

Цена 2 р. 75 к.

## ОПЕЧАТКИ

| Страница | Строка | Напечатано | Следует читать |
|---|---|---|---|
| 201 | 16 сверху | 1903 | 1930 |
| 287 | 3 сверху | 1937 | 1837 |
| Оглавление, стр. 2 | 8 сверху | *cuncatus* | *cuneatus* |

Tell. nr. 844.

Исправлено

I



× 1/2. Горный музей, Ле-

ва, × 2/3. Горный музей,

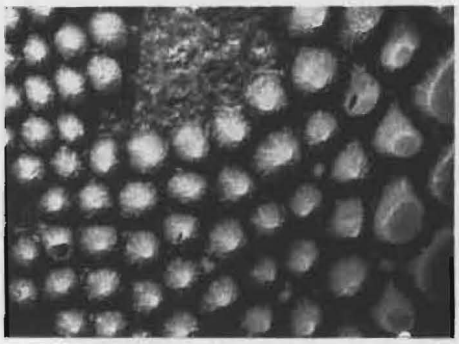
центральная пластинка







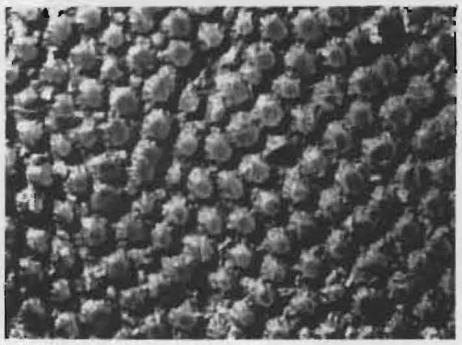




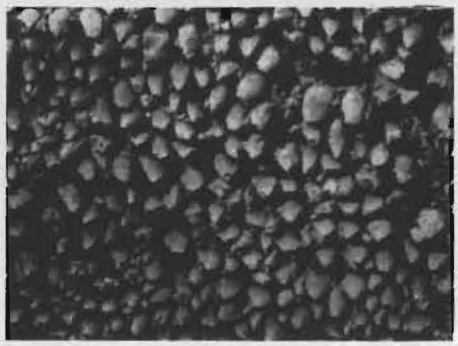
1



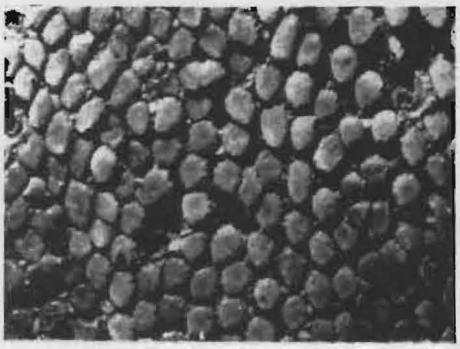
2



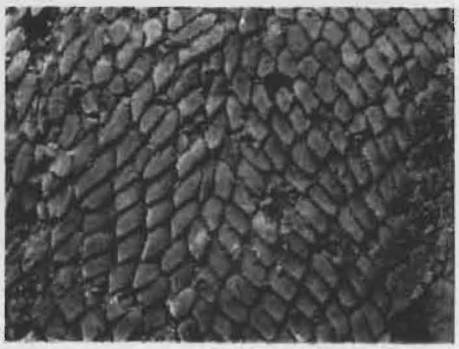
3



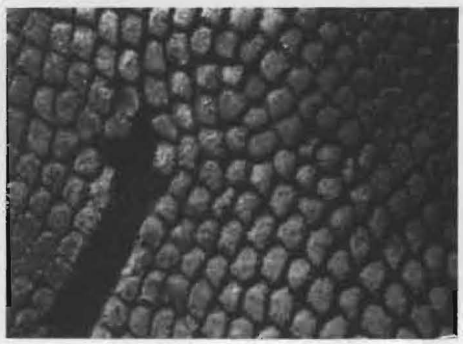
4



5



6



7



8



1









2



4



6



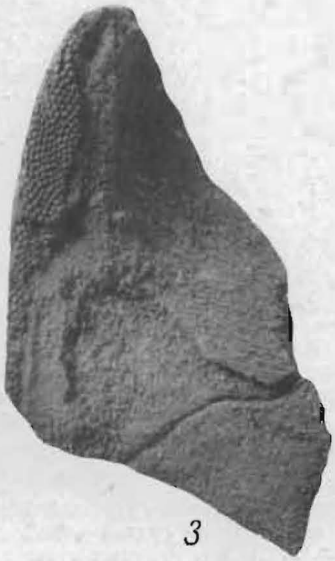
8



1



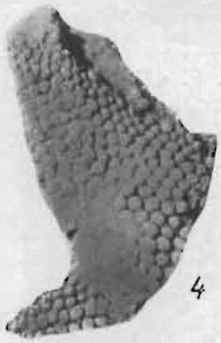
2



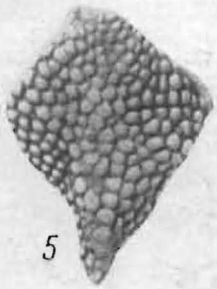
3



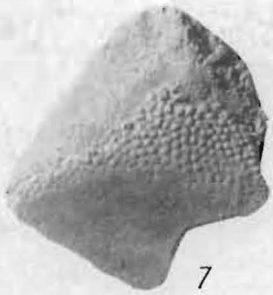
6



4



5



7



8



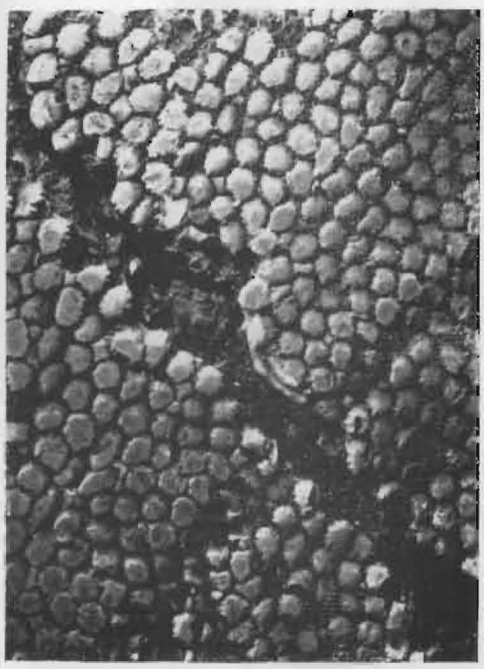
9



1



2



3

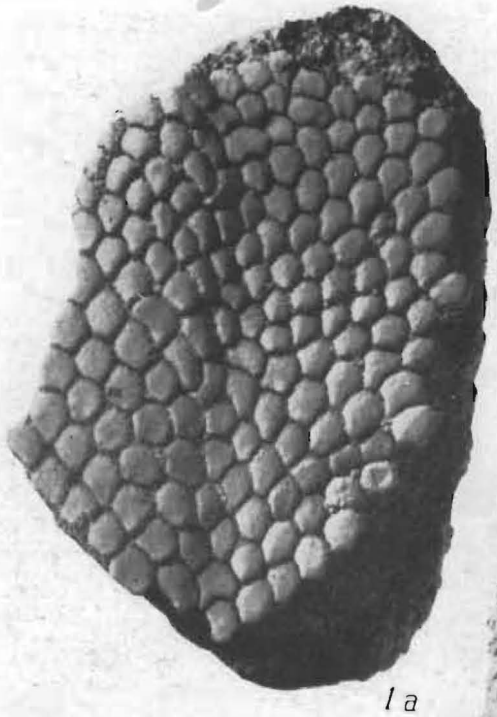
ьная пластинка, × 1.

а. Pi 389, × 6.
ттуда же. Pi 390.

льной пластинки. *а* —
. колл. Э. Эйхвальда.
ингр. ун-т, № 1/1252,

ингр. ун-т, № 1/1254.

тинки. *а* — × 1, *б* —
а.
й стороны бранхиаль-
нт. Pi 421.



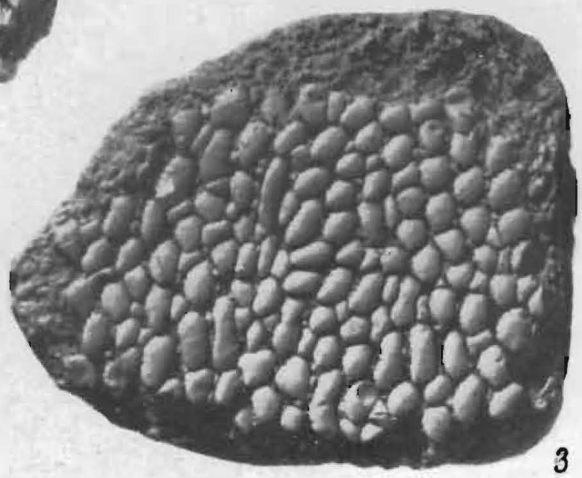
1а



1б



2



3



1б

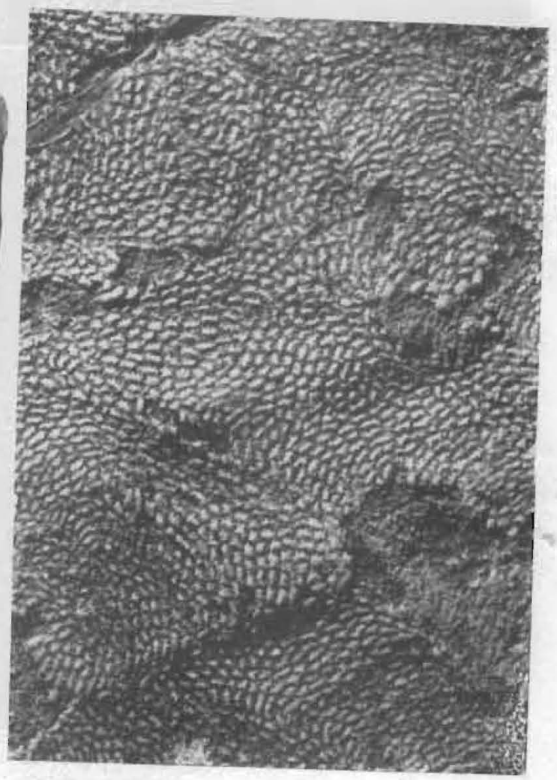




1



2



3

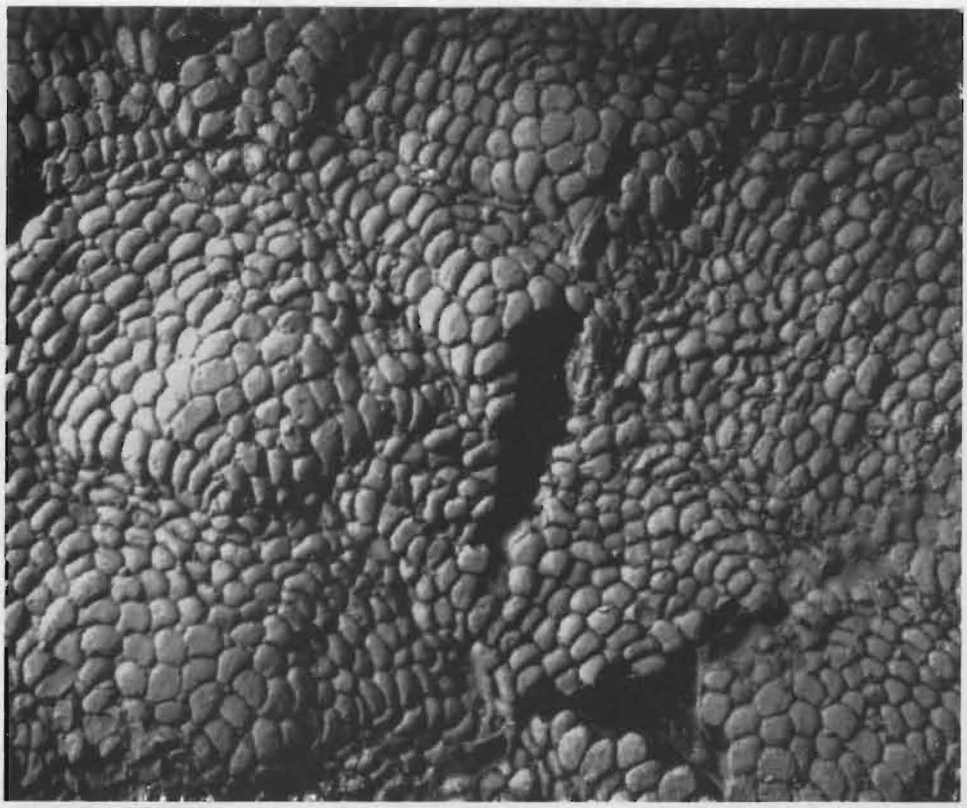


2





1б



1б

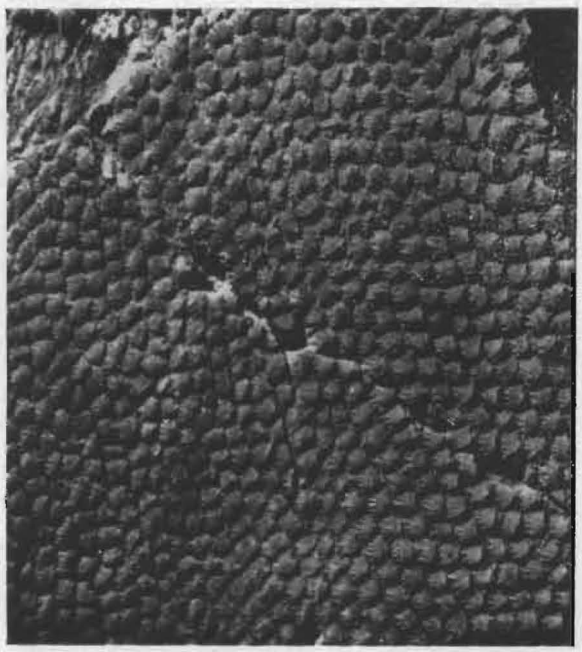


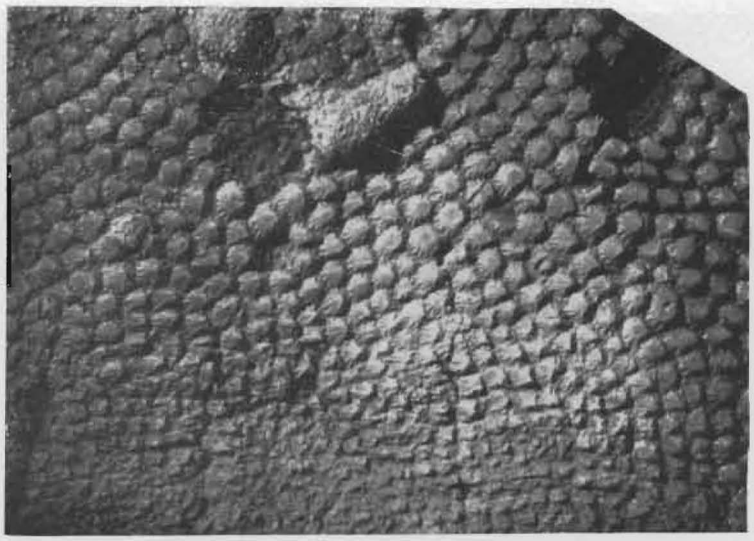
3



1а

2

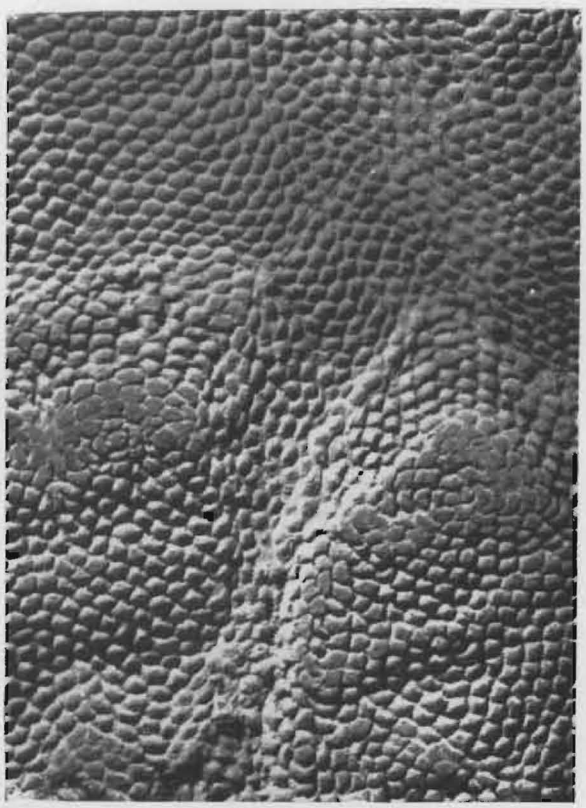




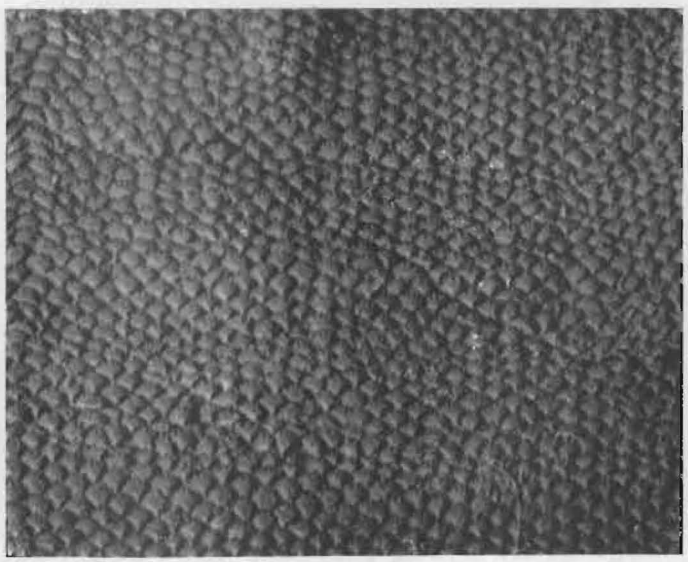
1



2



3



1



3



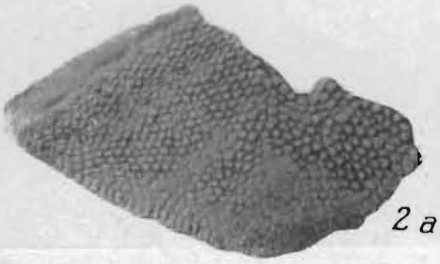
4



2 б



5



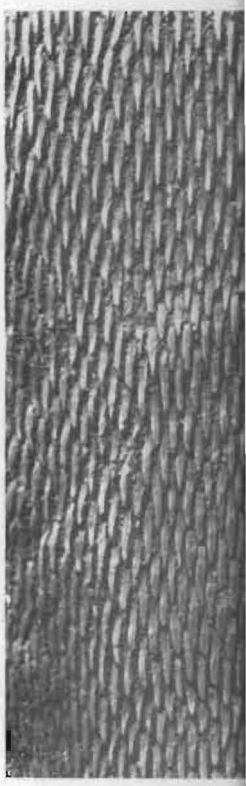
2 а

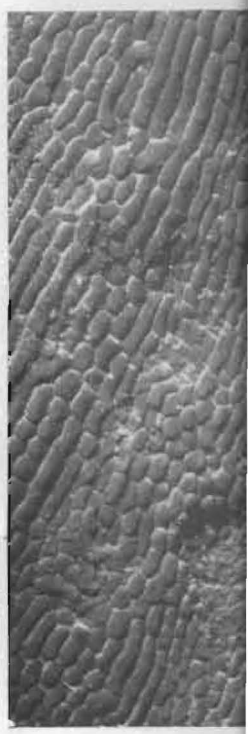


7



6







3



4



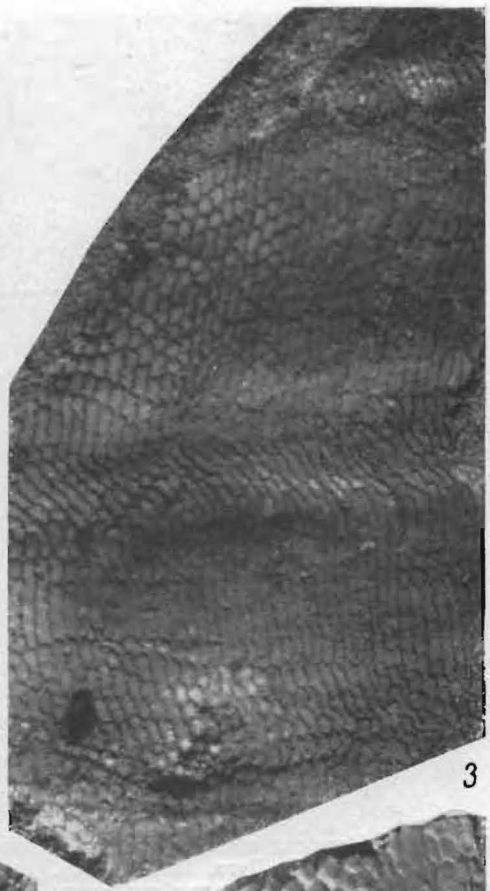
5



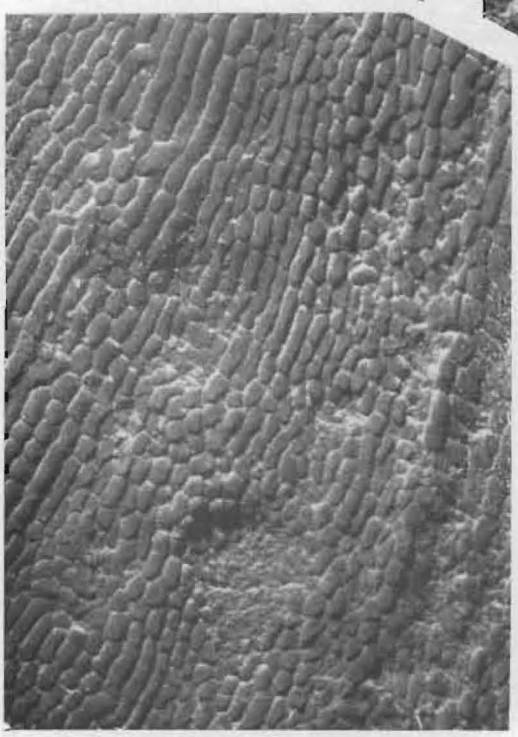
6



1



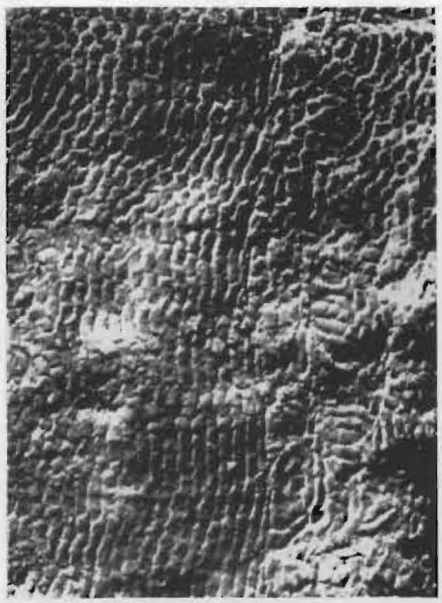
3



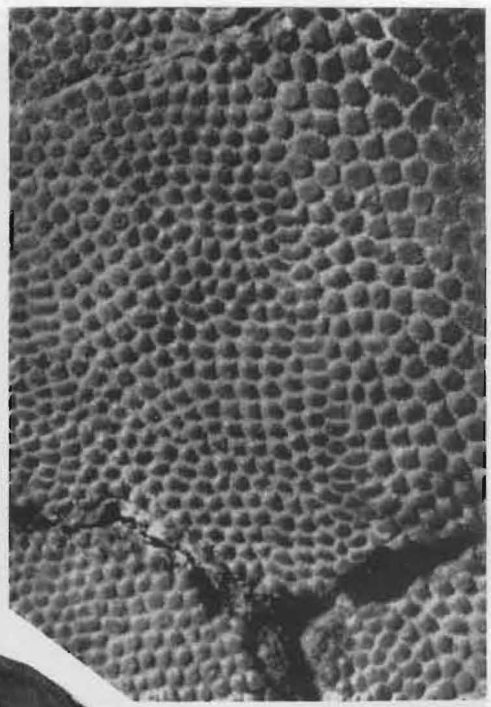
2



4



1

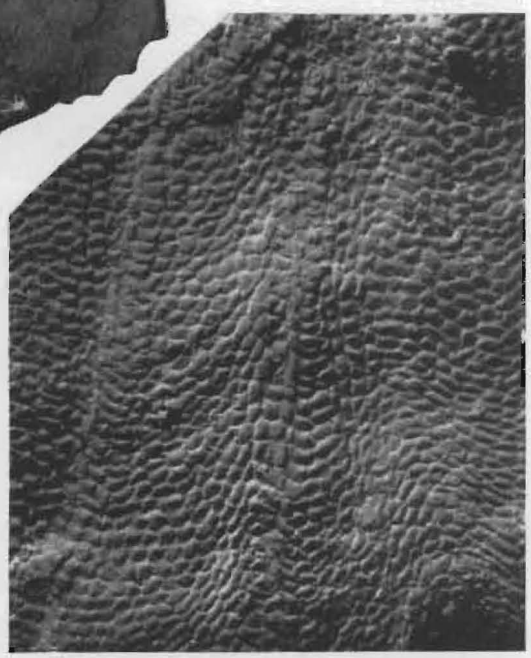


2



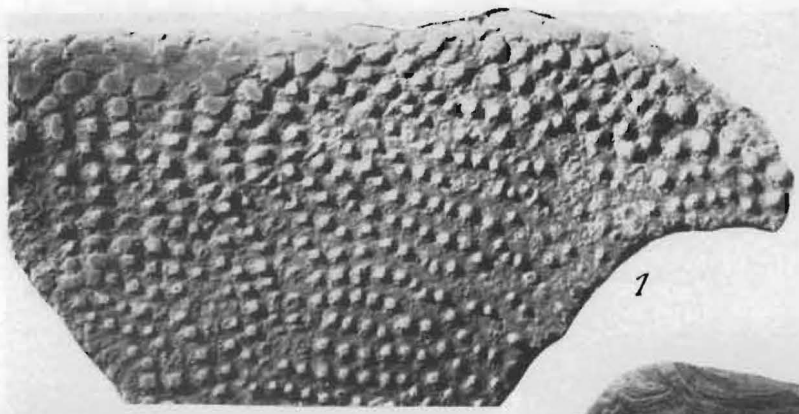
3а

3б





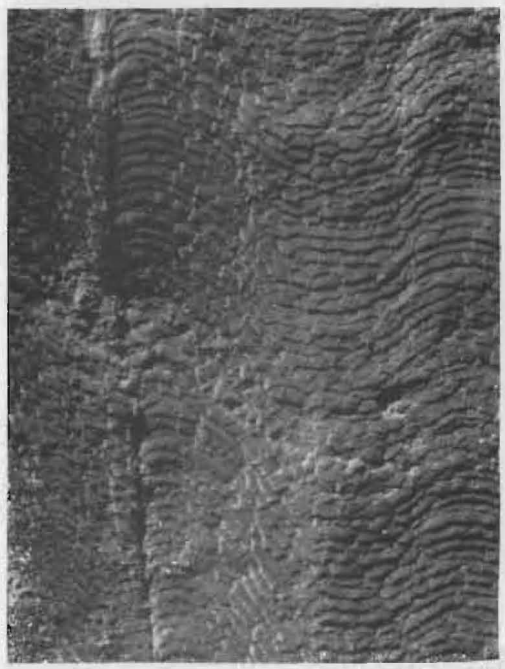
4



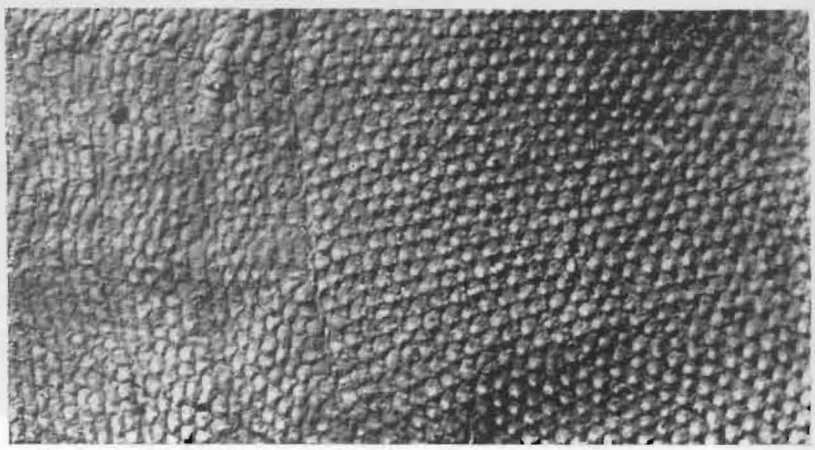
1



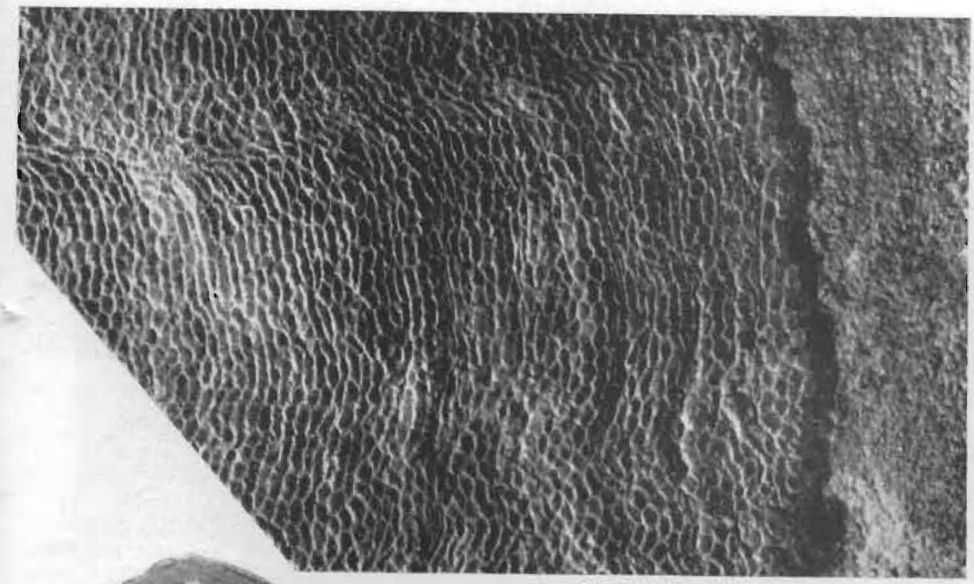
2



3



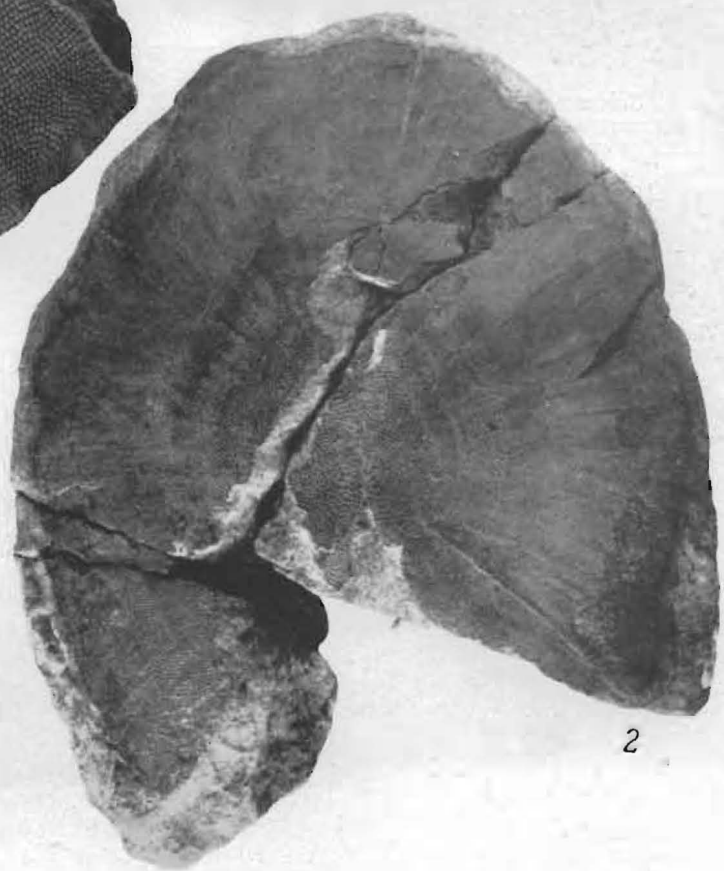
4



1



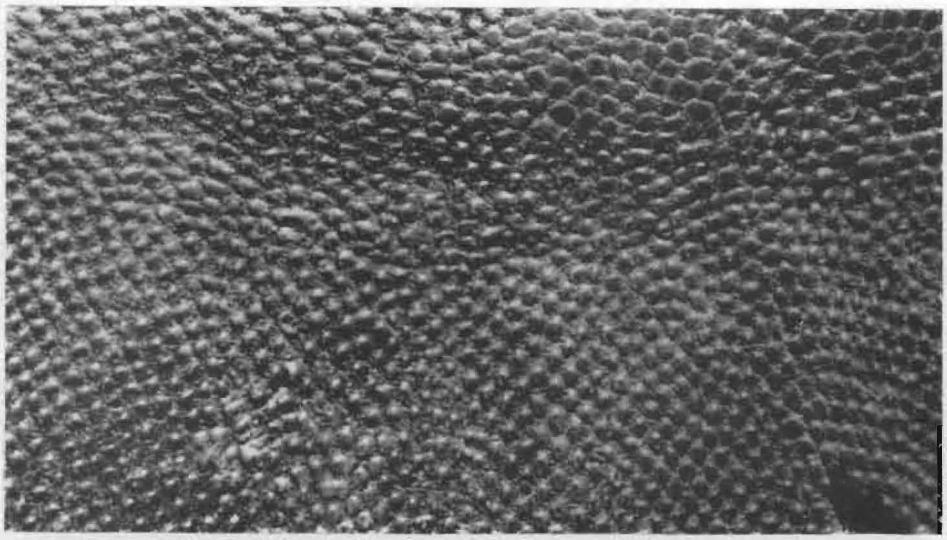
3



2



4



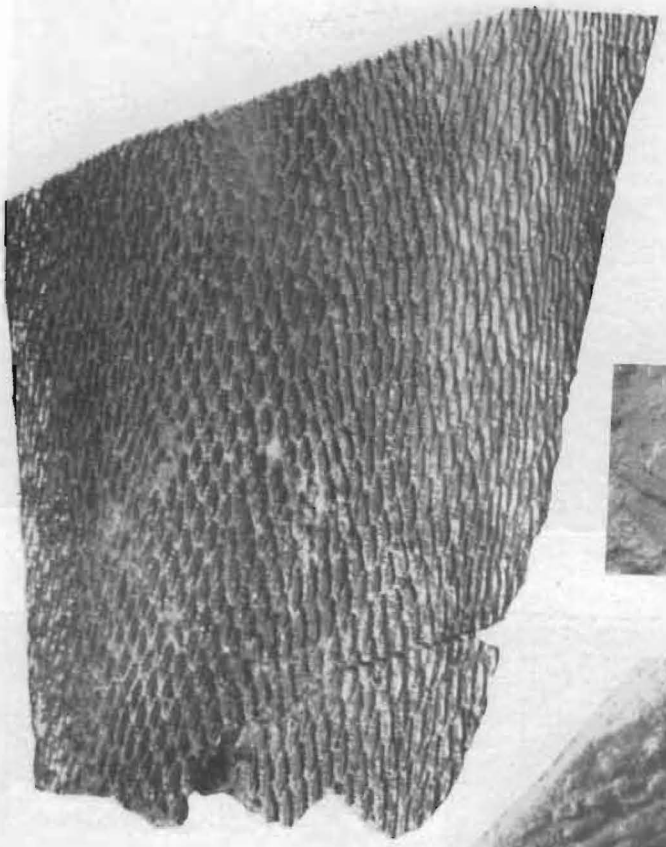
1



2



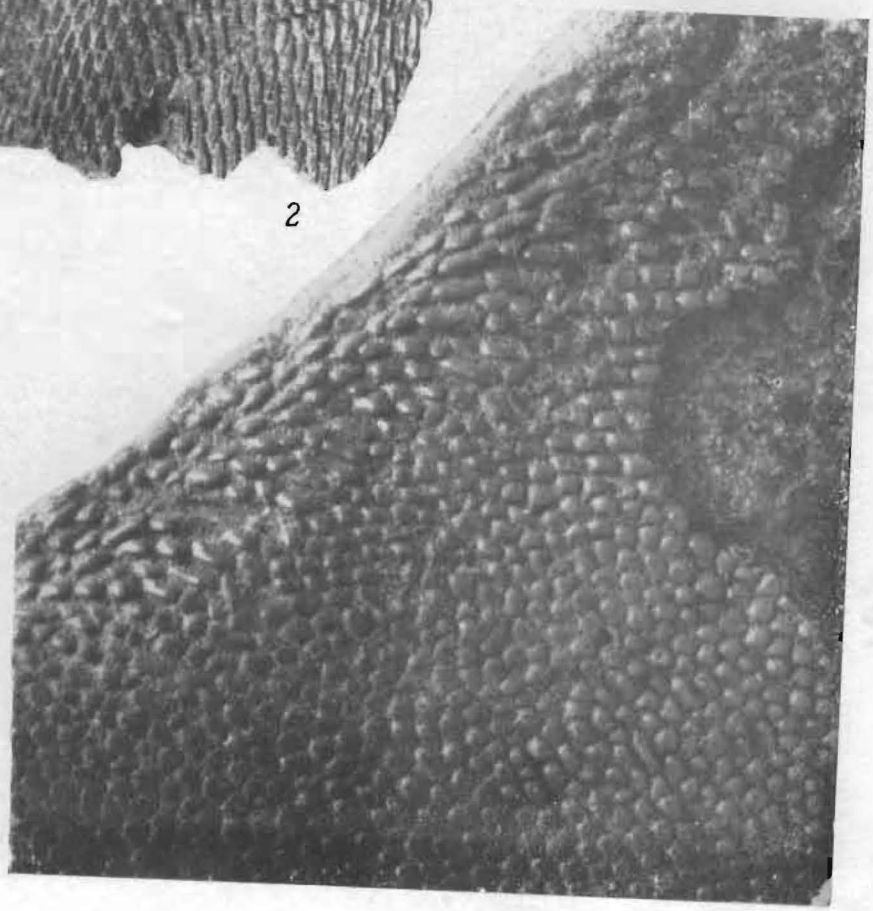
3



2



3



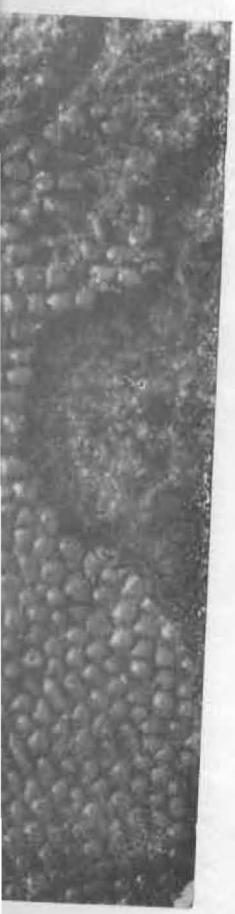
1



1

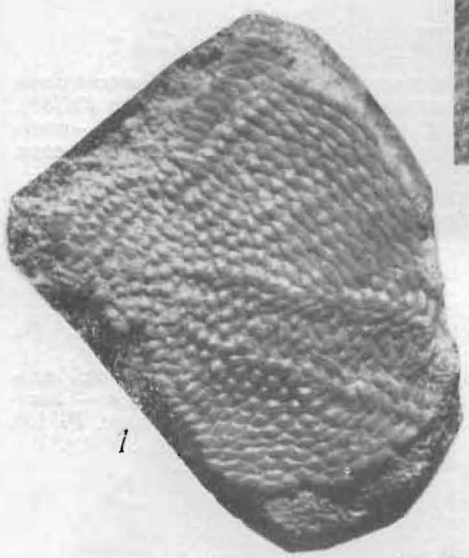


3

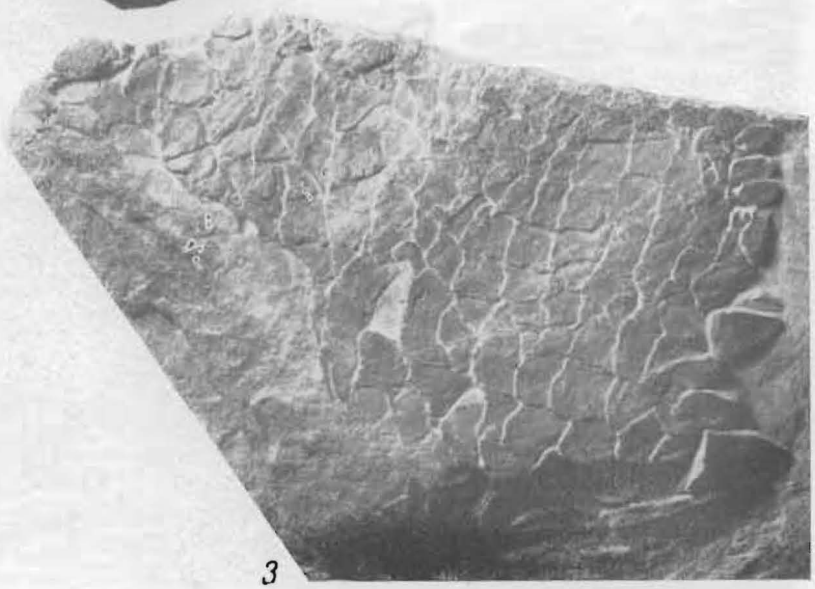




2



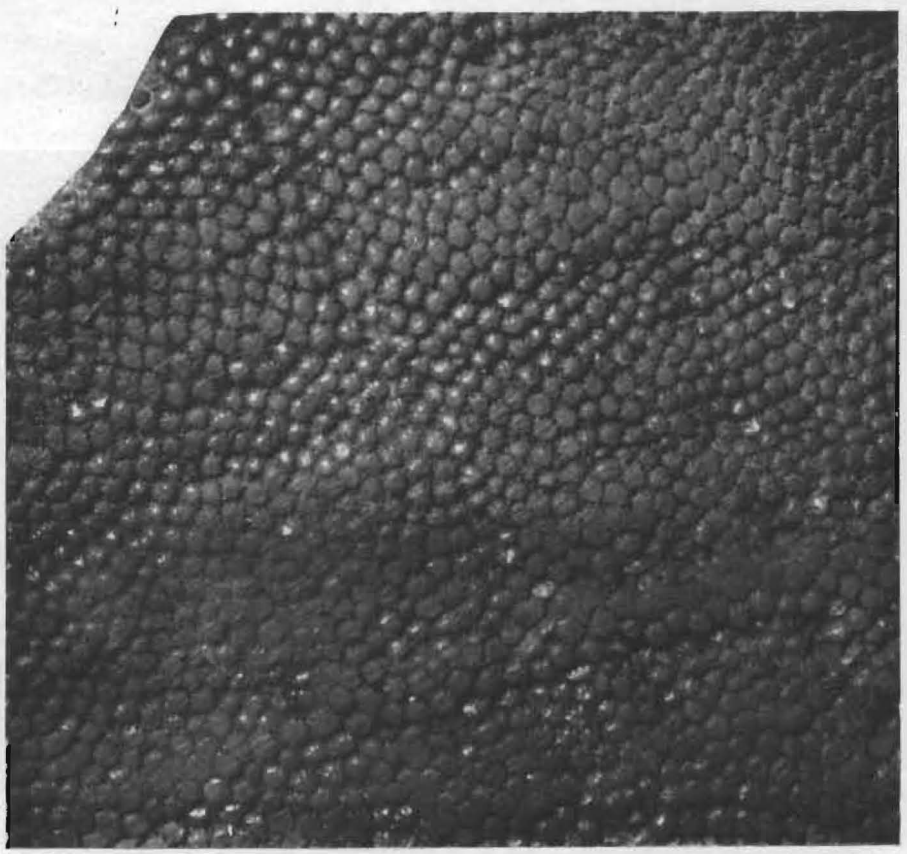
1



3



1



2



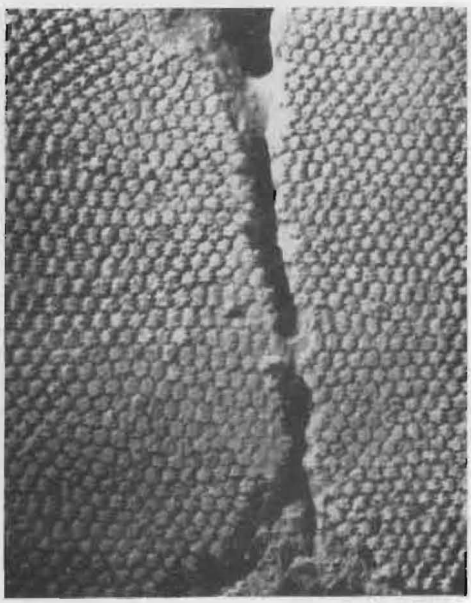
1



2а



2б



3



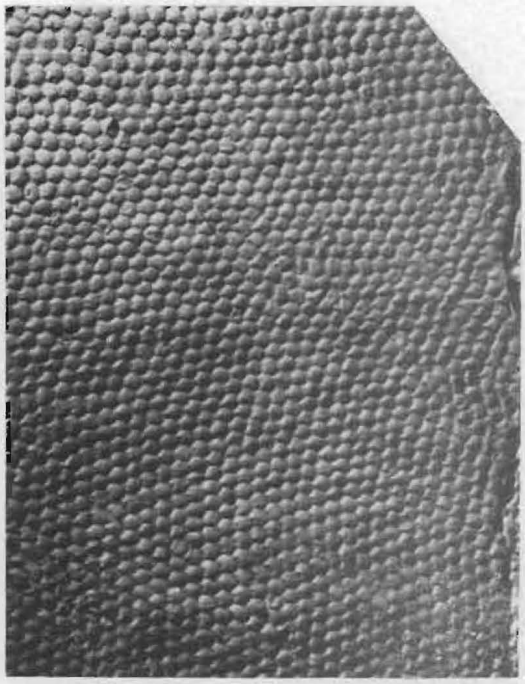
2 а



3



1



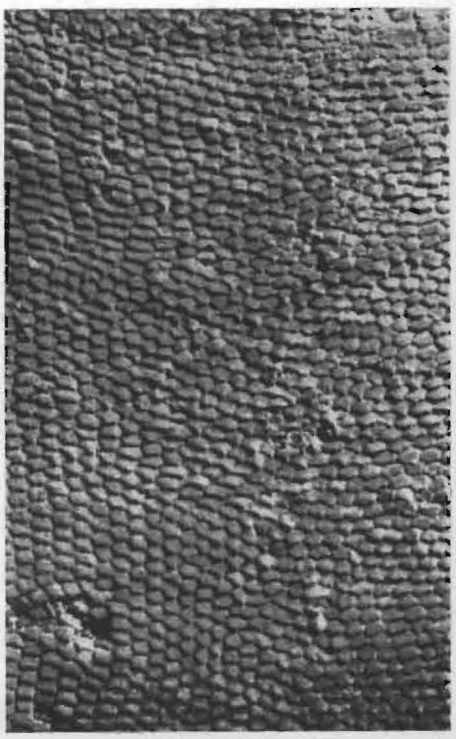
2 а



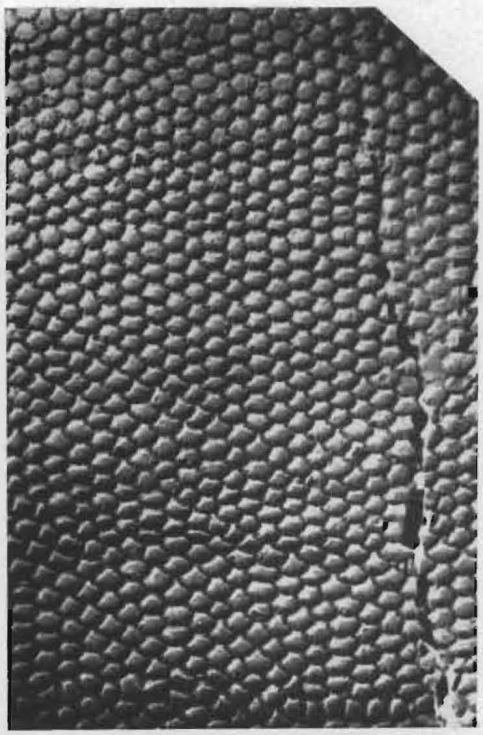
2 б



2 в



1



3



2



1



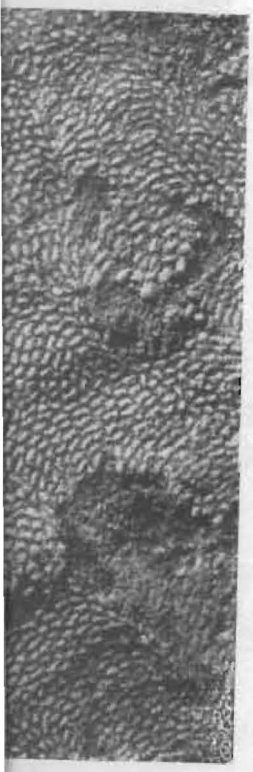
2



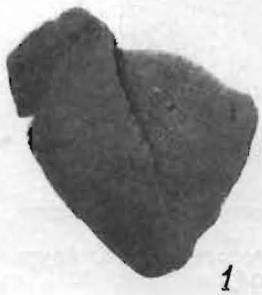
3



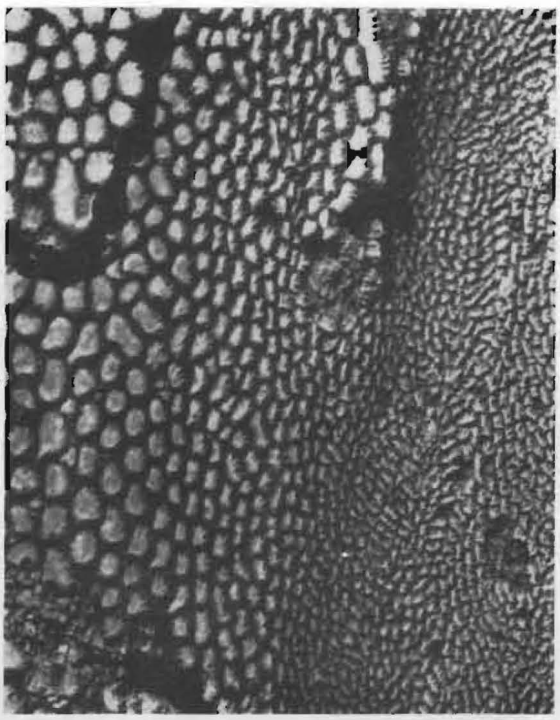
1



3



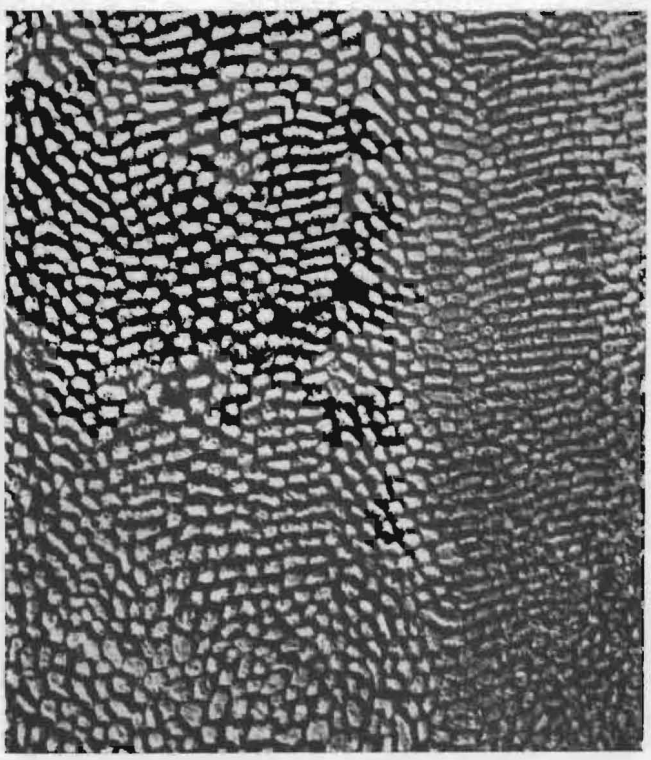
1



4а



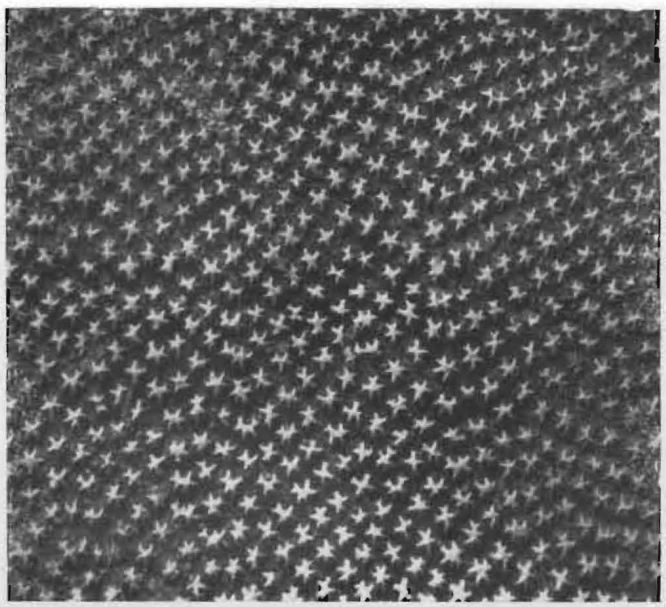
2



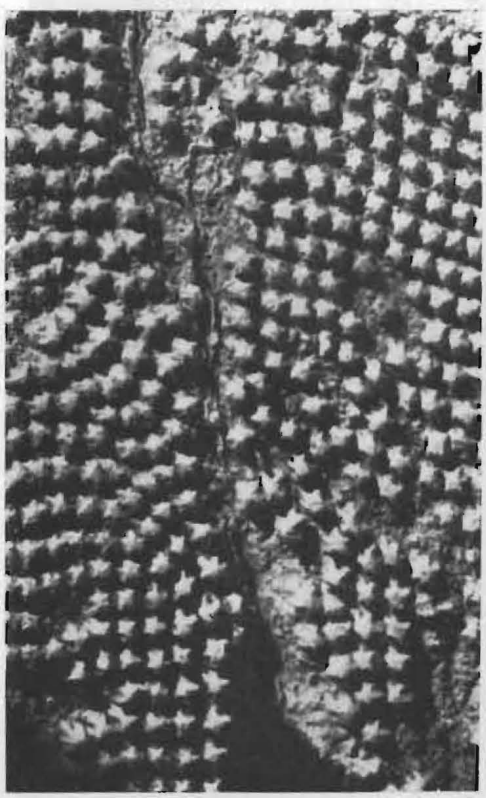
4б



3



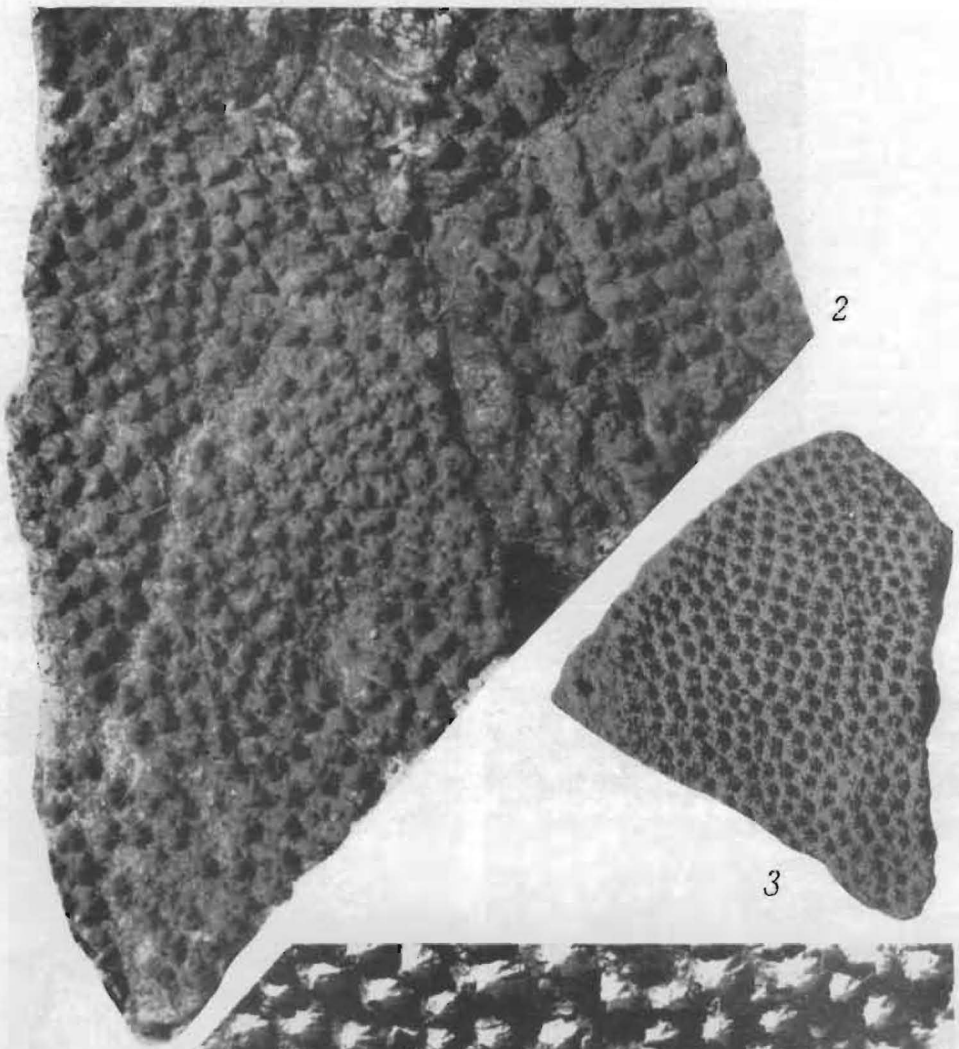
1



2



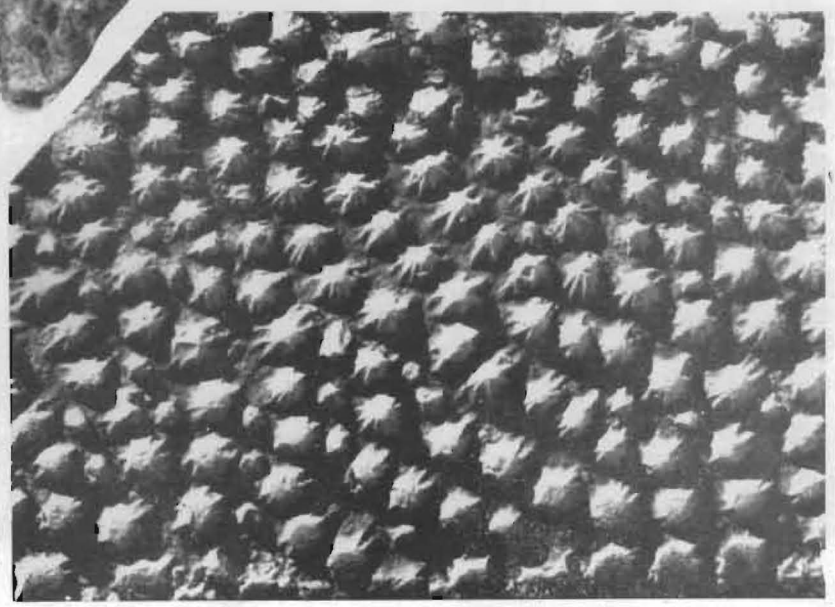
3



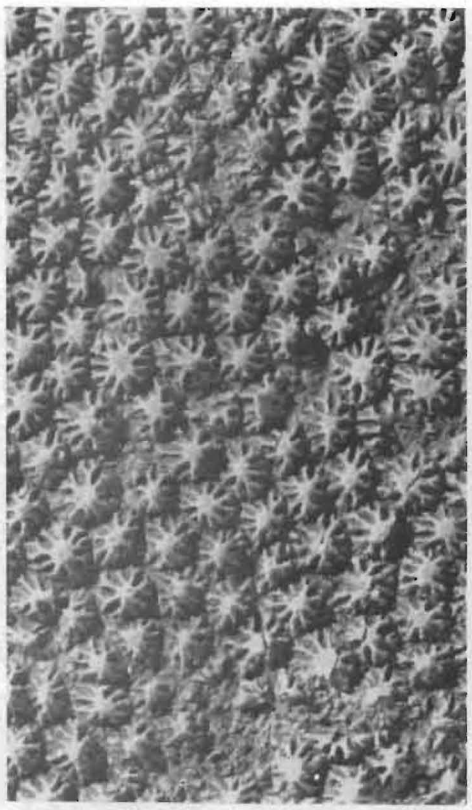
2



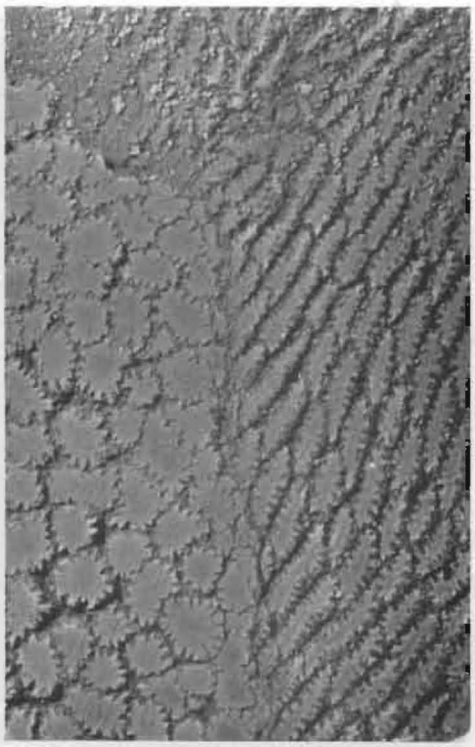
3



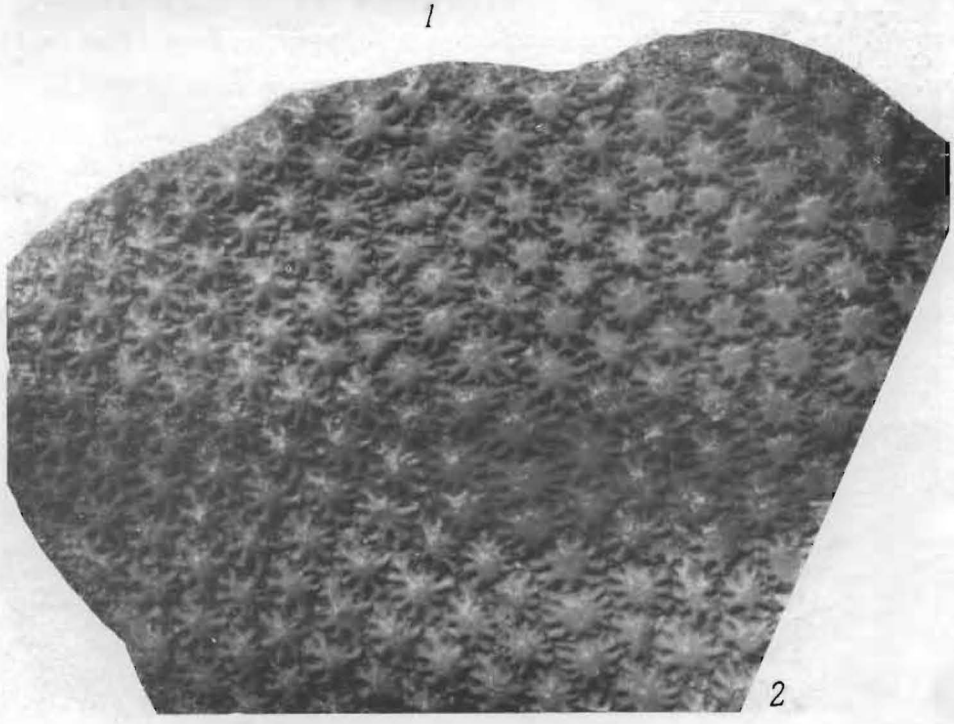
1



1



3



2

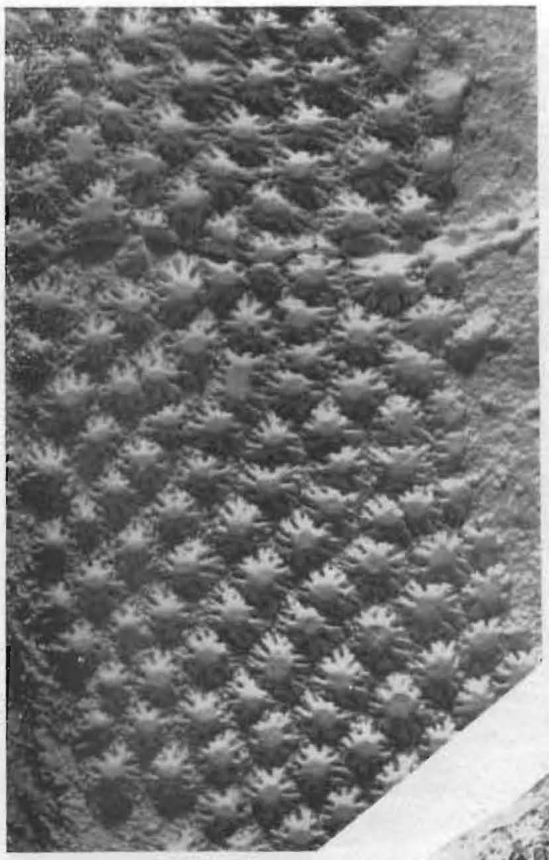


2



3

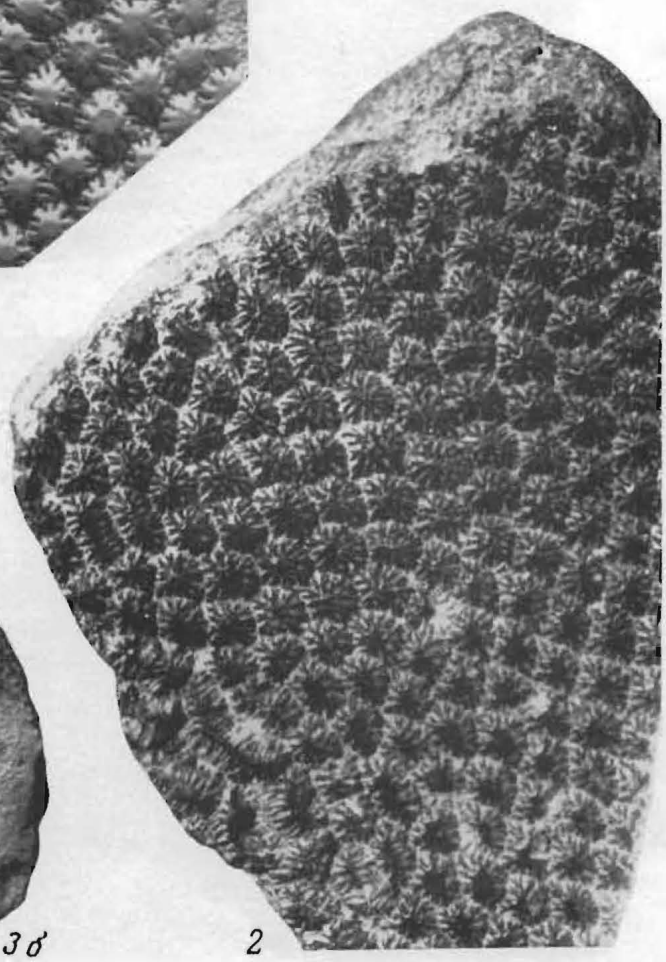




1



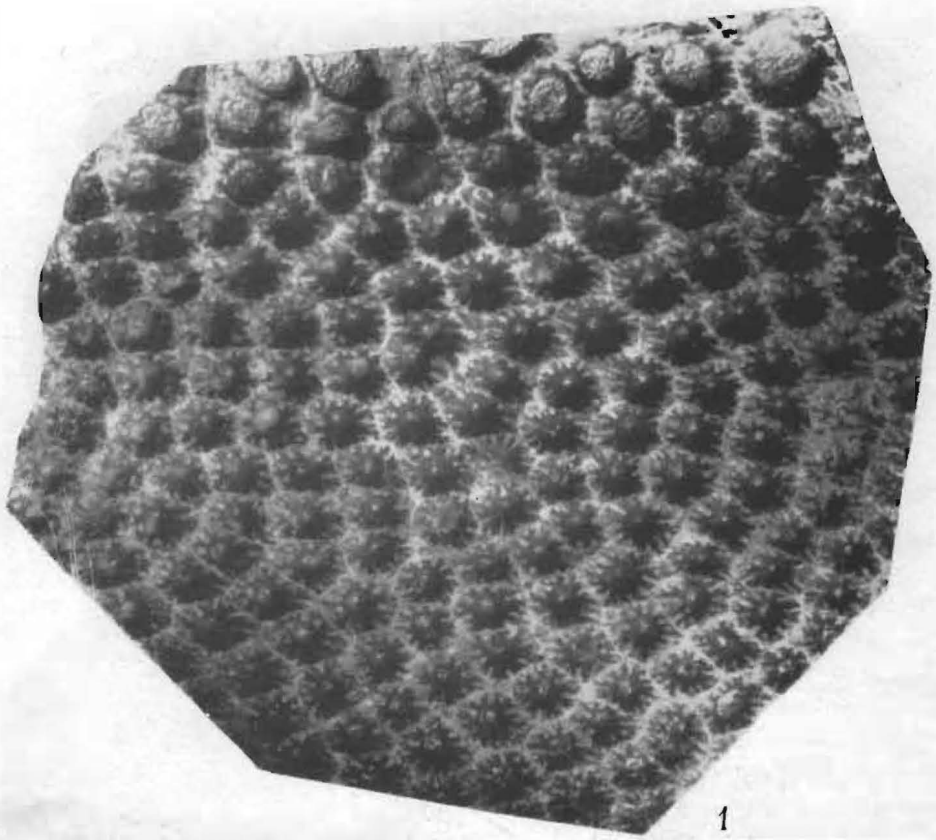
3 а



2



3 б



1

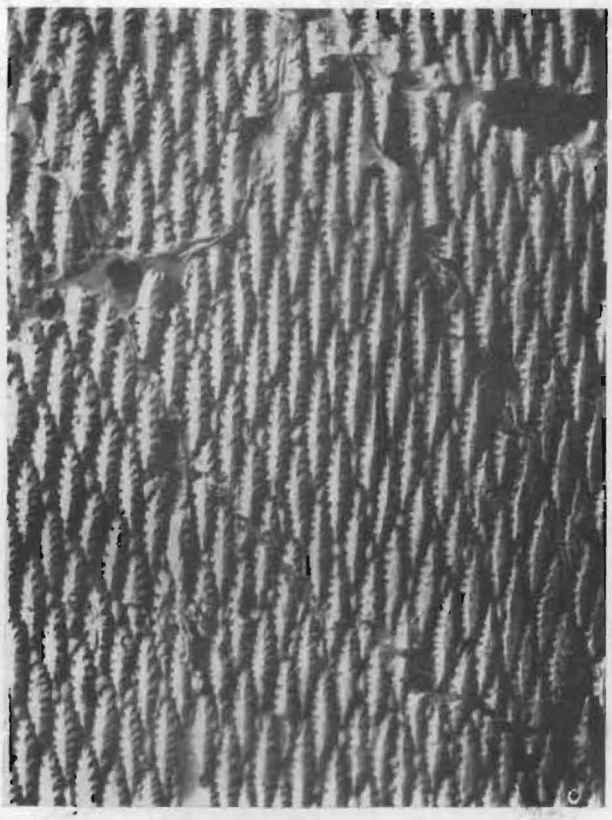


2





2



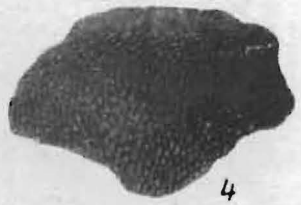
3



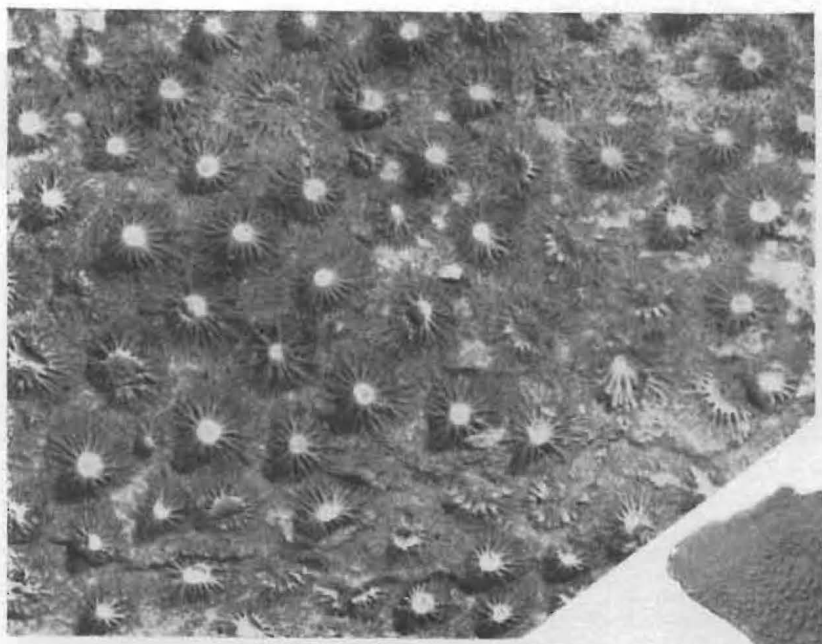
2



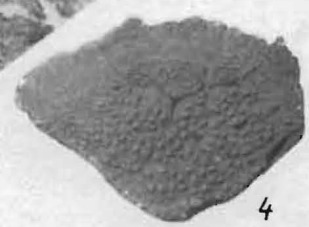
1



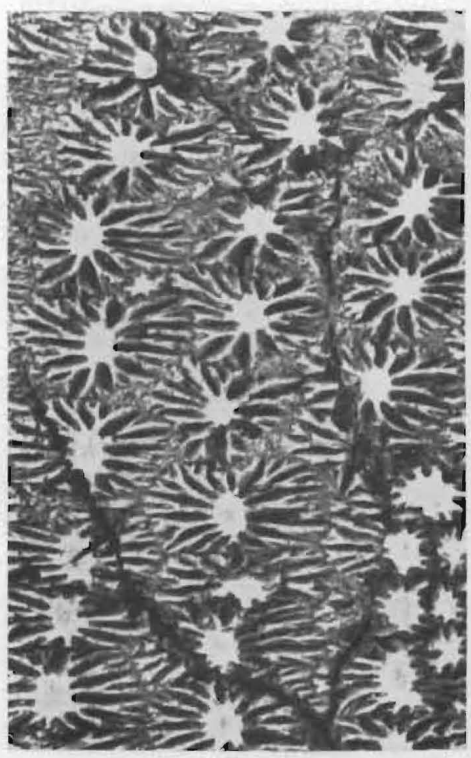
4



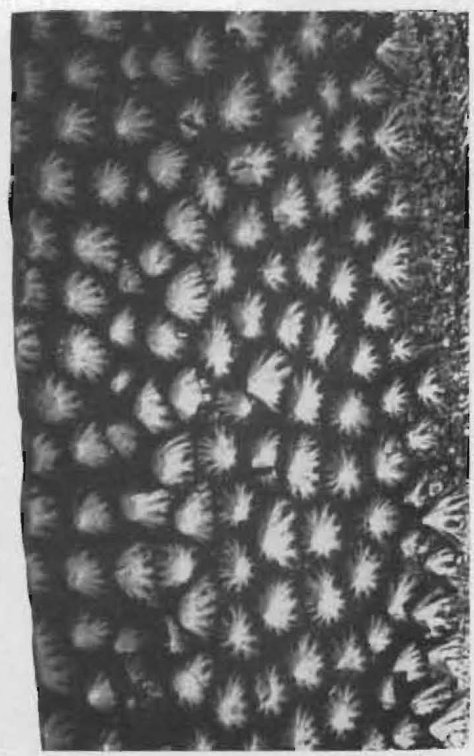
1



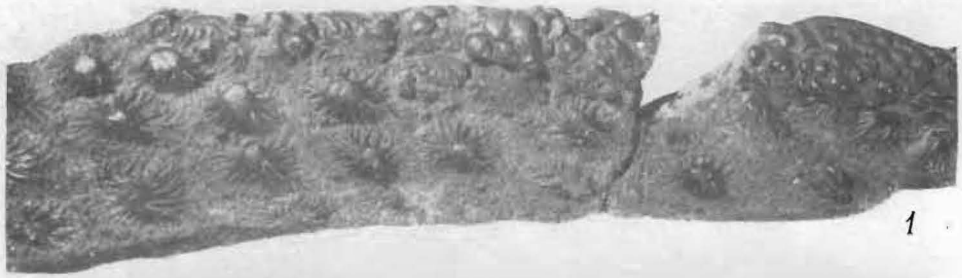
4



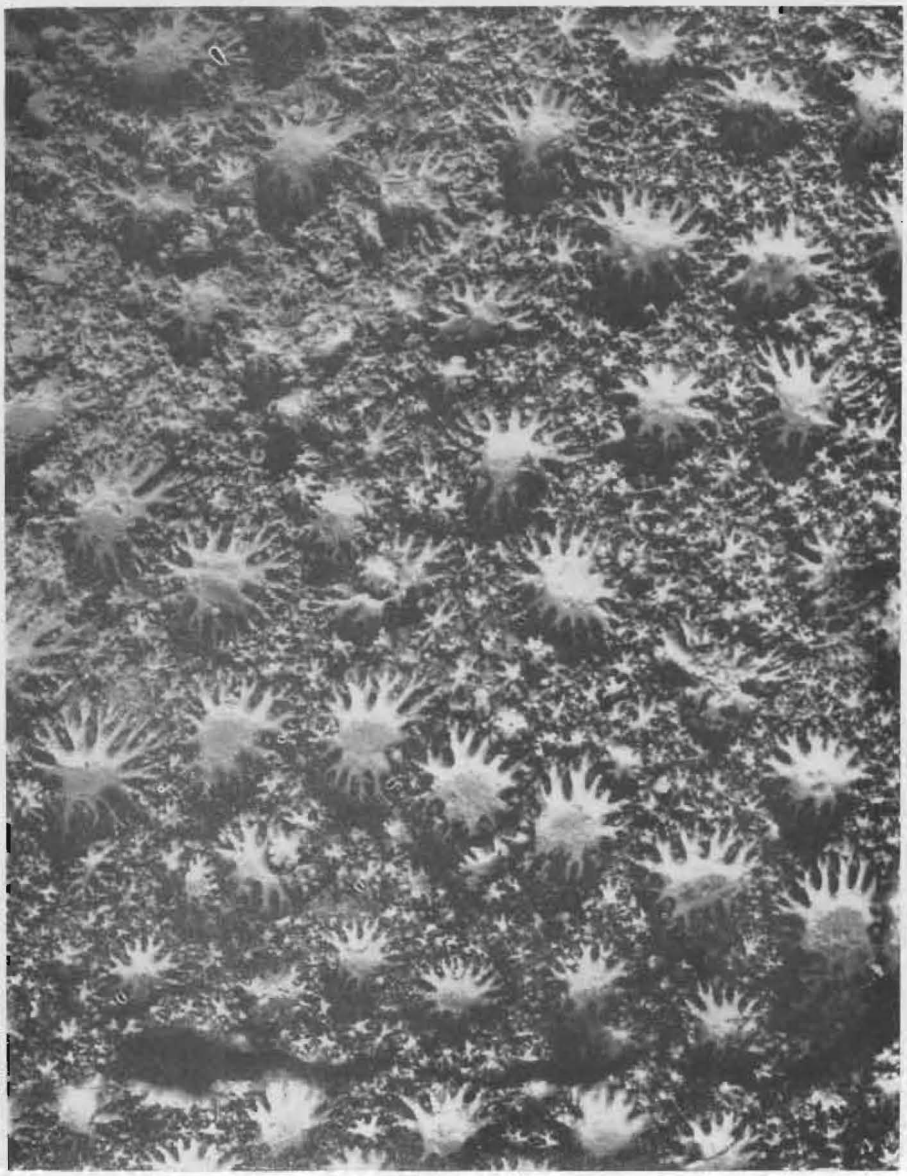
2



3



1



2



1



2



3



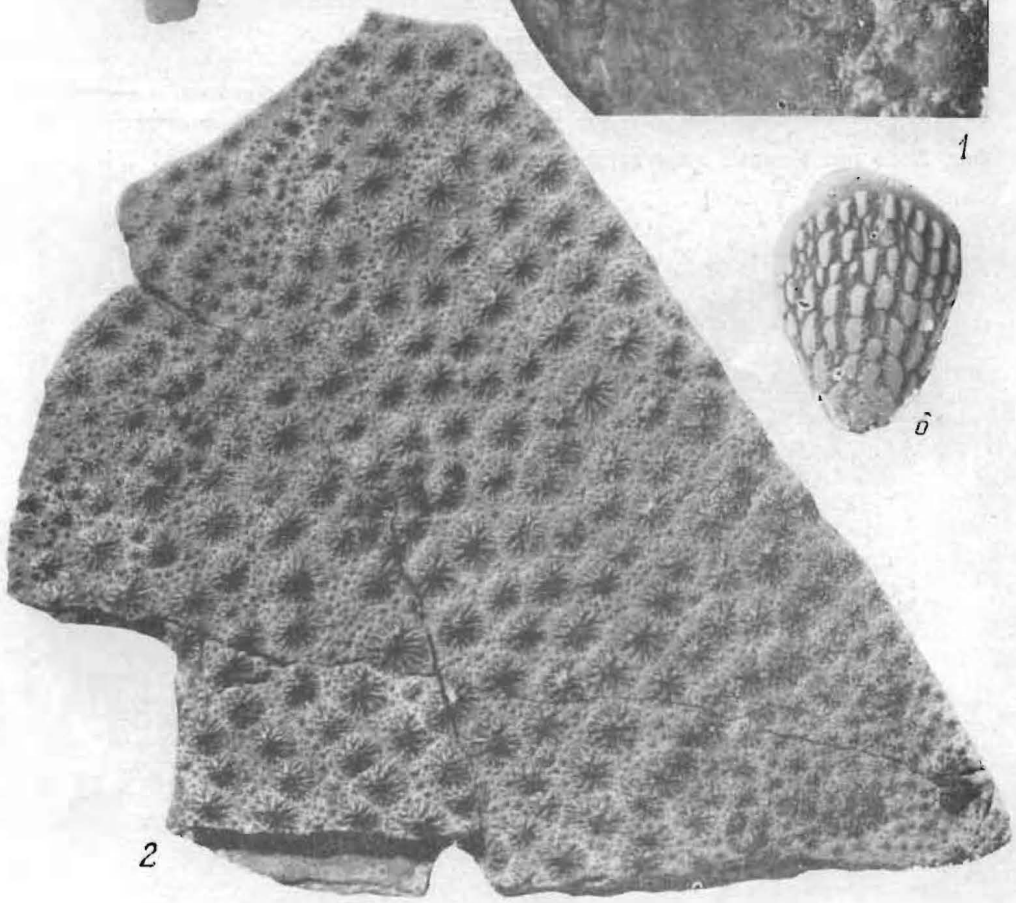
4



5



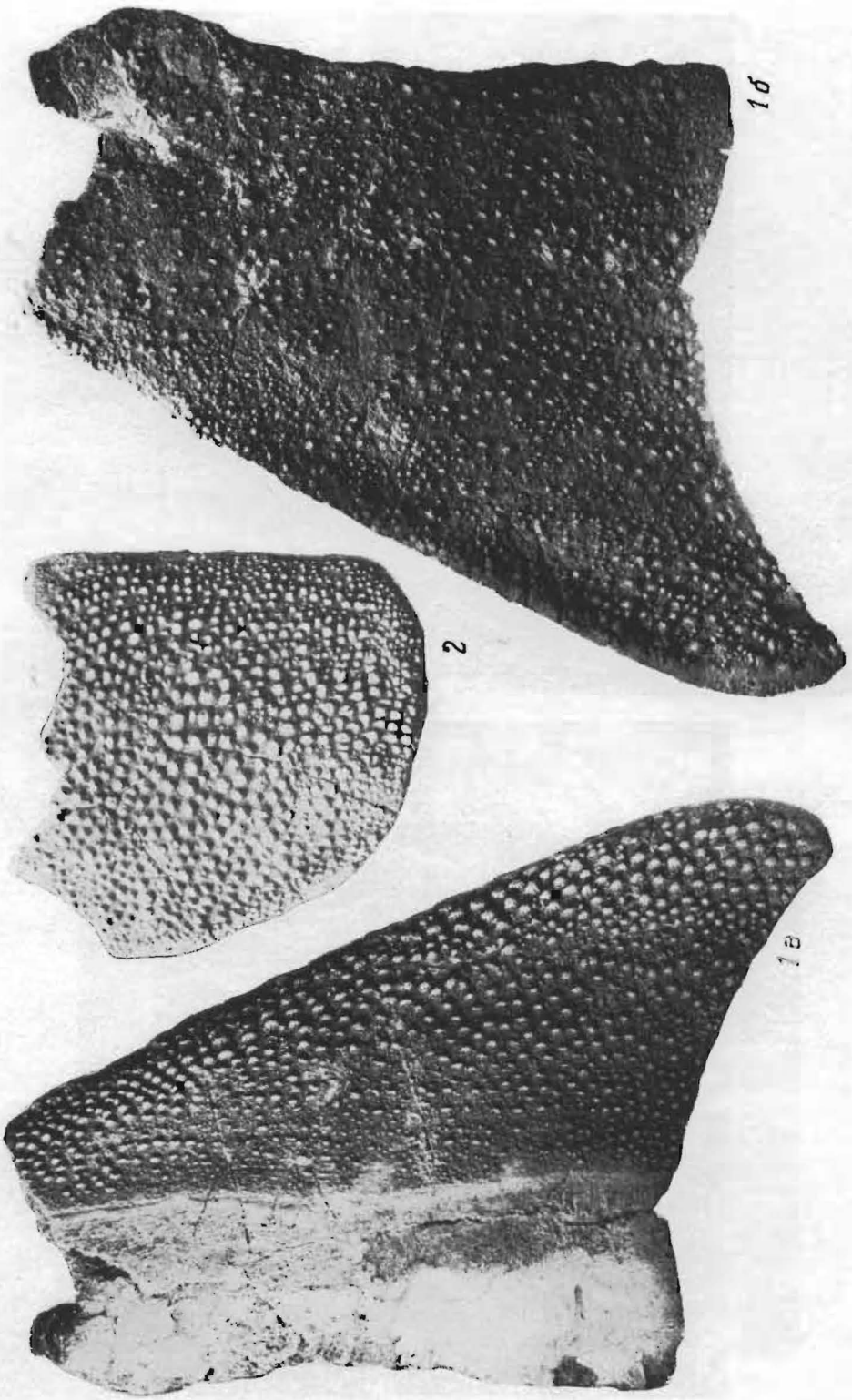
1

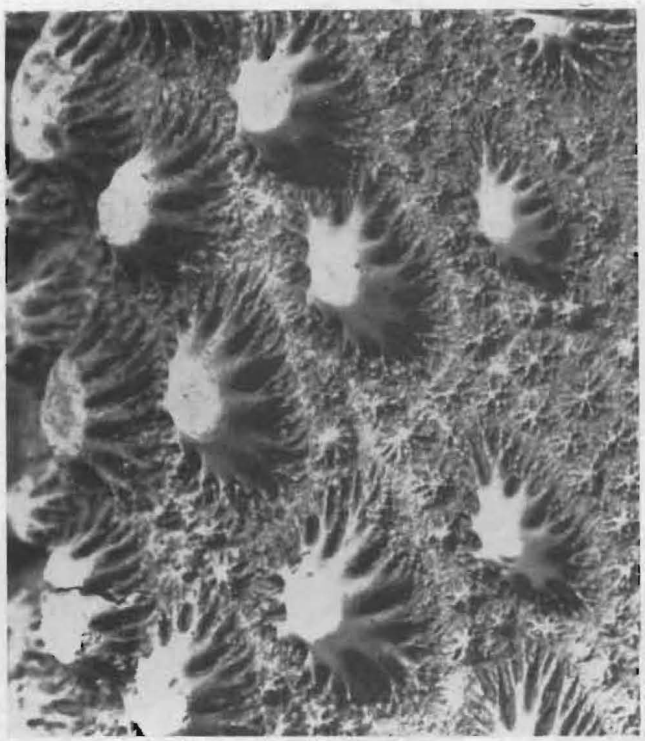


2

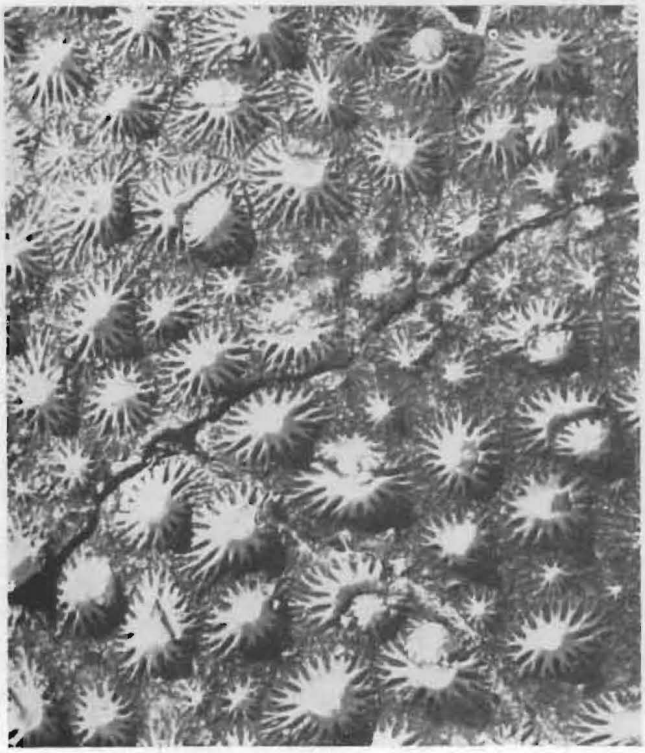


6


1б
2
1а



1



2



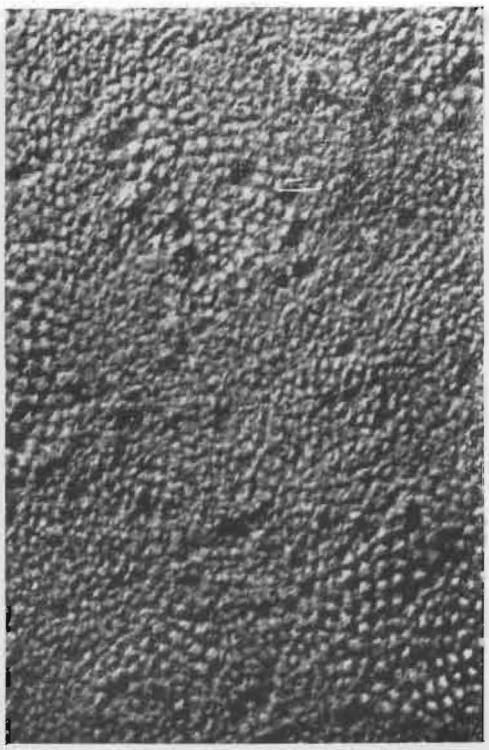
1



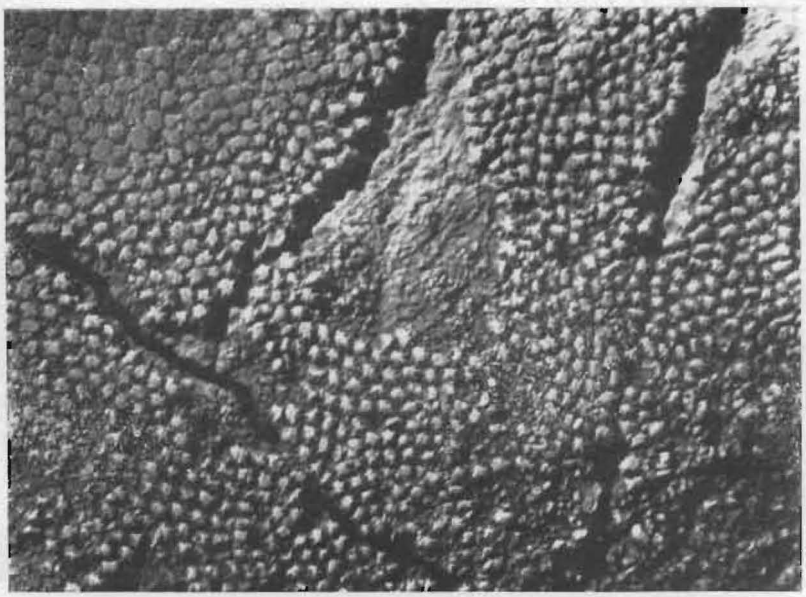
2



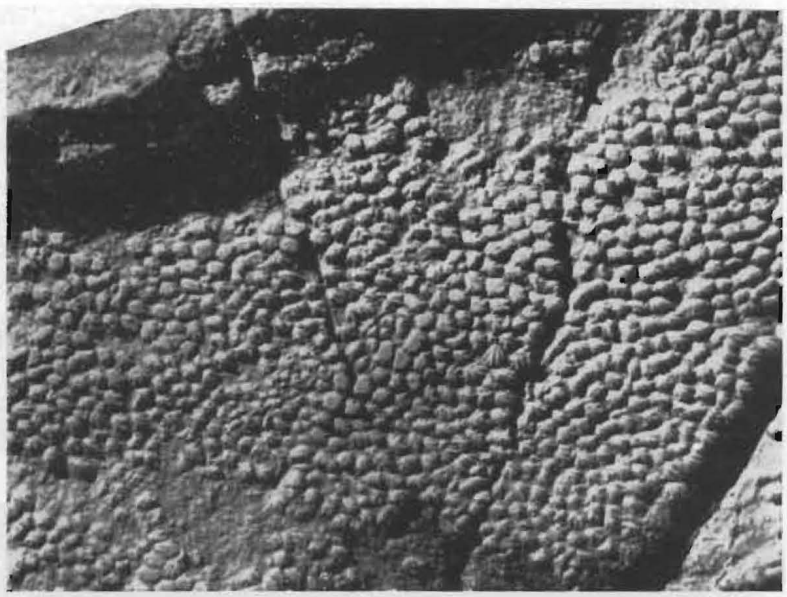
1а



2



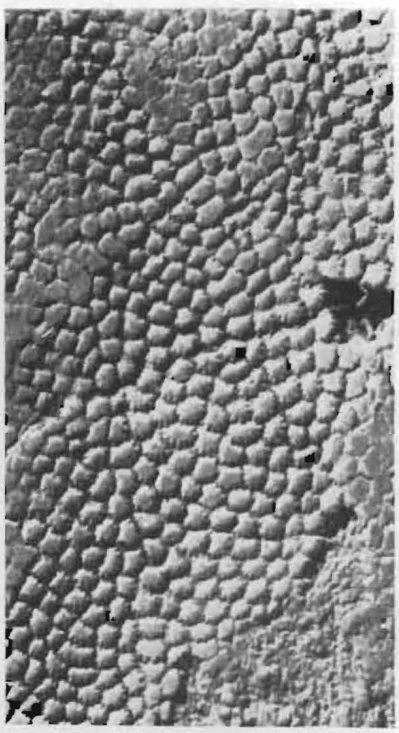
1б



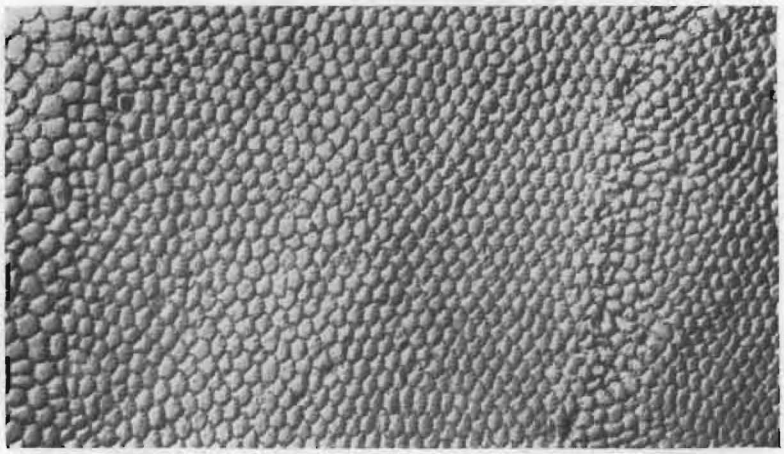
1



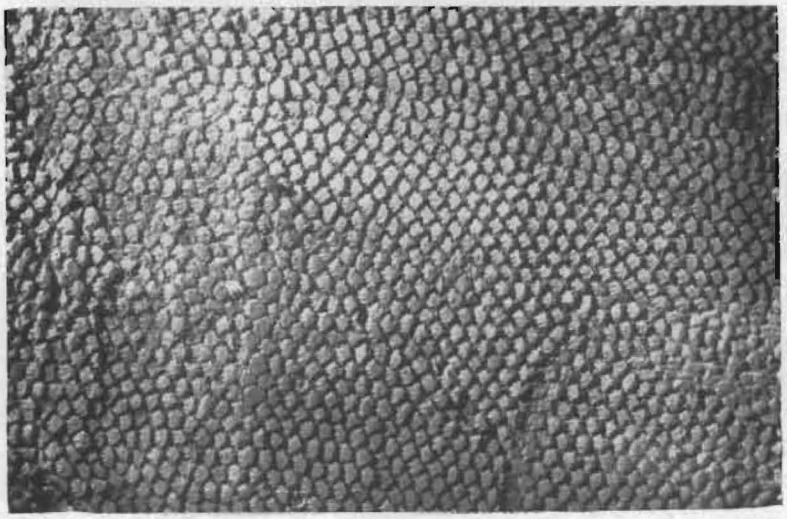
2



3



1a



1б



2



3



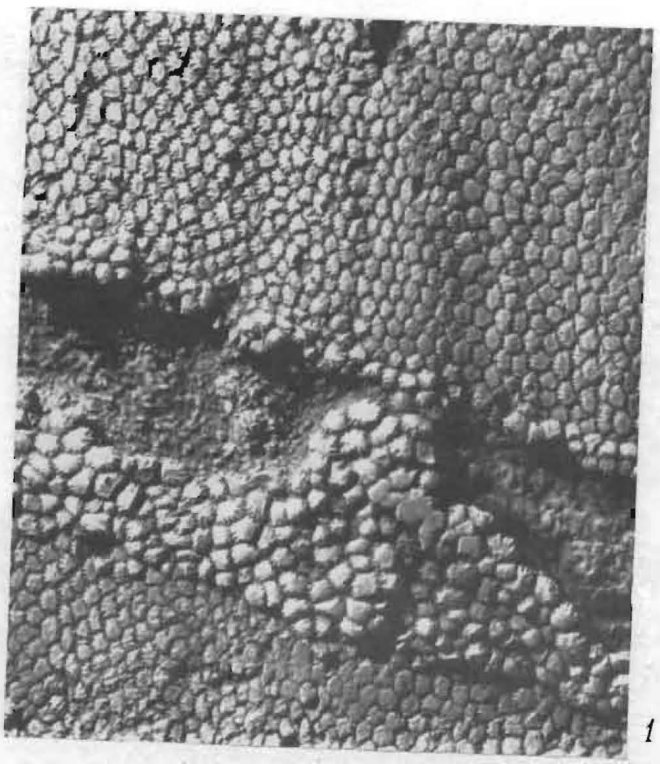
1a



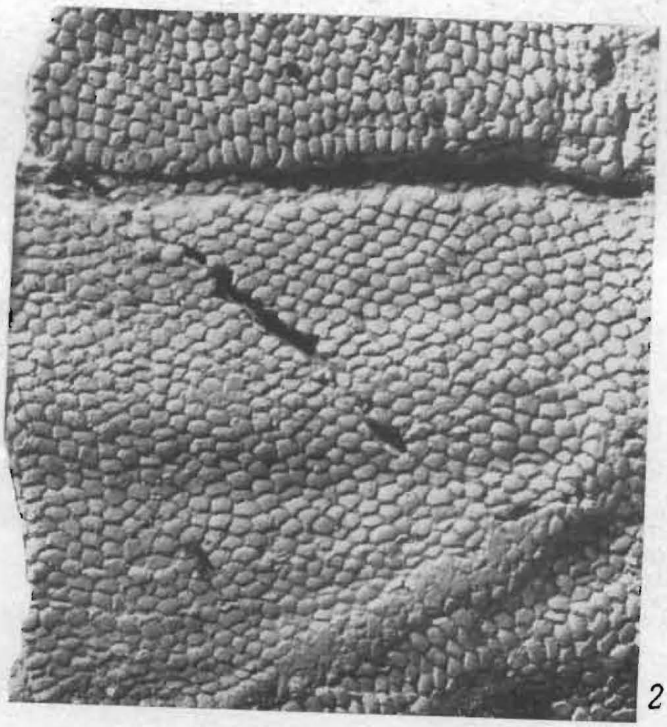
1o



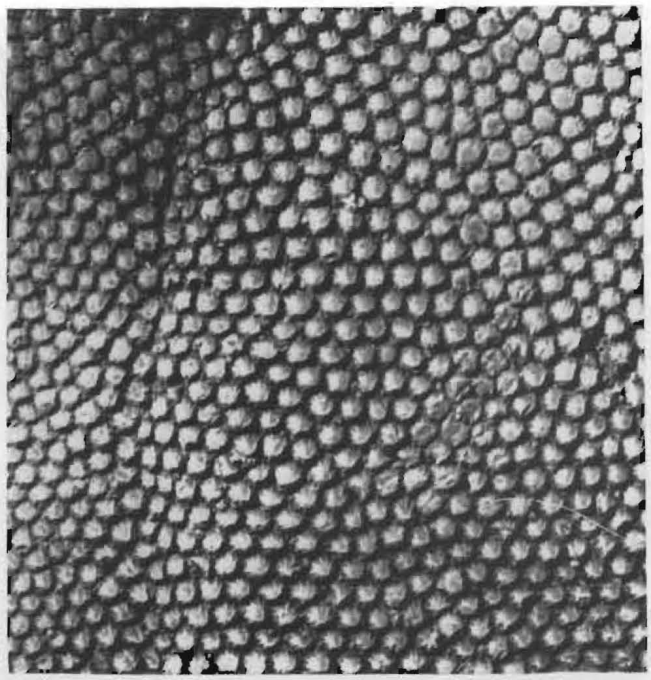
3



1



2



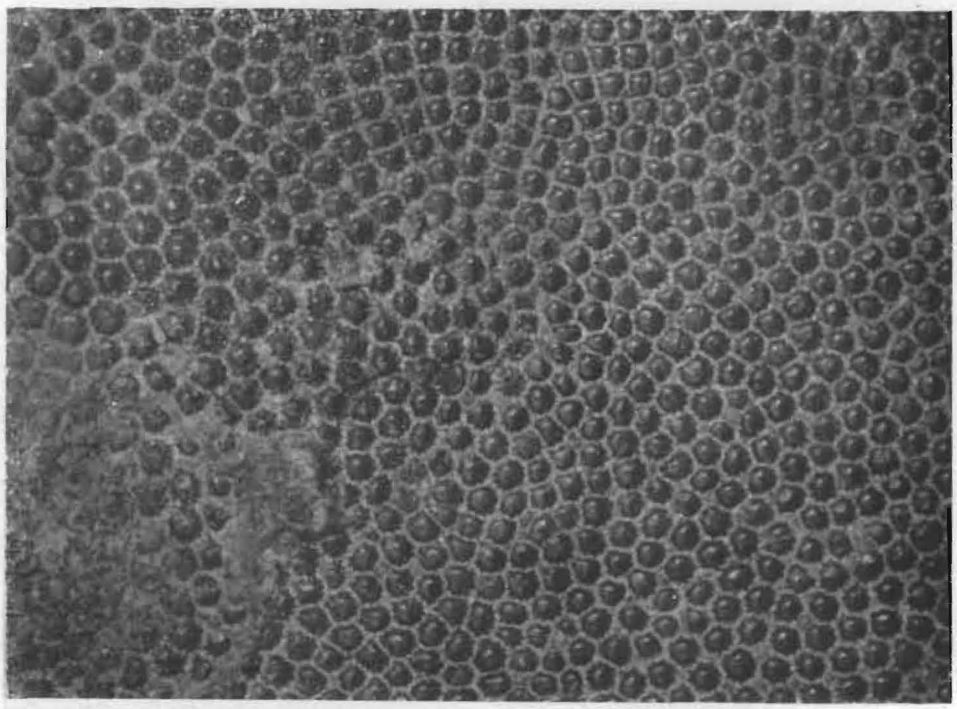
1



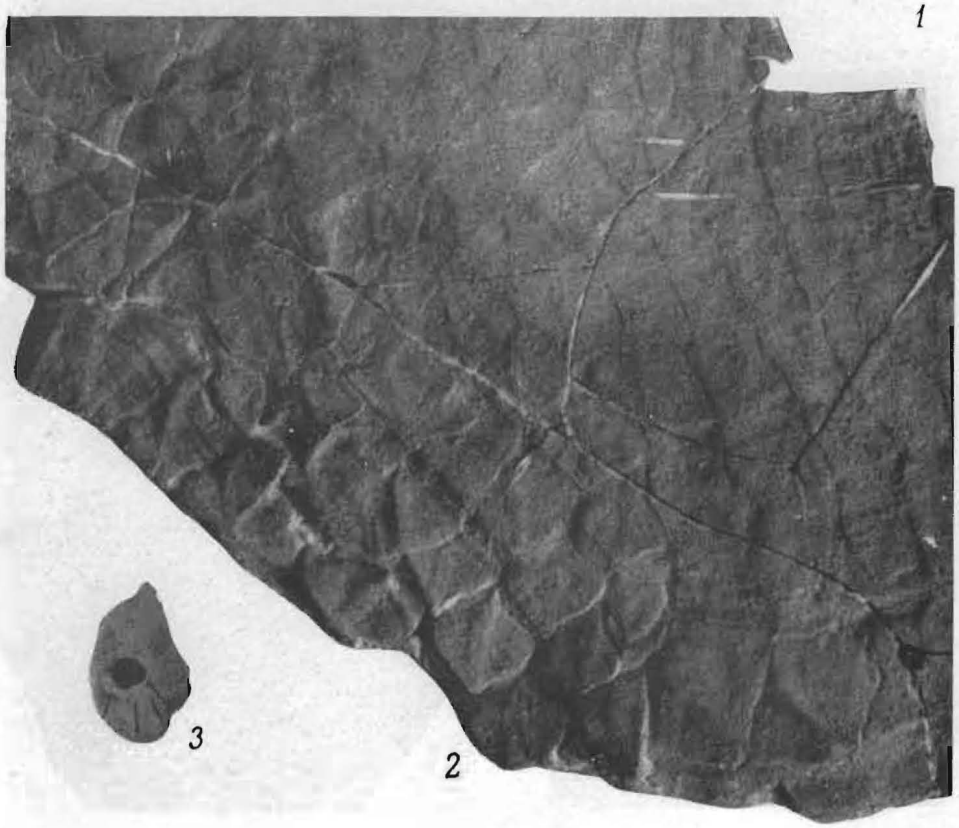
2



3



1



3

2



1



1





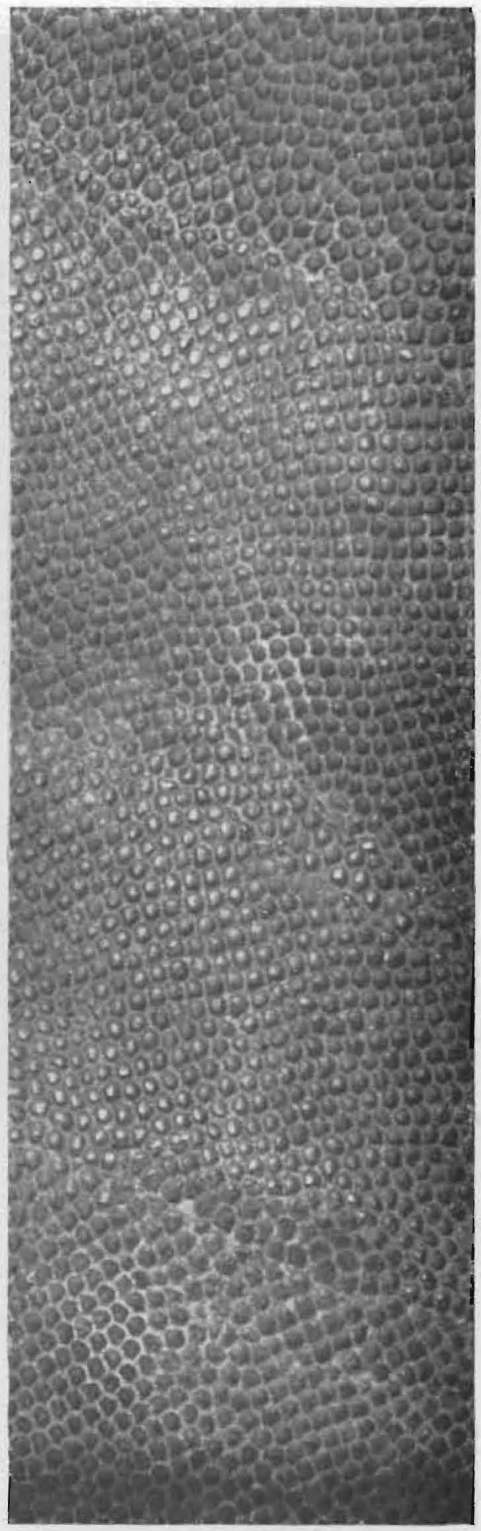
1



3



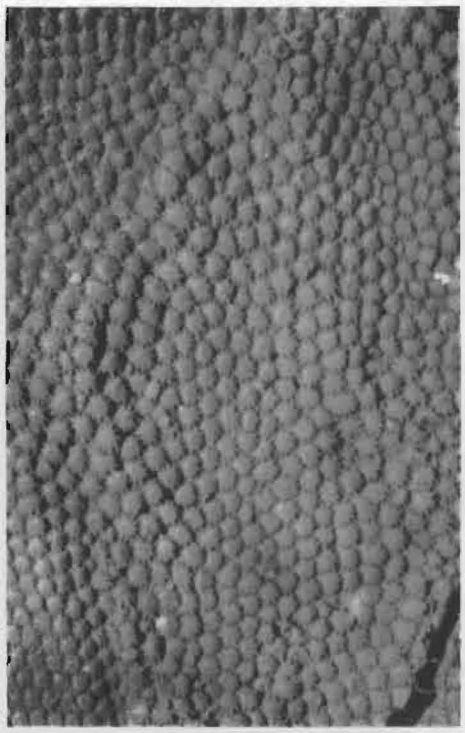
4



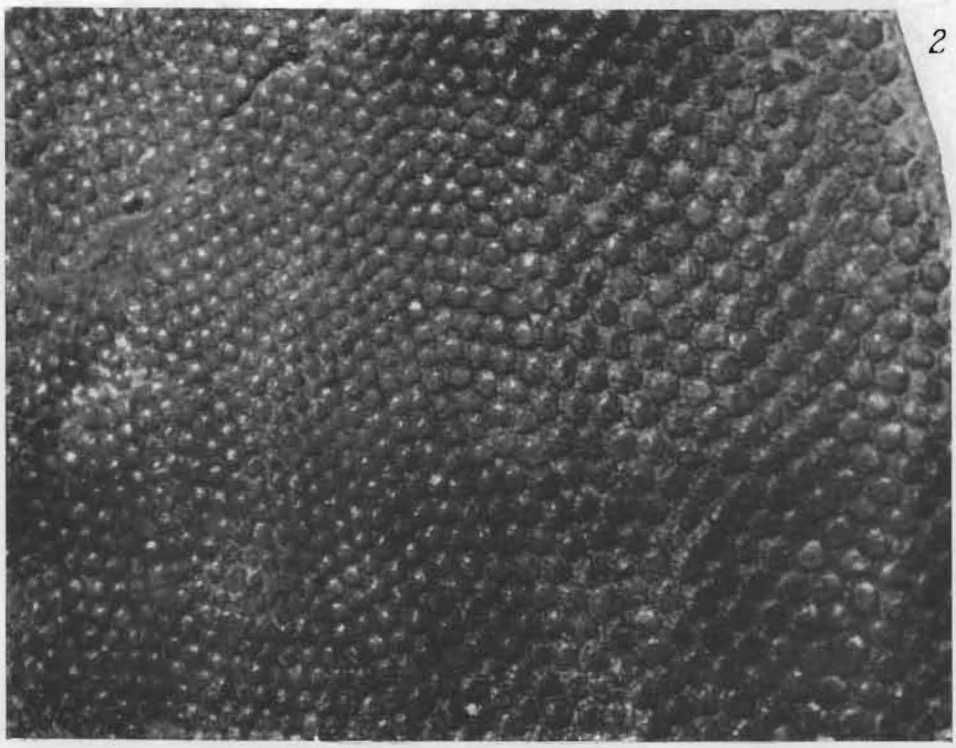
2



1

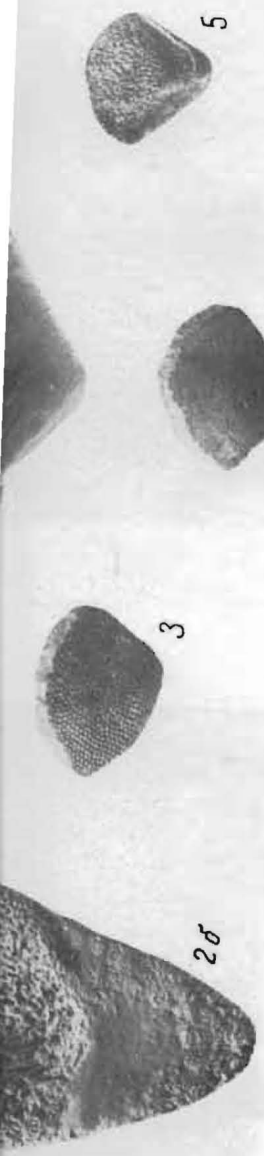


3

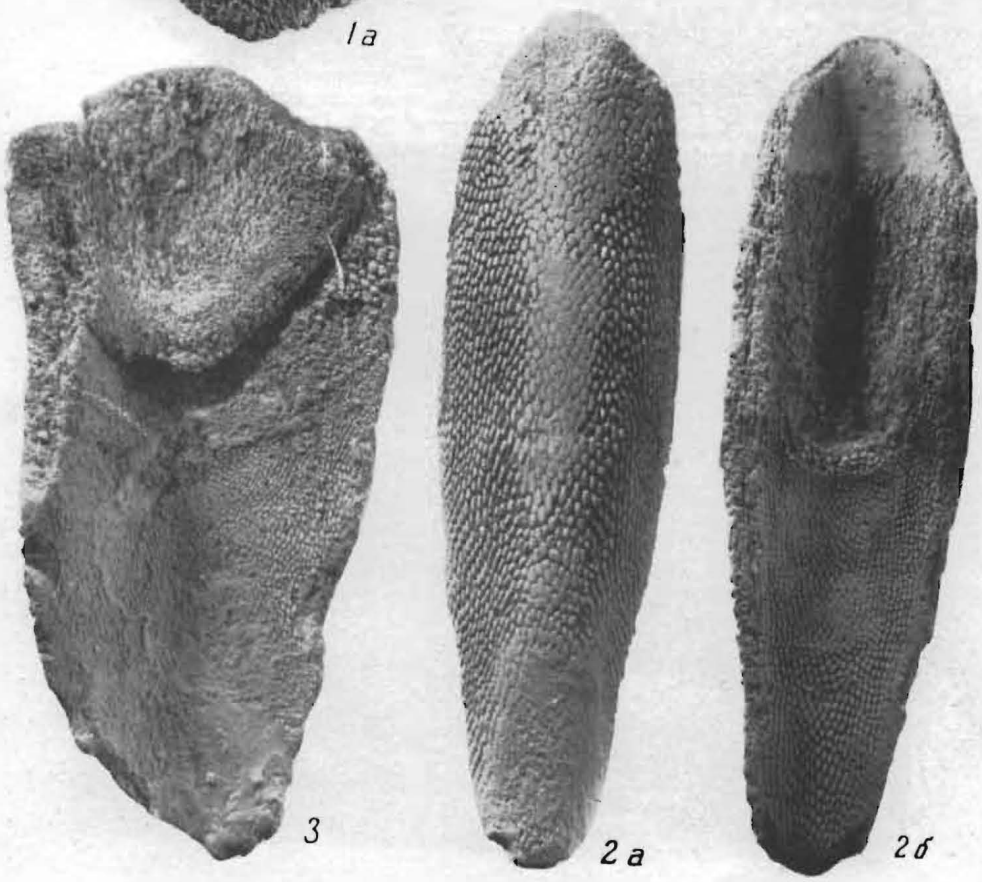


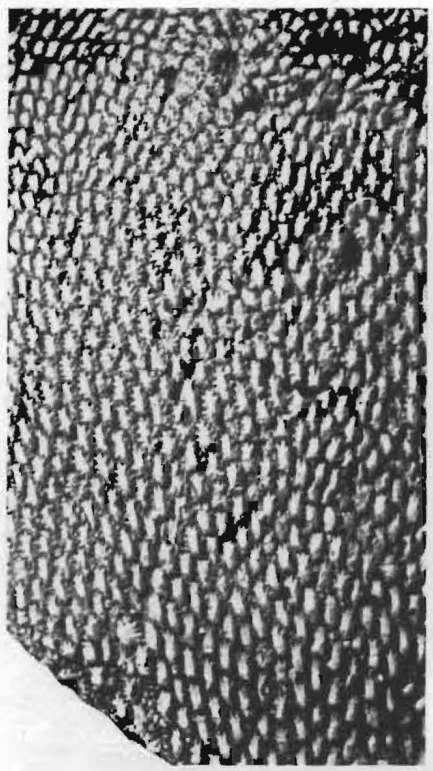
2

1
5
4
3
2b
2a

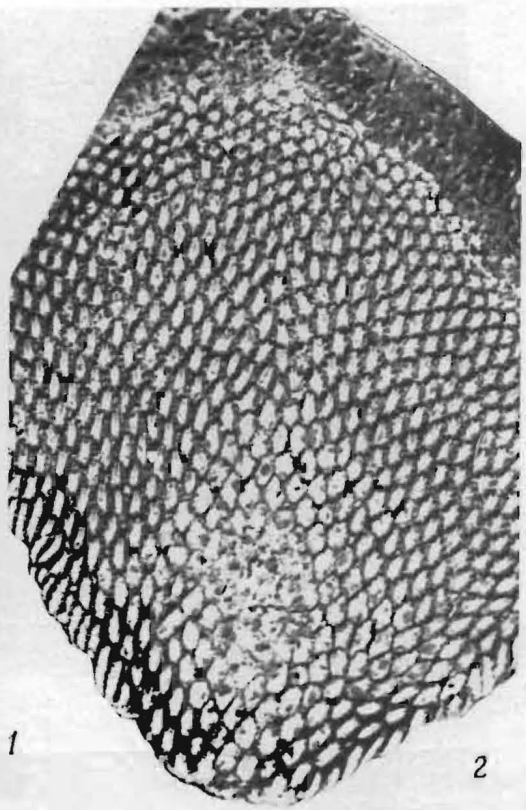

5
4
3
2б


1а
1б

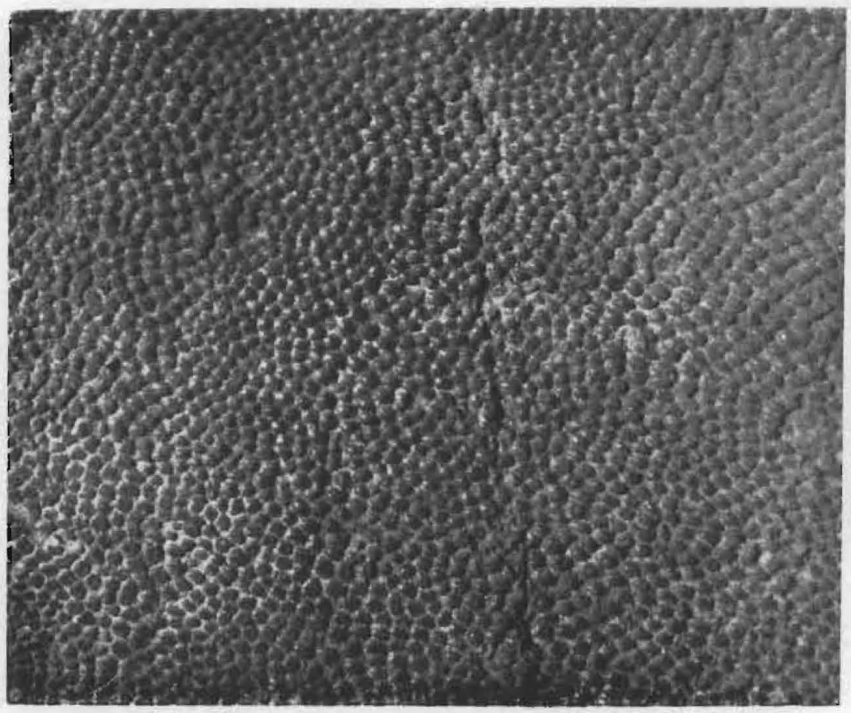

3
2а
2б



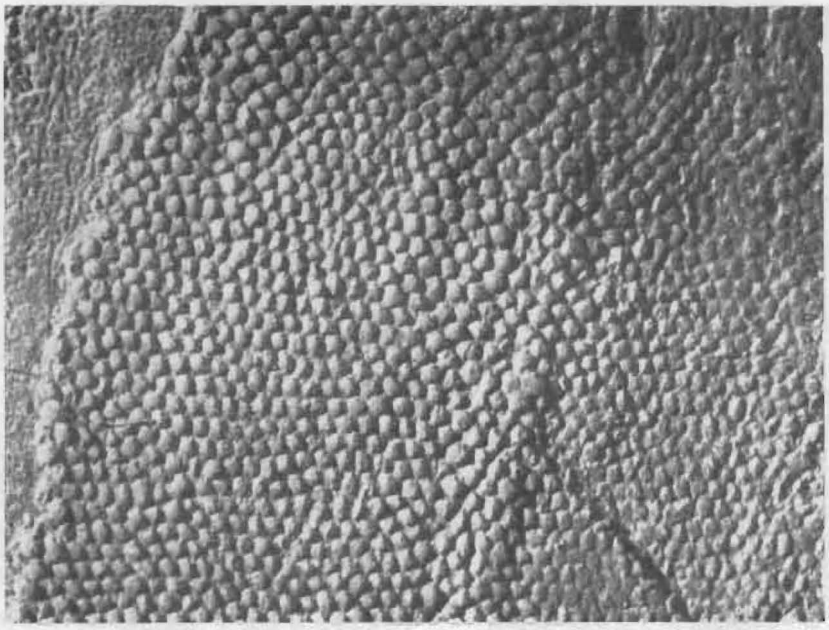
1



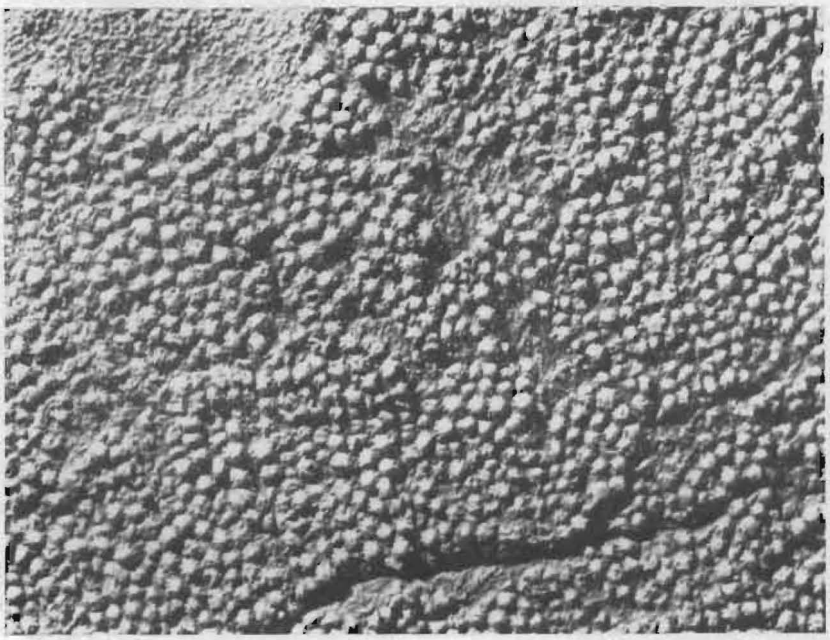
2



3



1



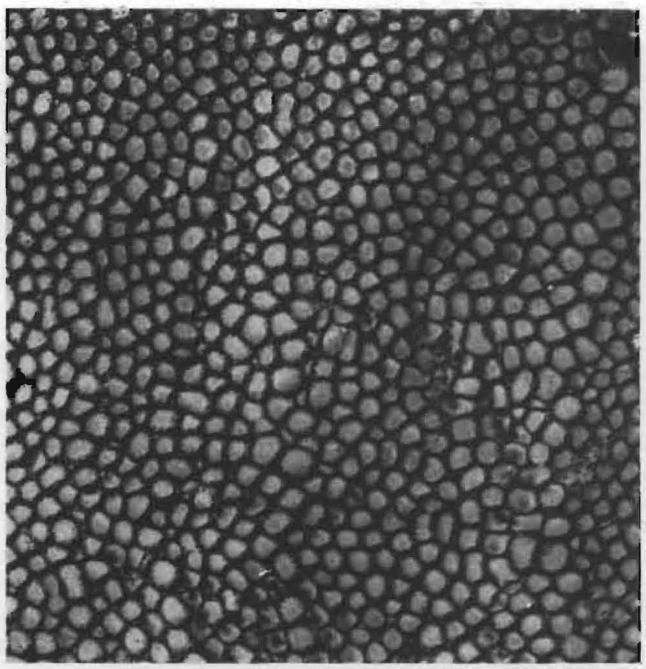
2



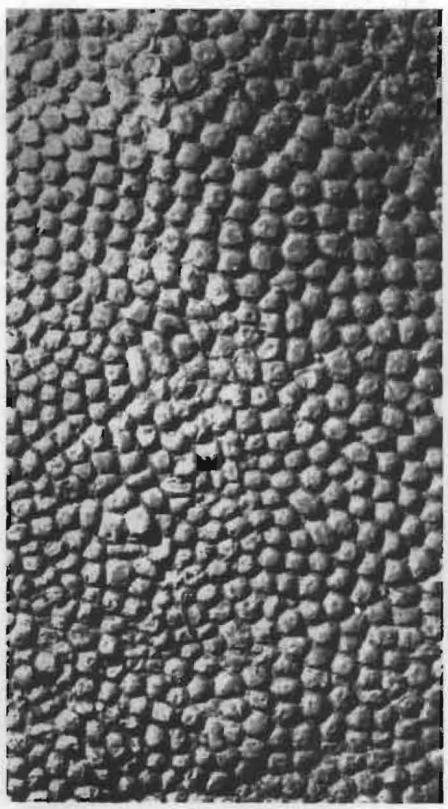
1



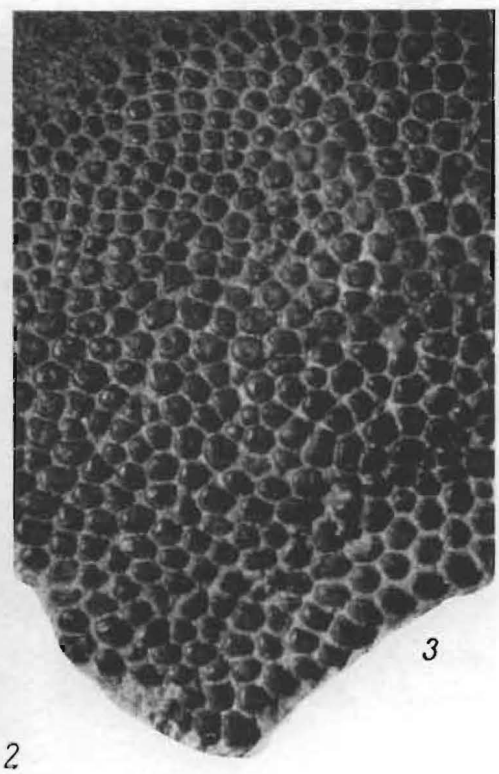
2



1



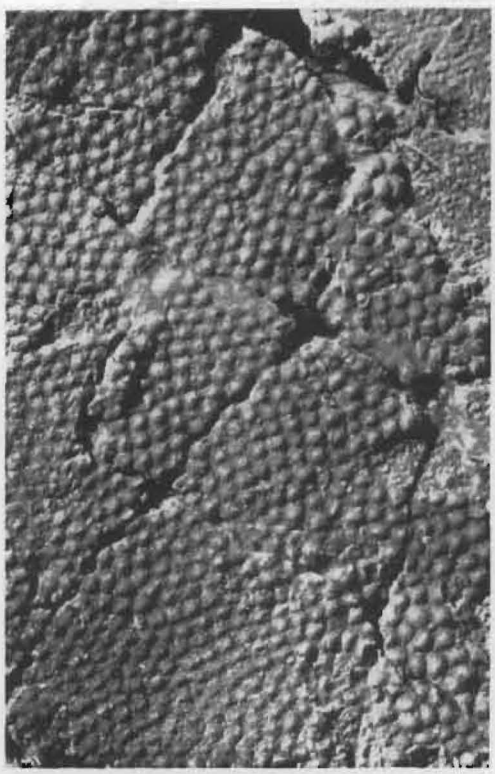
2



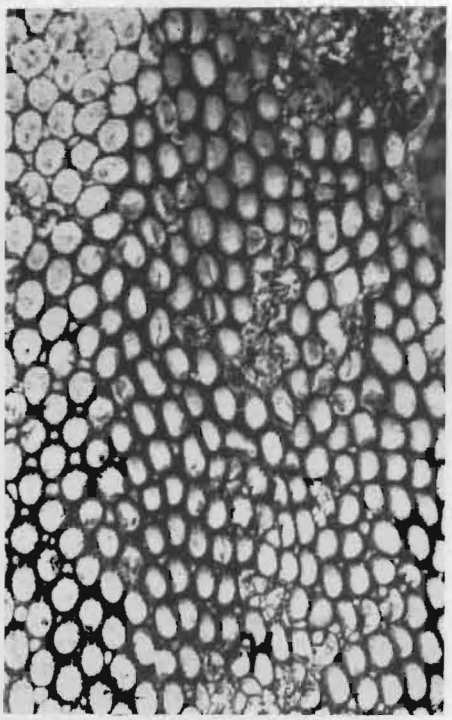
3



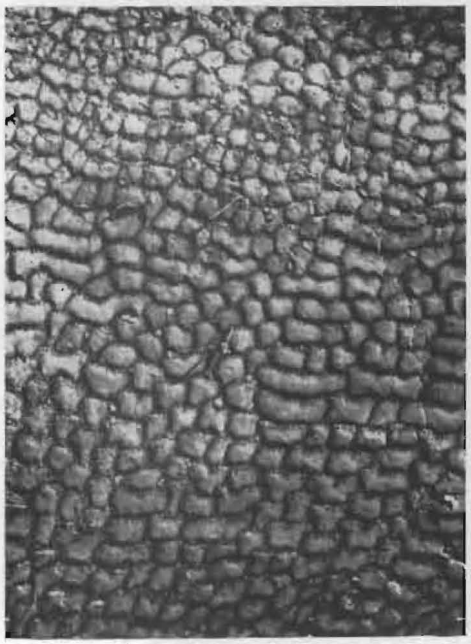
1а



1б



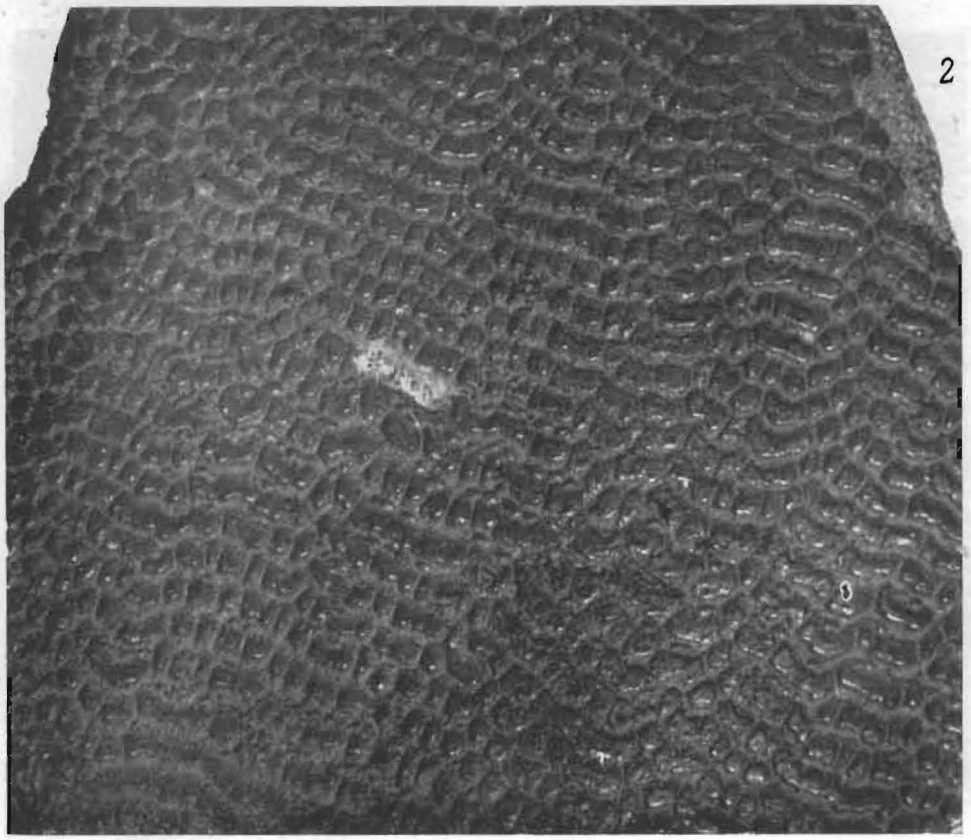
2



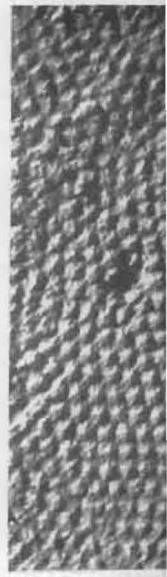
1а

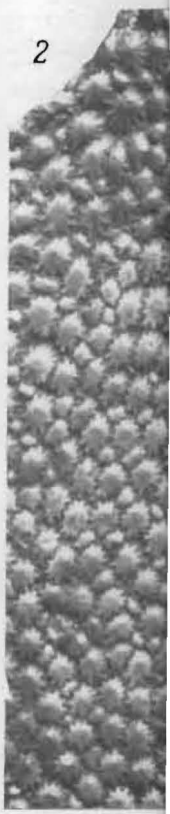


1б



2





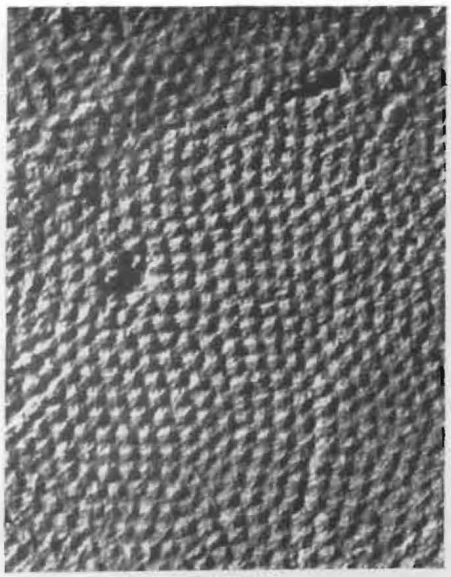
2



1б



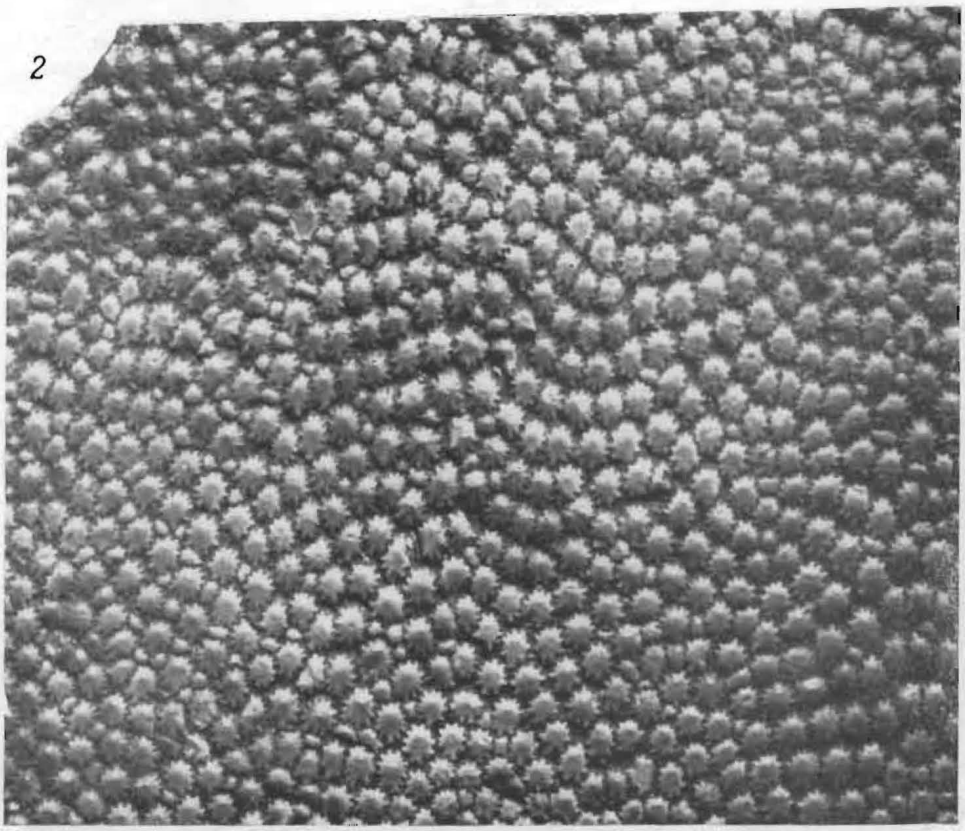
2



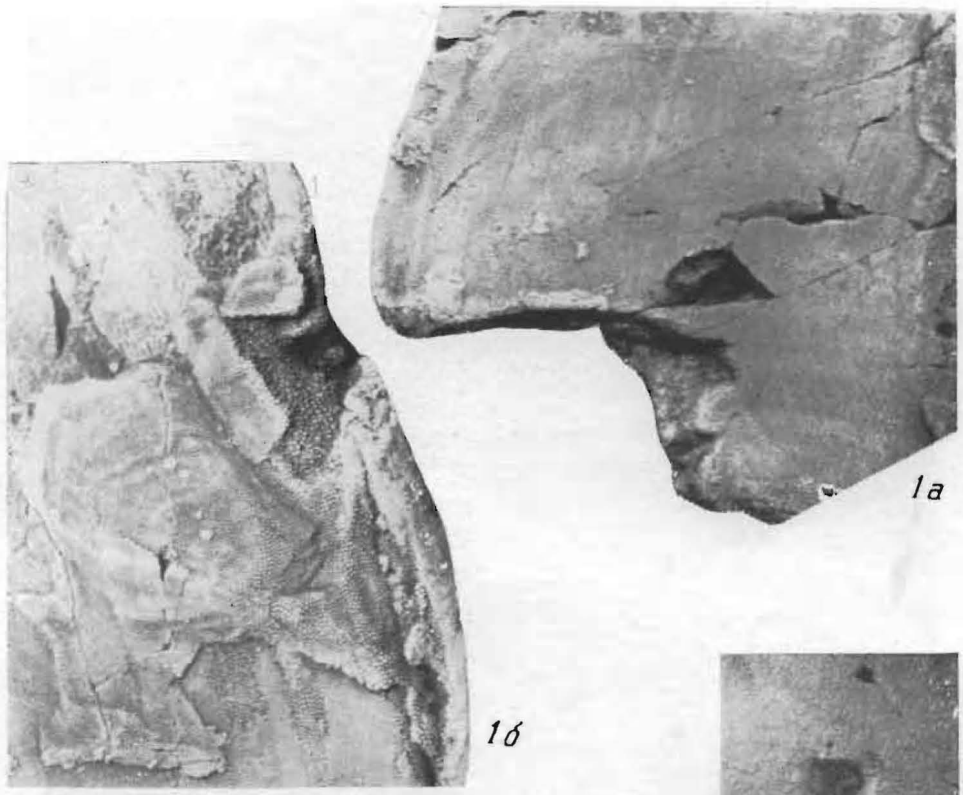
1а



1б



2



1а



1б



3а



2



3б

× 1. *а* — откушенный
со следом укуса. Р.

а же. Pi 237.
нике, × 1. *а* — внеш-

ешней (*а*) и с внут-
е слои. Pi 186.
е. Pi 181.

*а* — тессеры, × 1;
ва. Пыкси; в. девон,

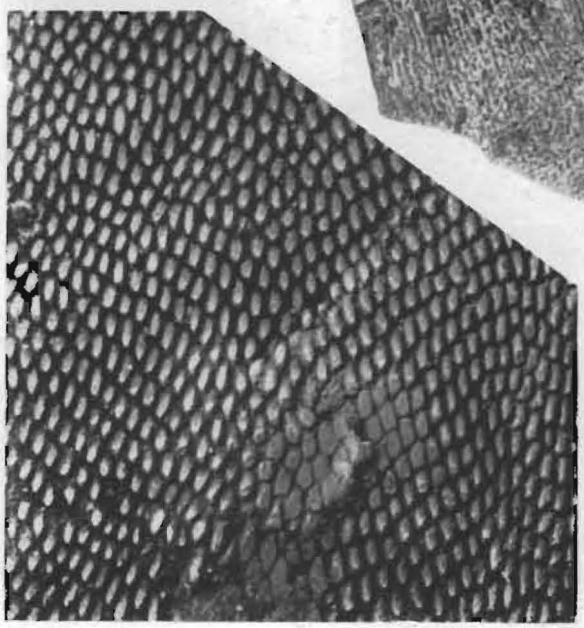
Р. Оредеж, Красная



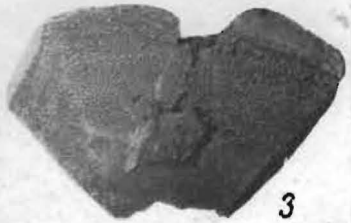
1а



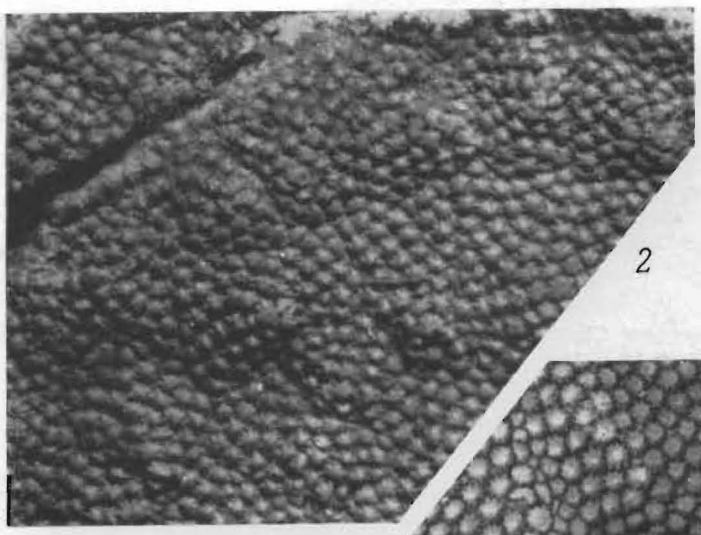
1б



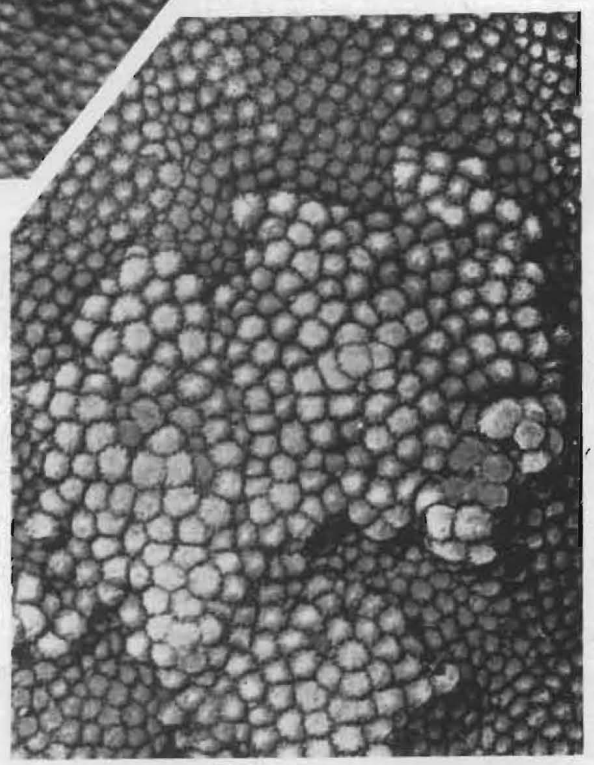
2



3



2



1б



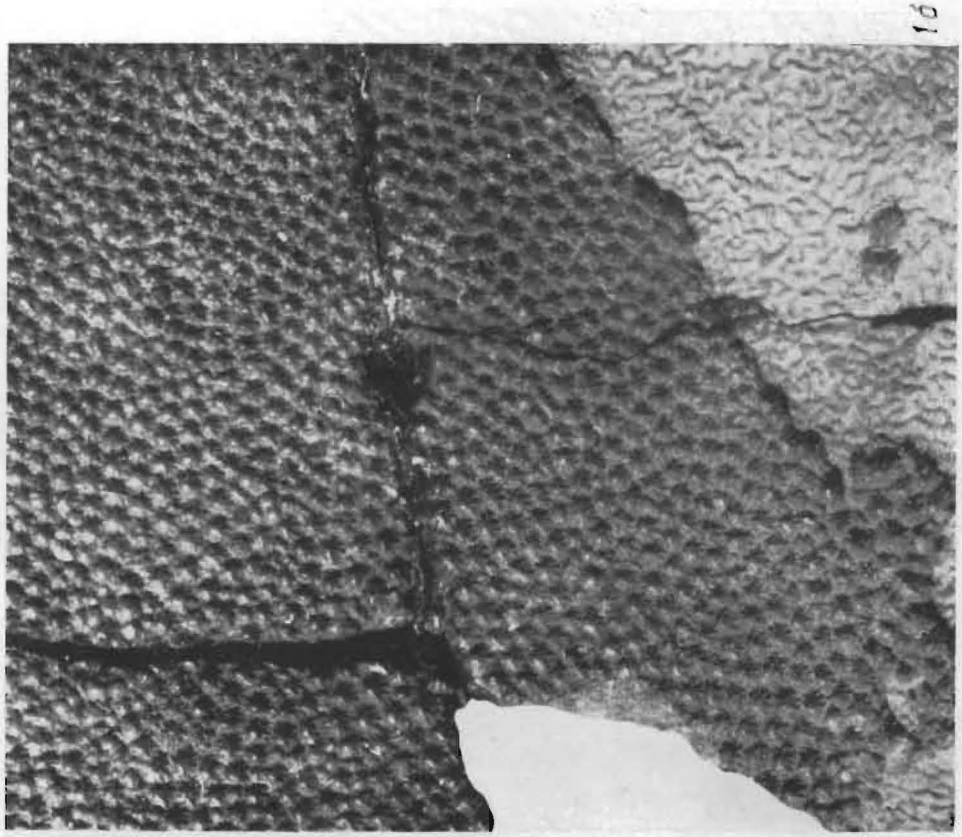
1а



1б



3



1б



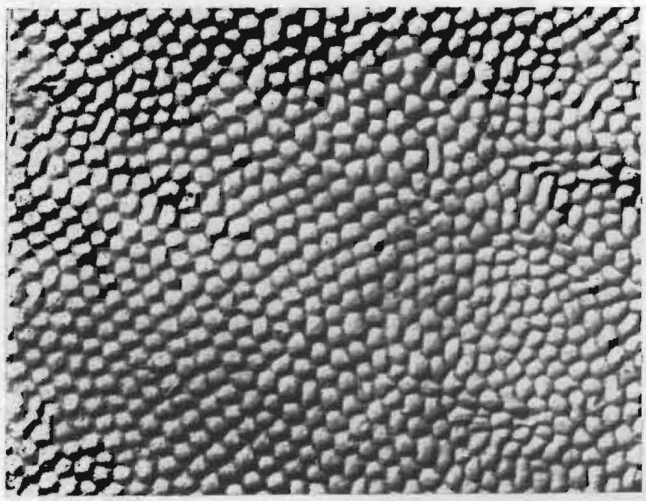
1а

×1, *б* — ×6. Р.
20/398.

иальной пластинки,
а, Берлин.
й пластинки, ×6.

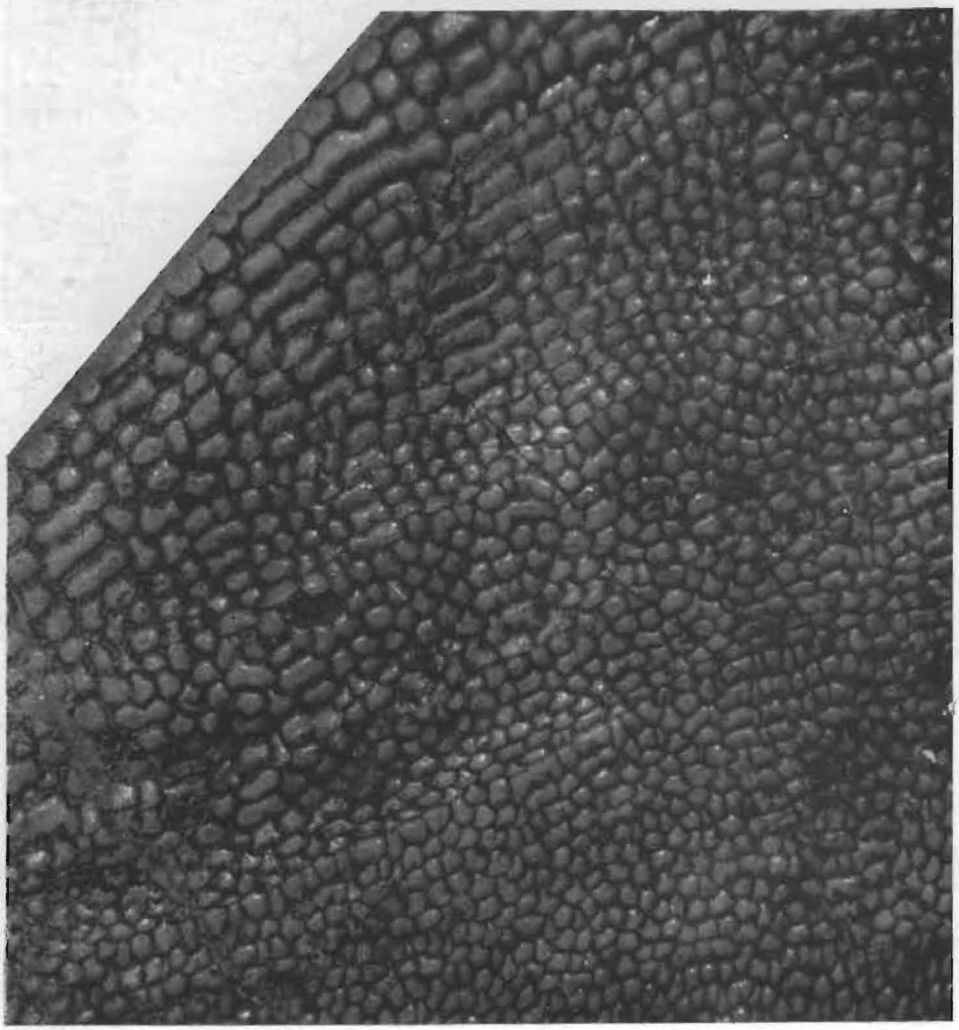
стинки, дорзальная

альная, *б* — вент-
онт. ГИ, Вильнюс,



2

1

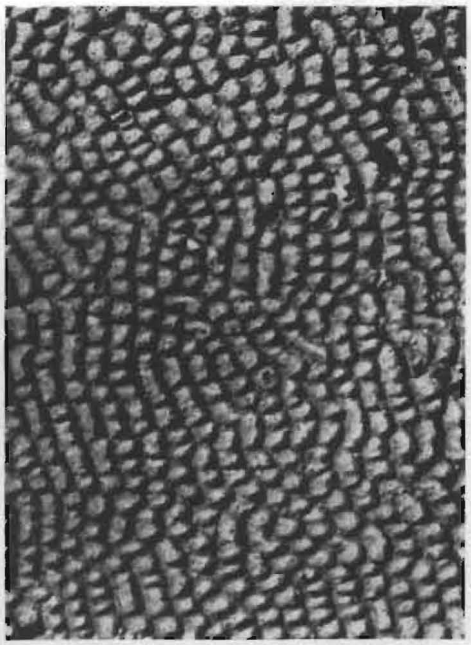




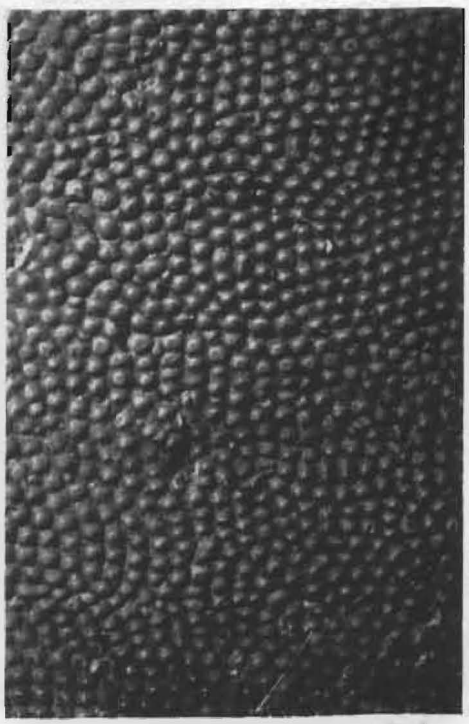
1



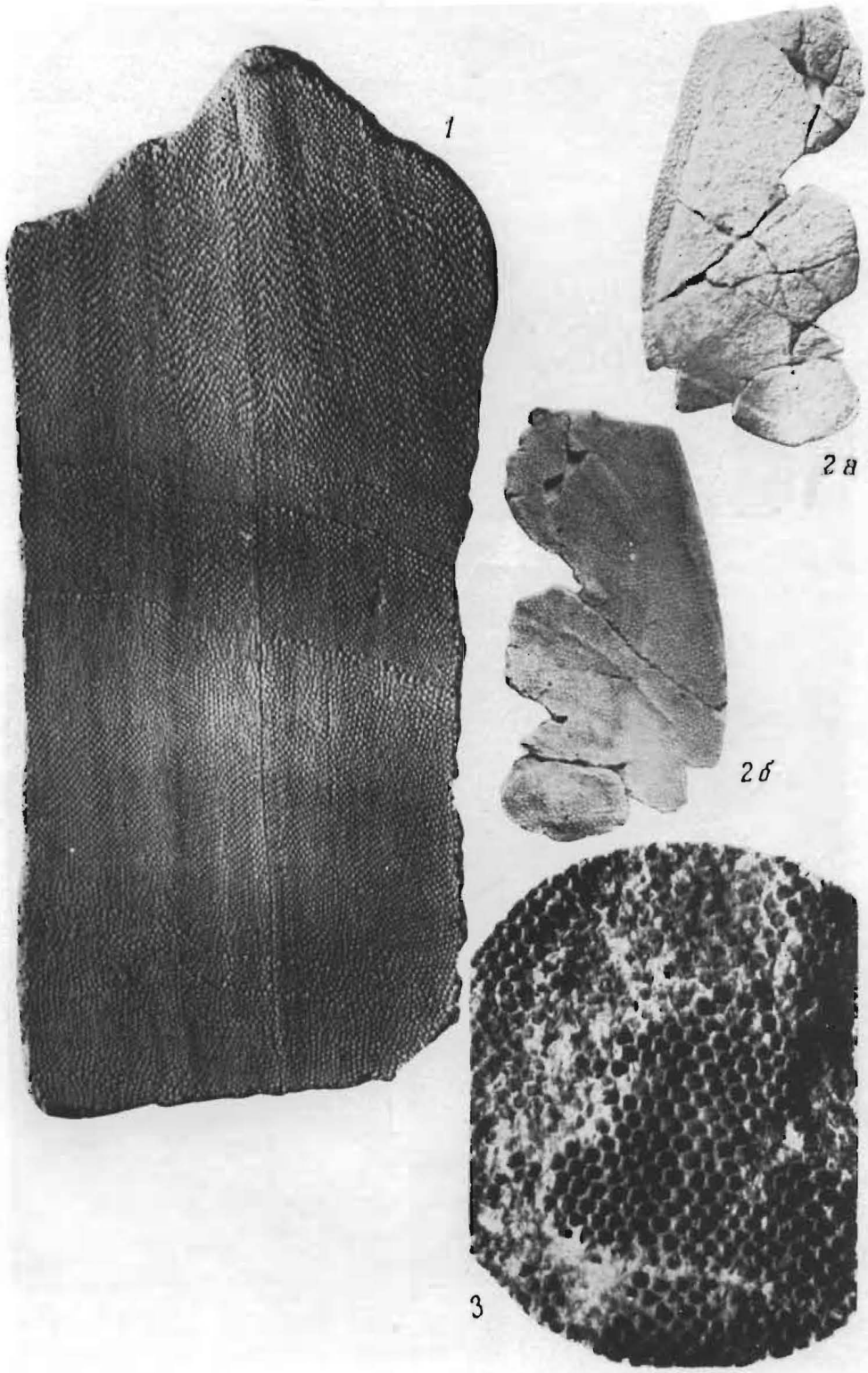
1



2 а



2 б




астники, вентральная
(дорзальная сторона

*а* дорзальная,
оссе; в. девон, амаг-

ной пластинки, × 6.
321.

стороны бранхиаль-
нские слои. ПИН,

стники налево, × 6.

она; в. девон, шияя-

пластинки, × 6. Р.

Геол. музей ун-та,

Pi 183.
Р. Пяліша; в. де-

2. Оттуда же. ГИ,



1



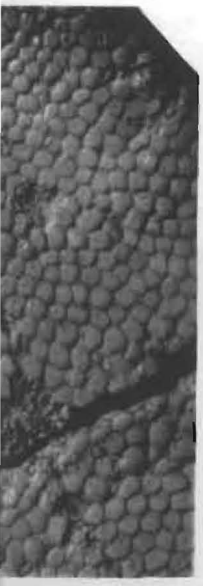
2



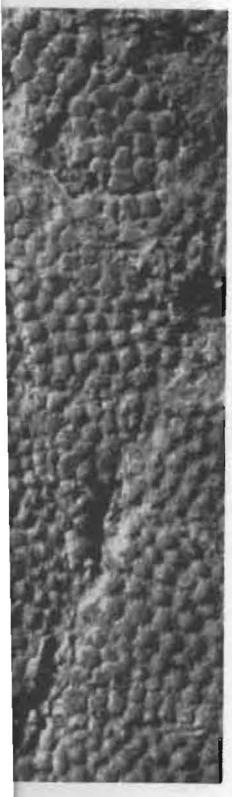
3



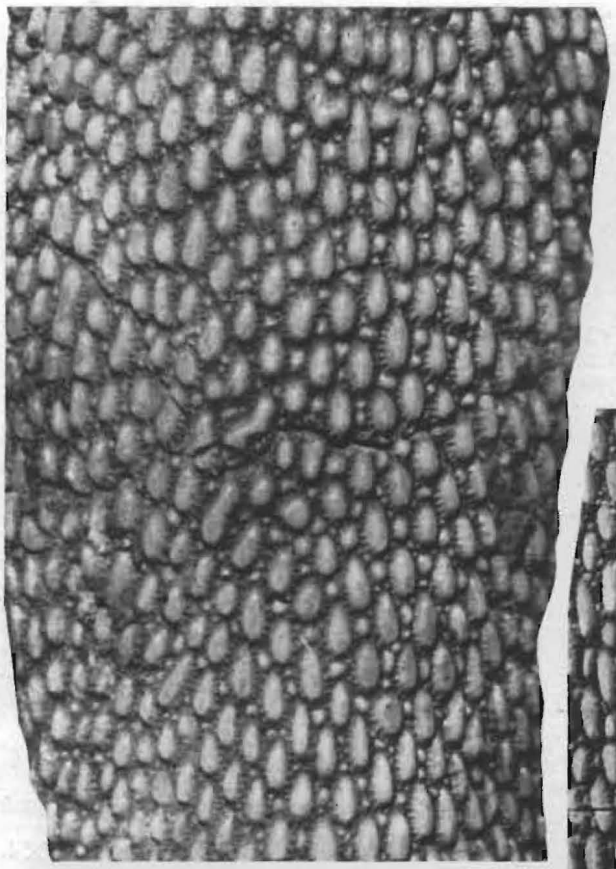




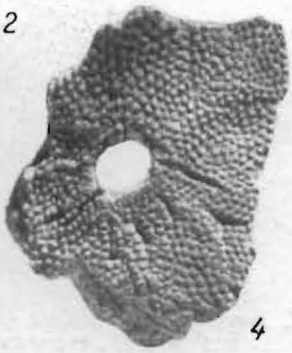
1



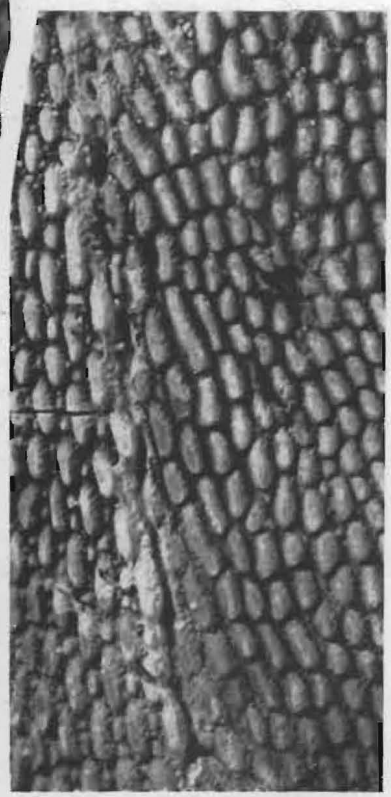
3



2



4



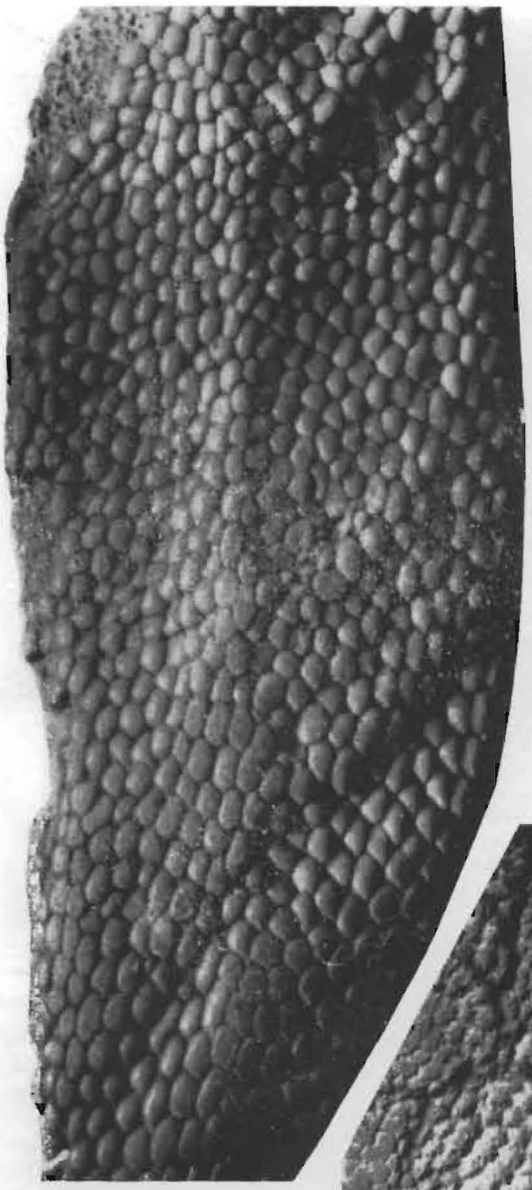
3



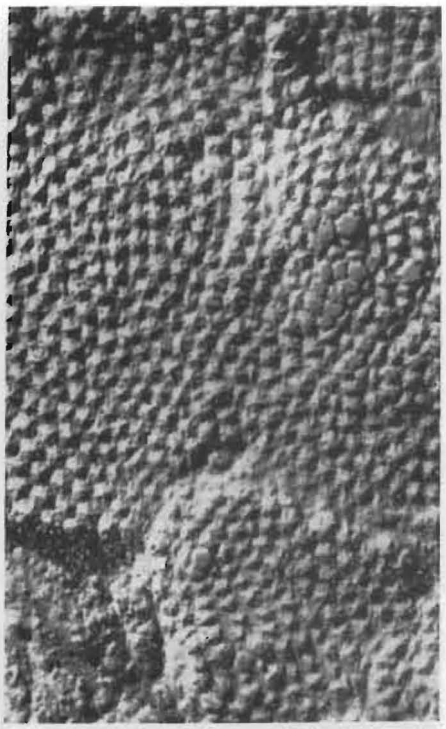
1



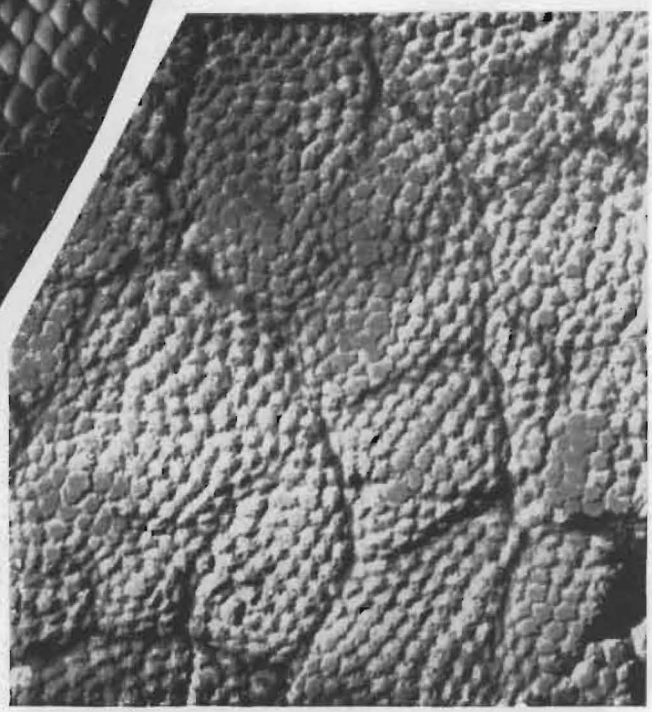
5



1



2а



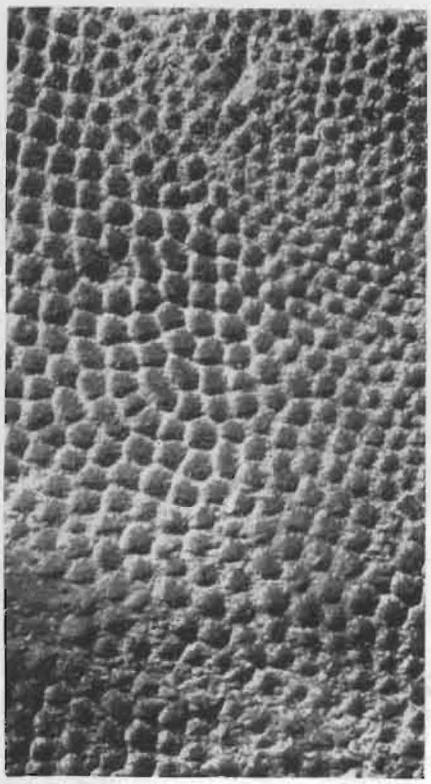
2б



1



2в



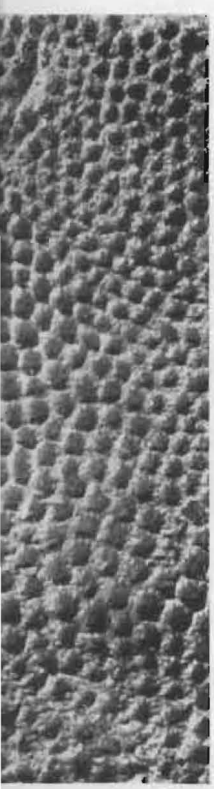
2б



2а



1

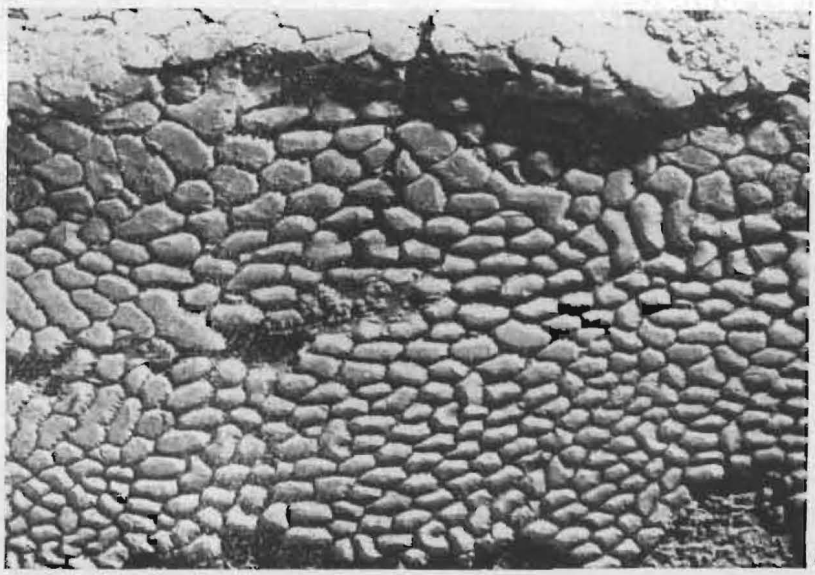


2 б

2 а



1



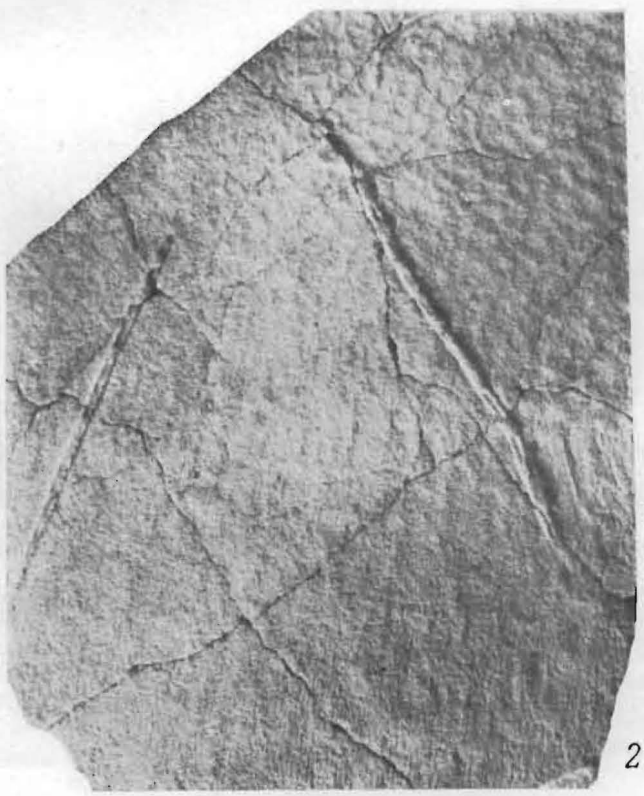
2



3



1



2

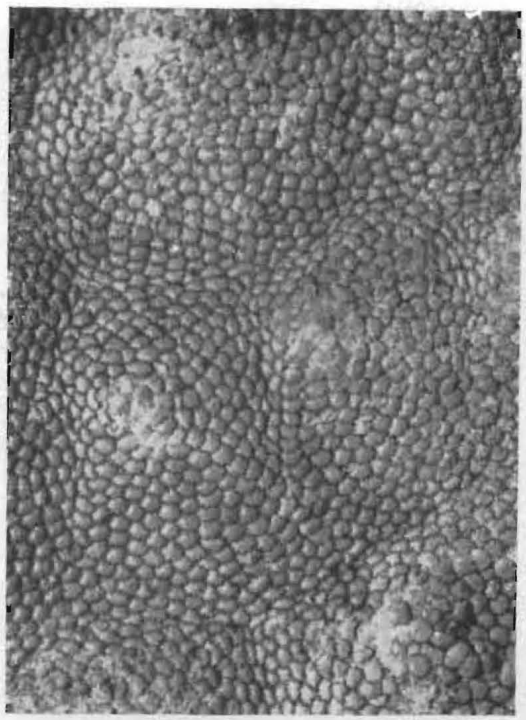


3





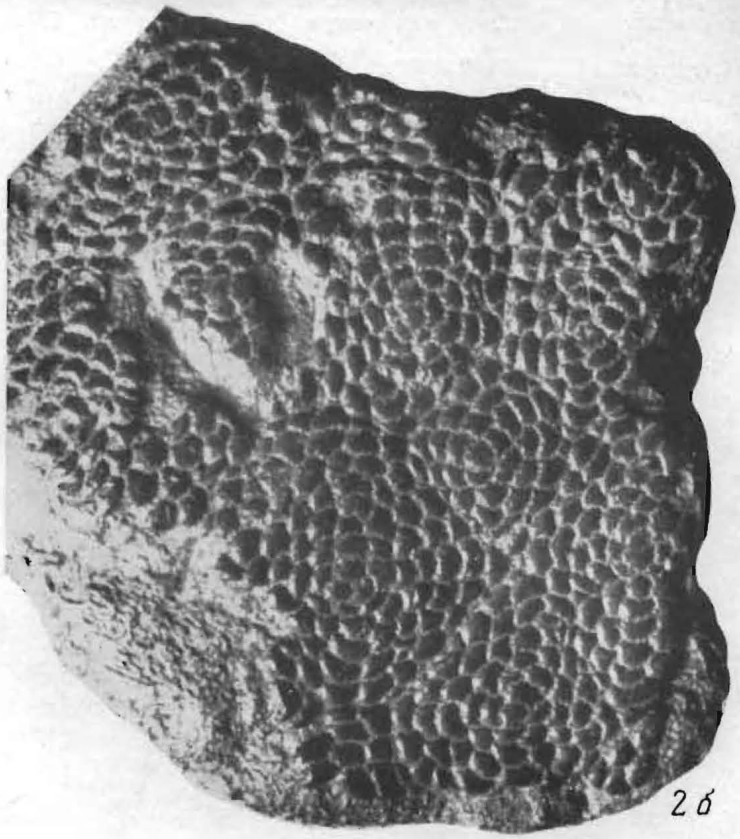




1б



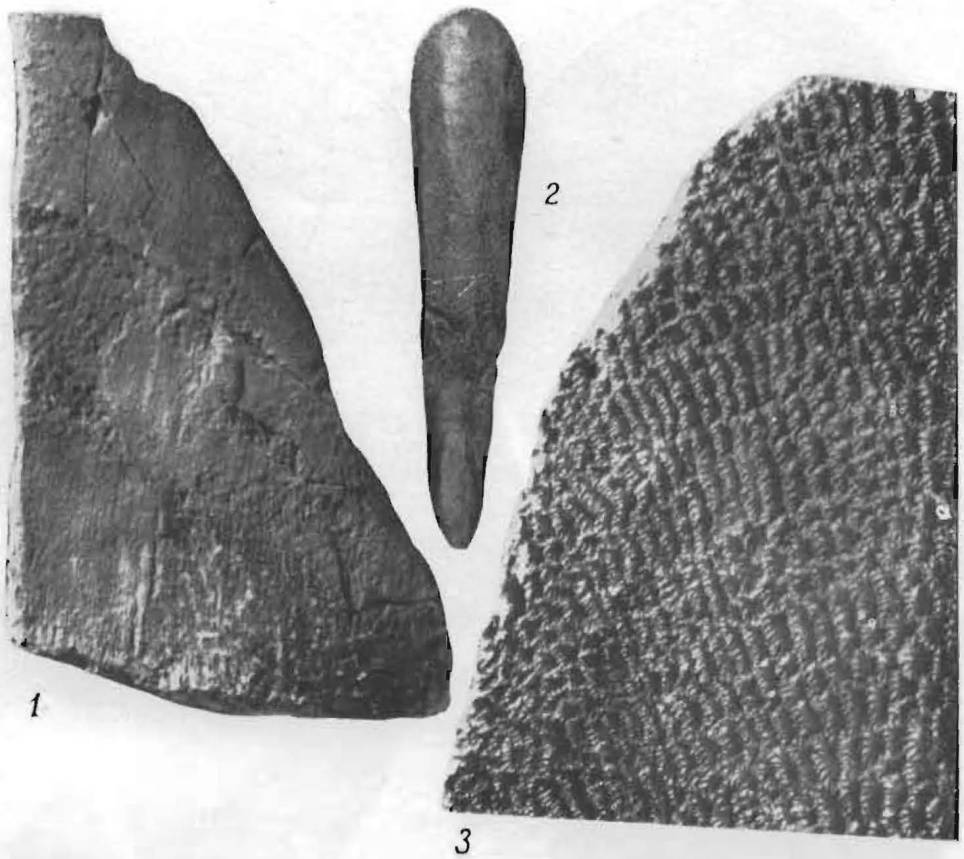
1а



2б



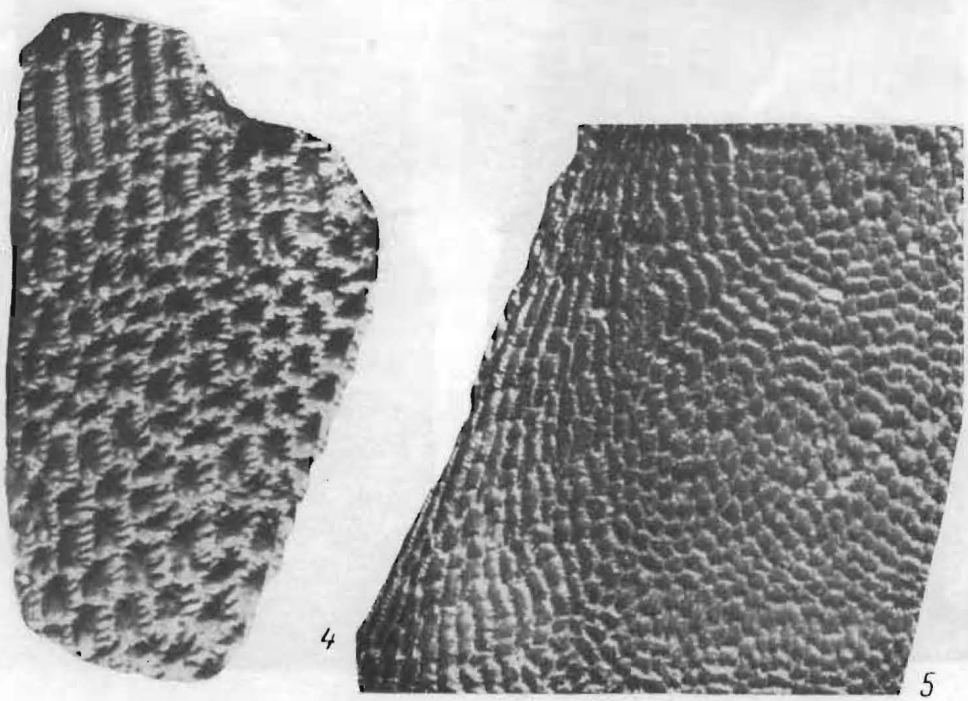
2а



1

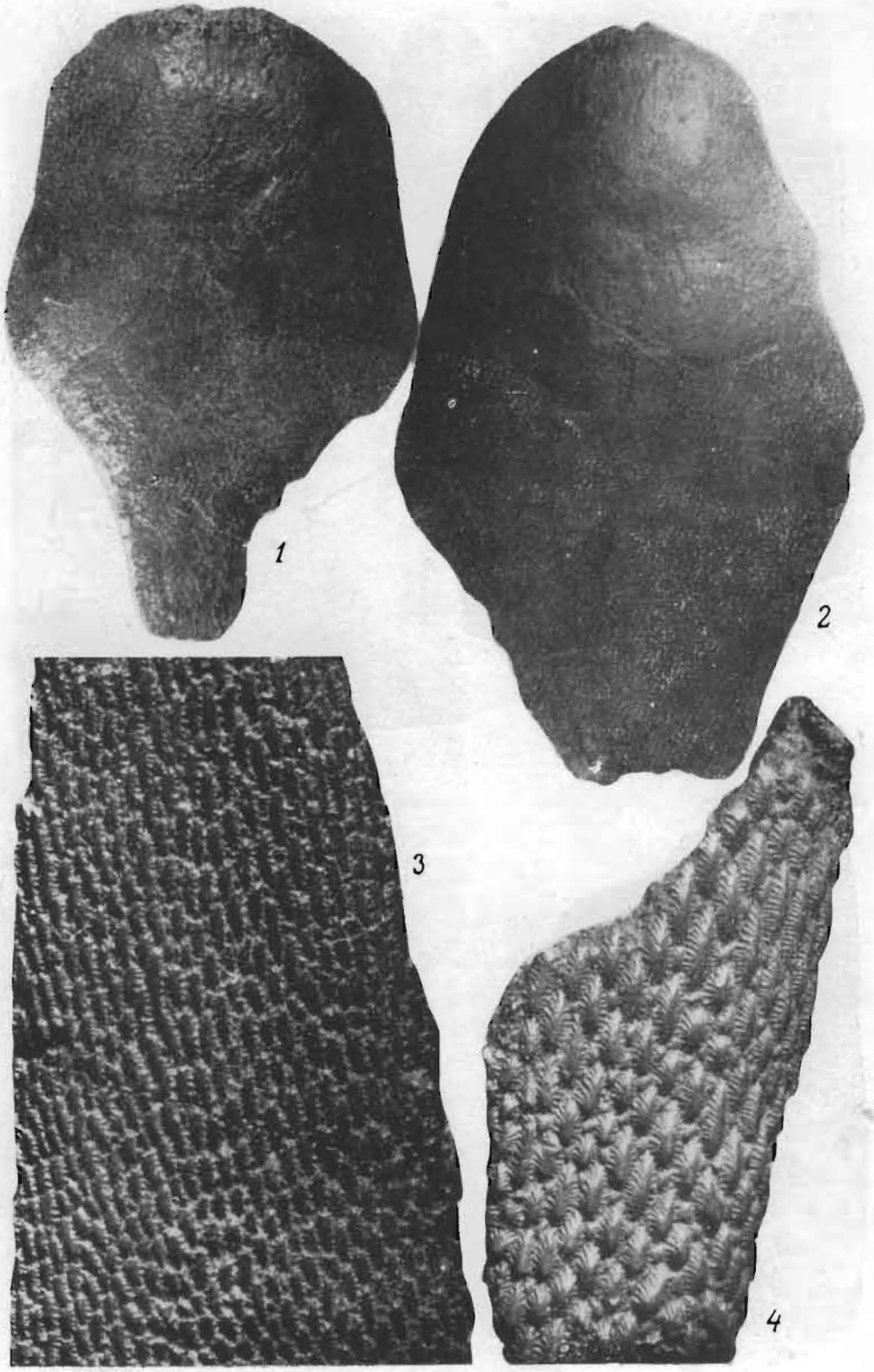
2

3



4

5


1
2
3
4


2б

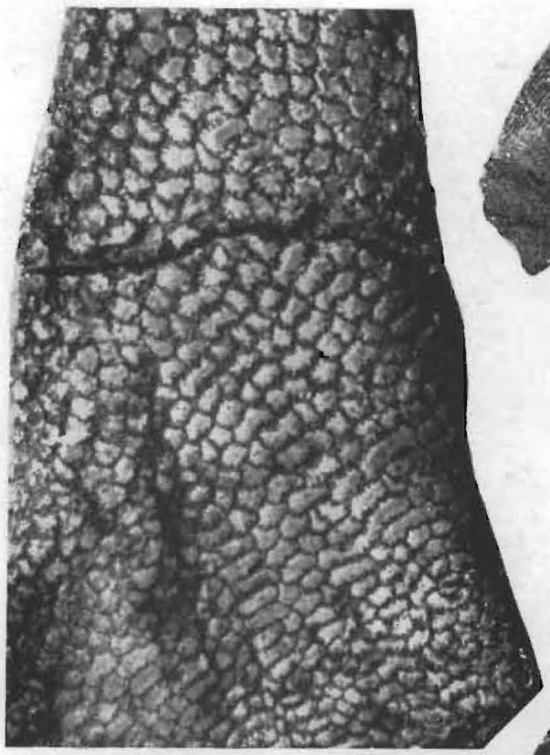




2



4



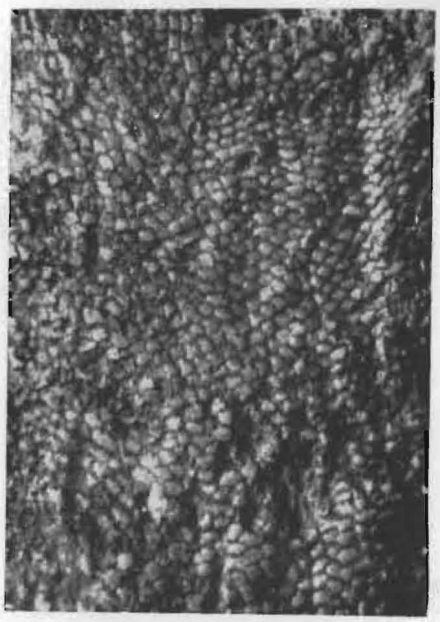
2б



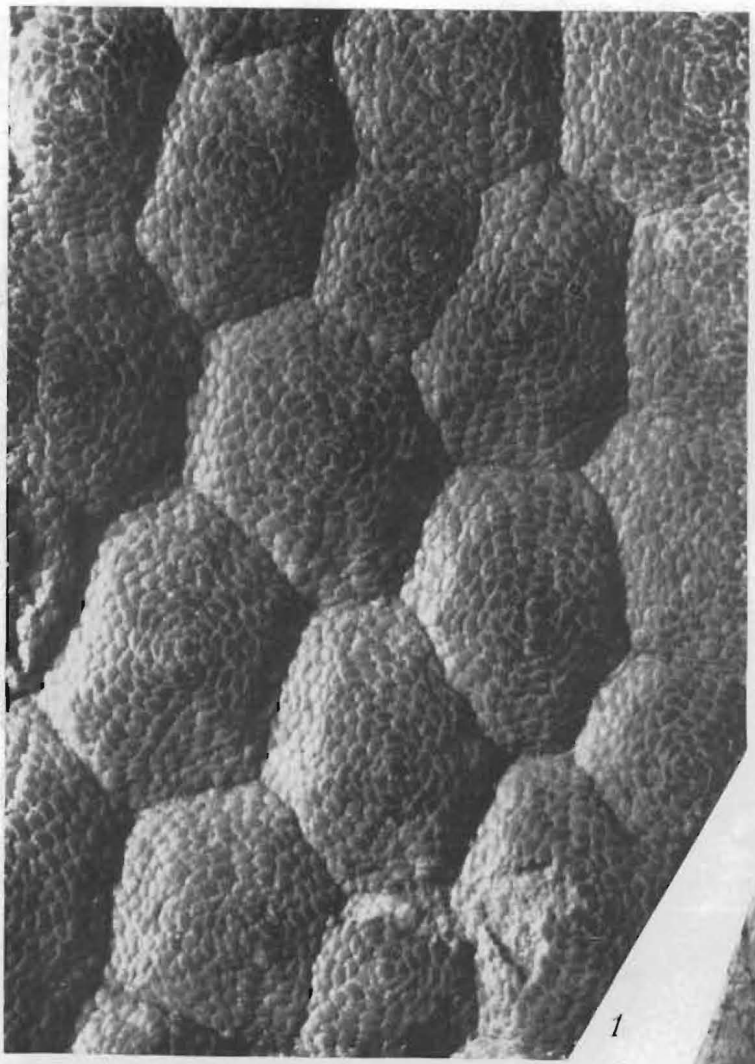
1



2а



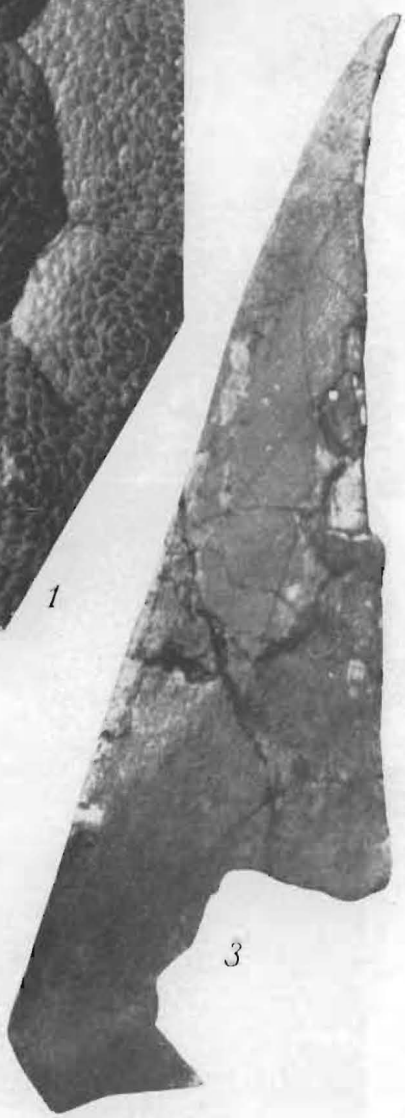
2в



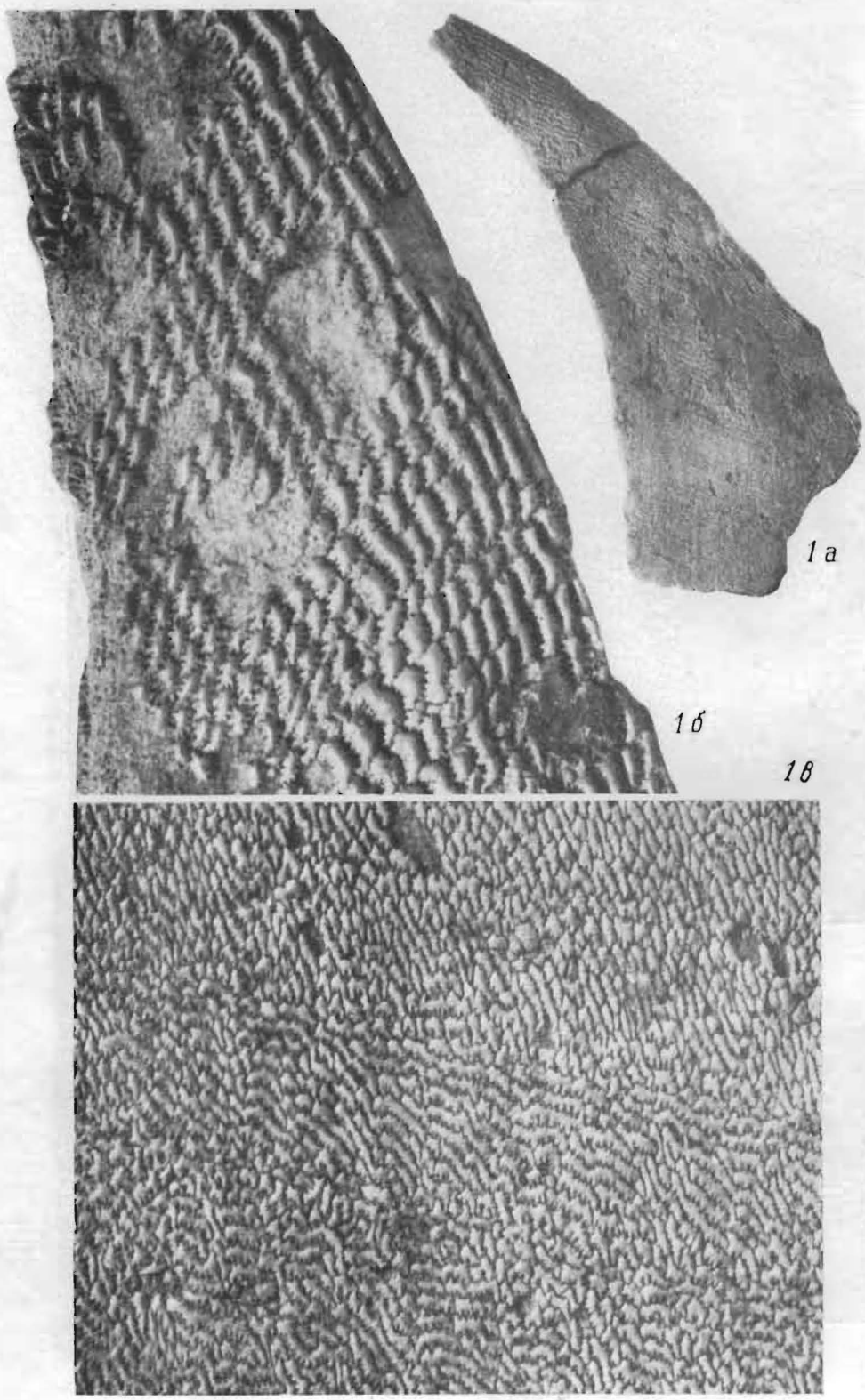
1



2



3

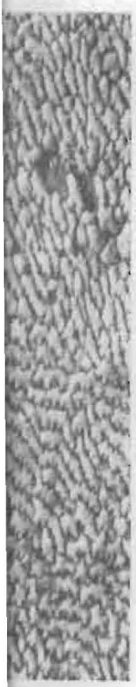

1а
1б
1в



1a

б

1в

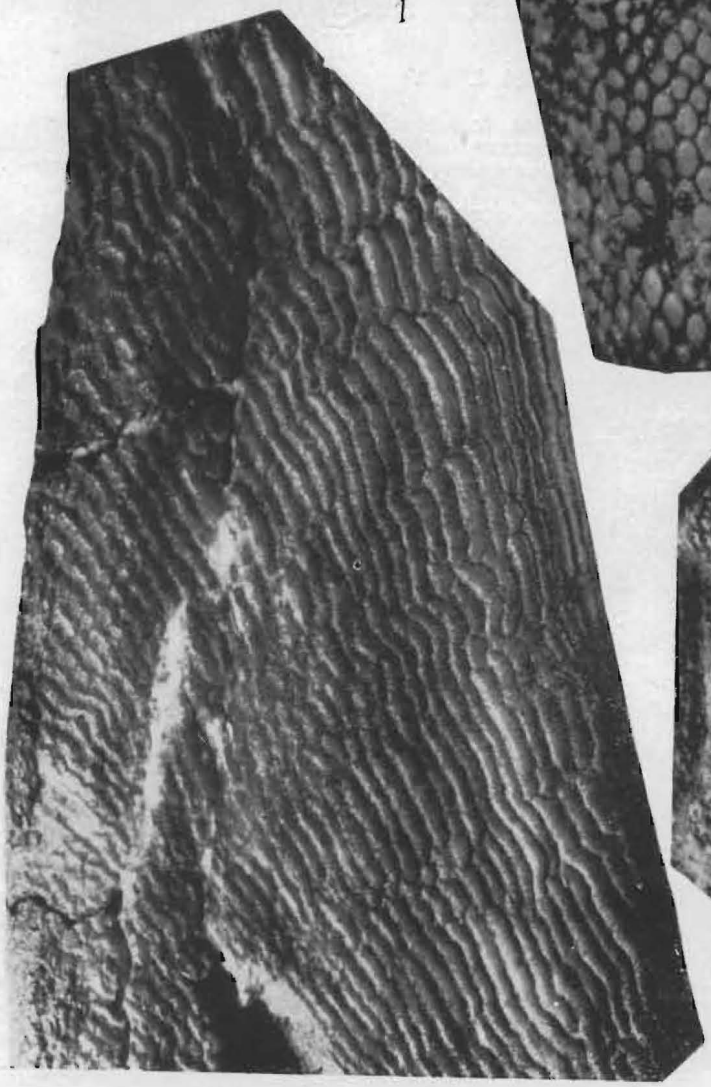




1



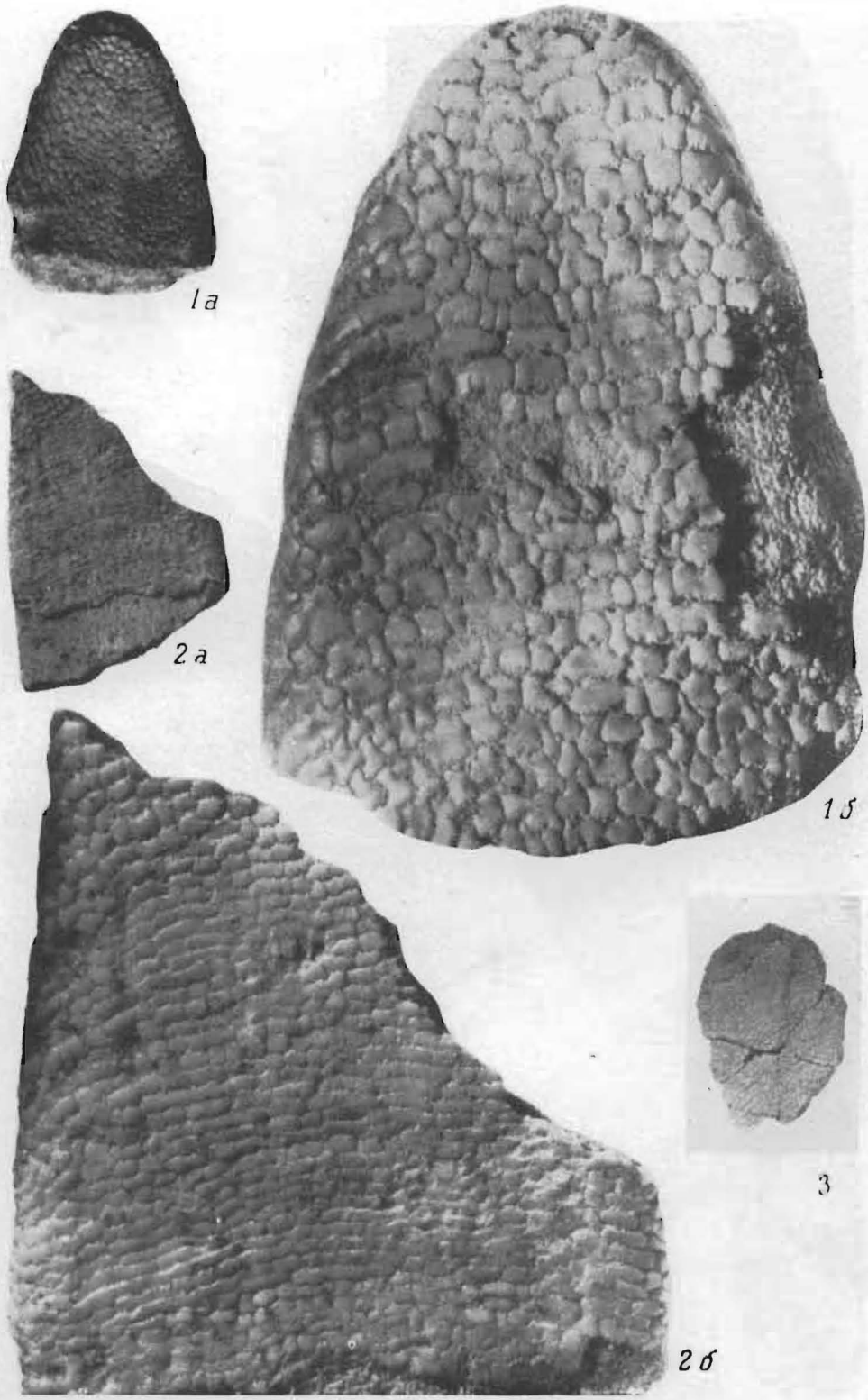
2



3



4



1а

1б

2а

2б

3

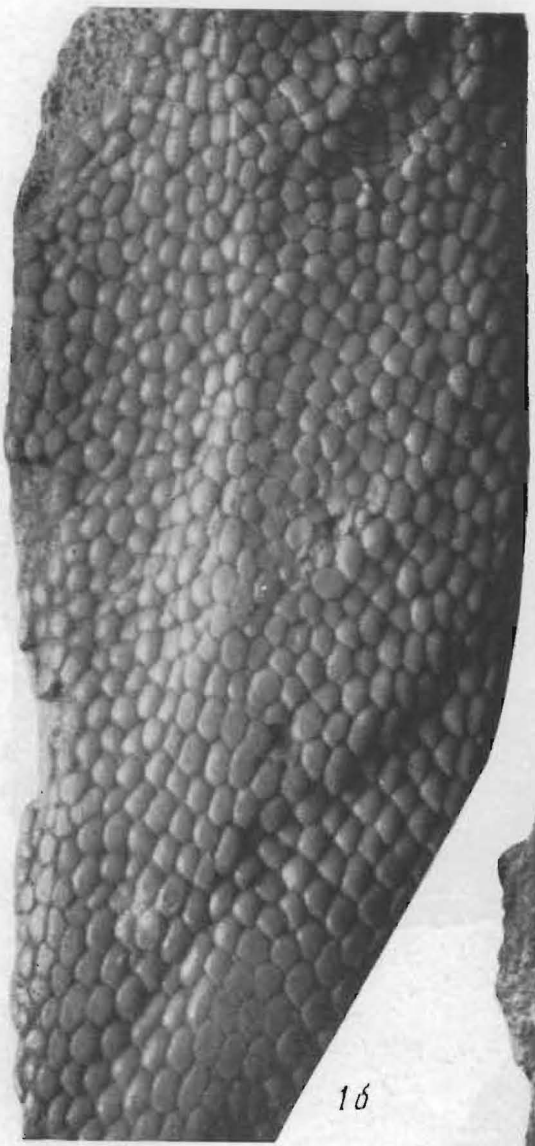
дистальная часть. Онежское оз., Ан- колл. М. Б. Едем-

рона. а — ×2, о.

× 6. Р. Великая, 0/403.

— дорзальная сто- еверный Каменный № 220/830, колл.

а, дорзальная сто- ские слои. ПИН, № 1634/10.



1б



1а



2а



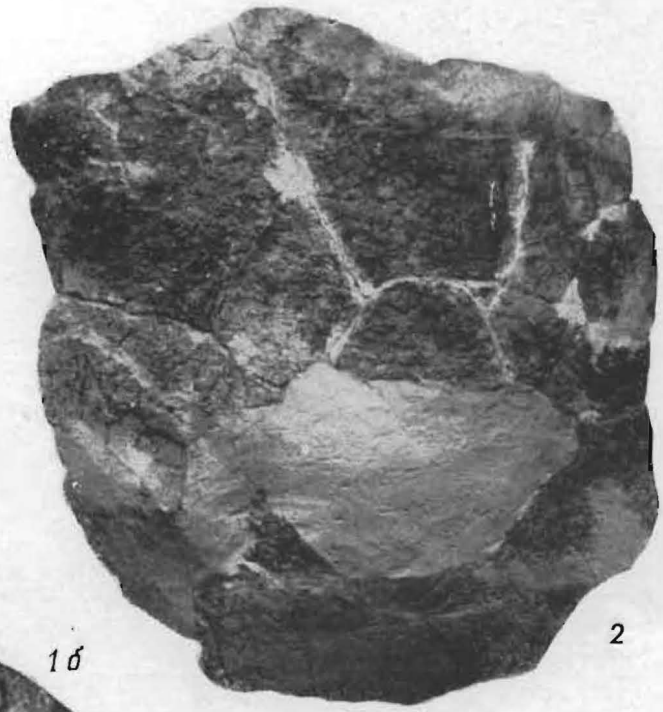
2б







1 а



2



1 б

3

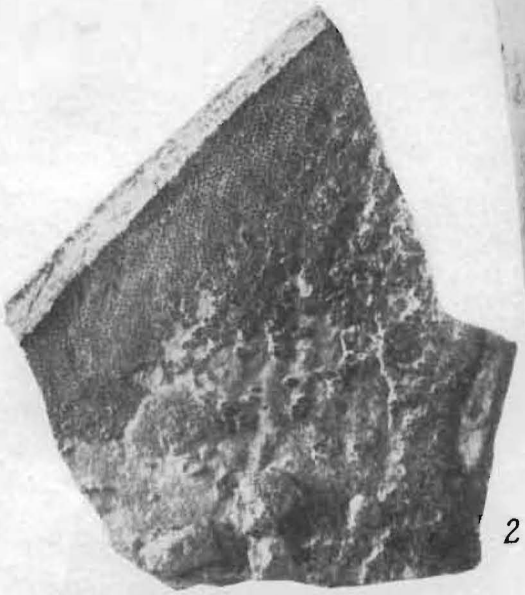




2 б

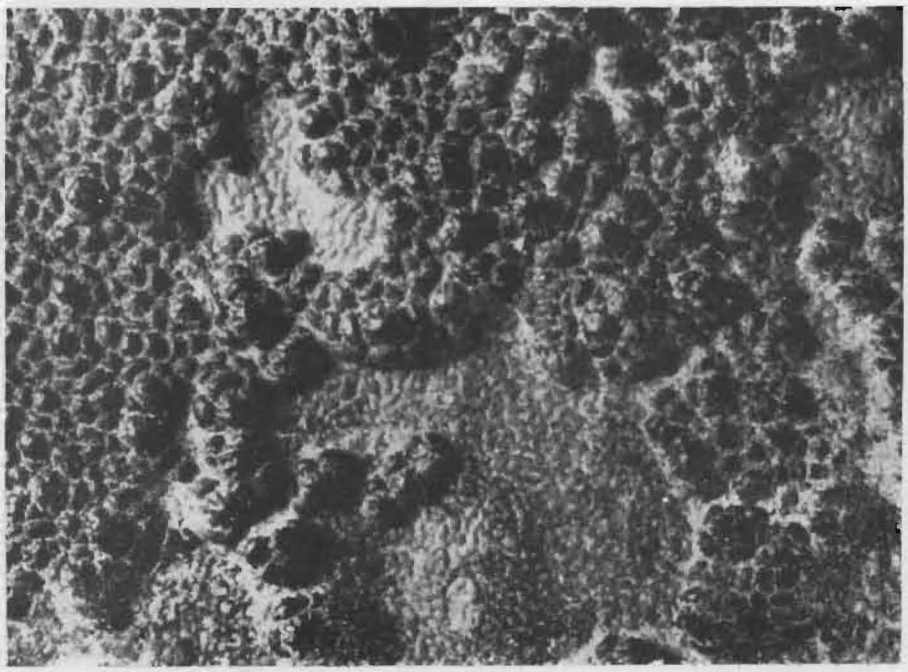


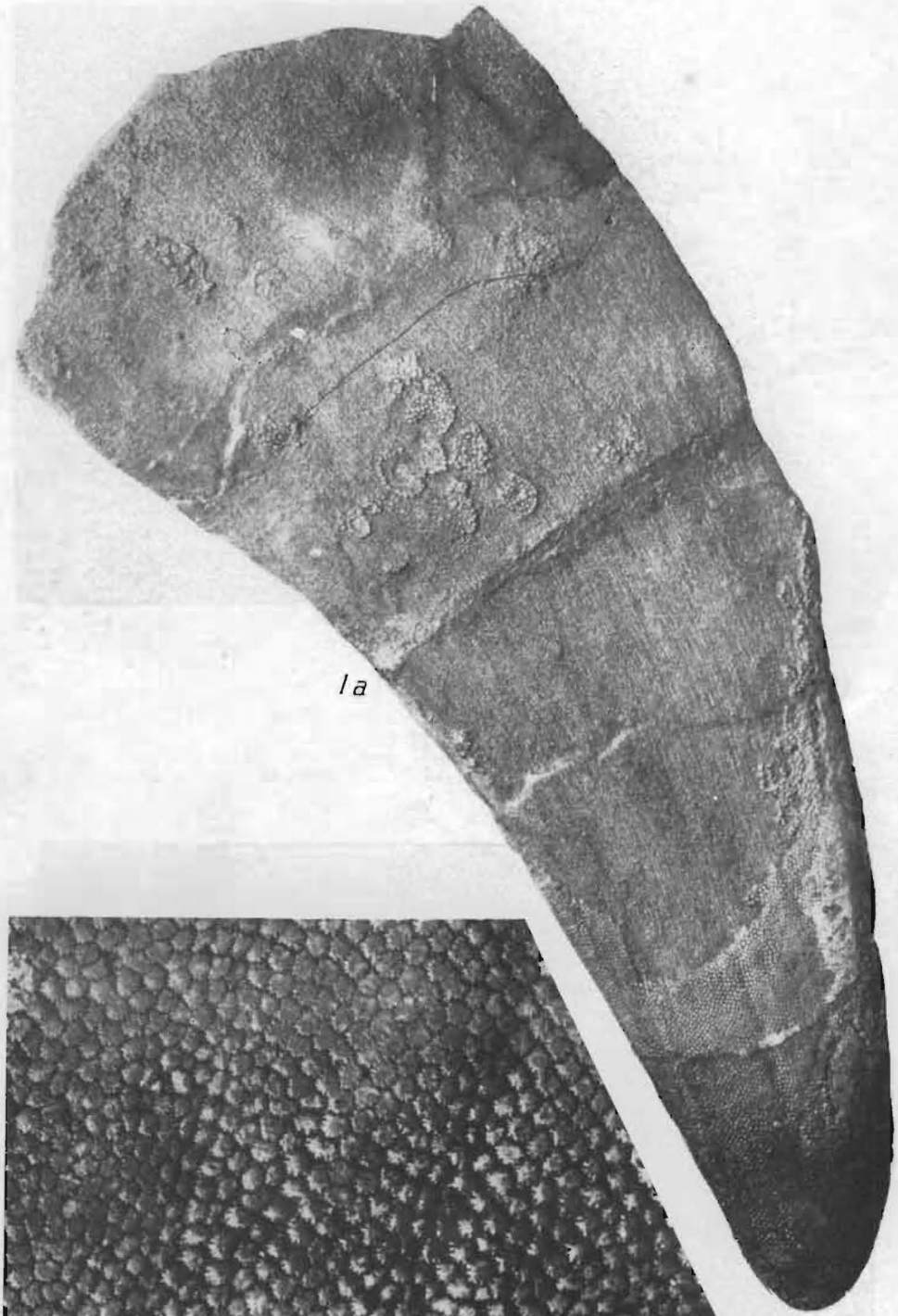
1



2 а

2 б



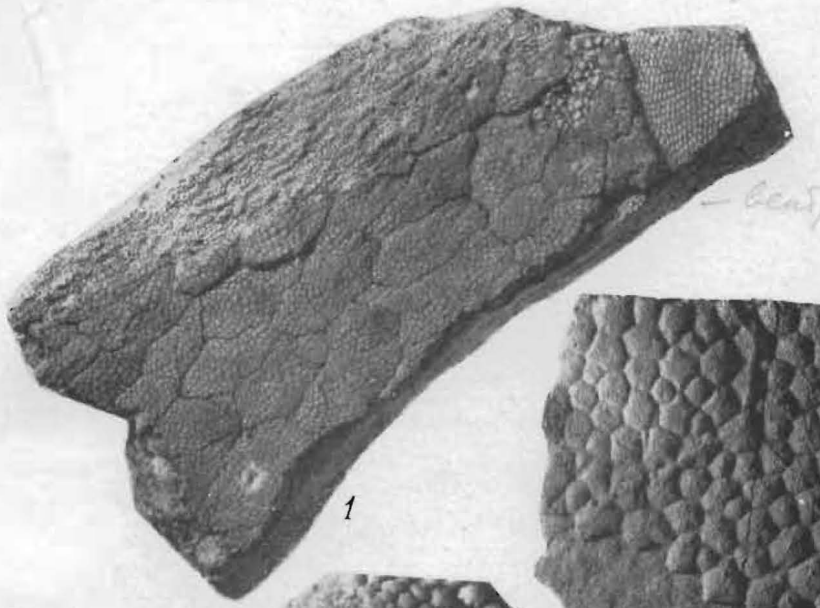


1a

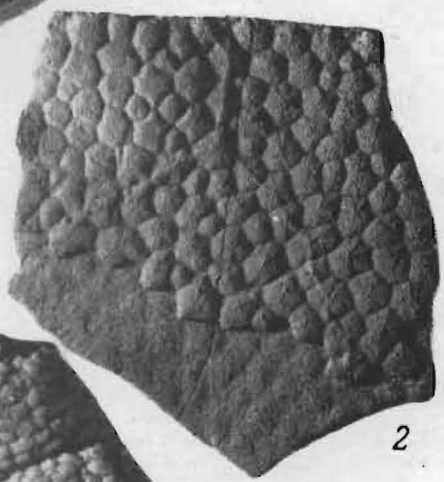


1б

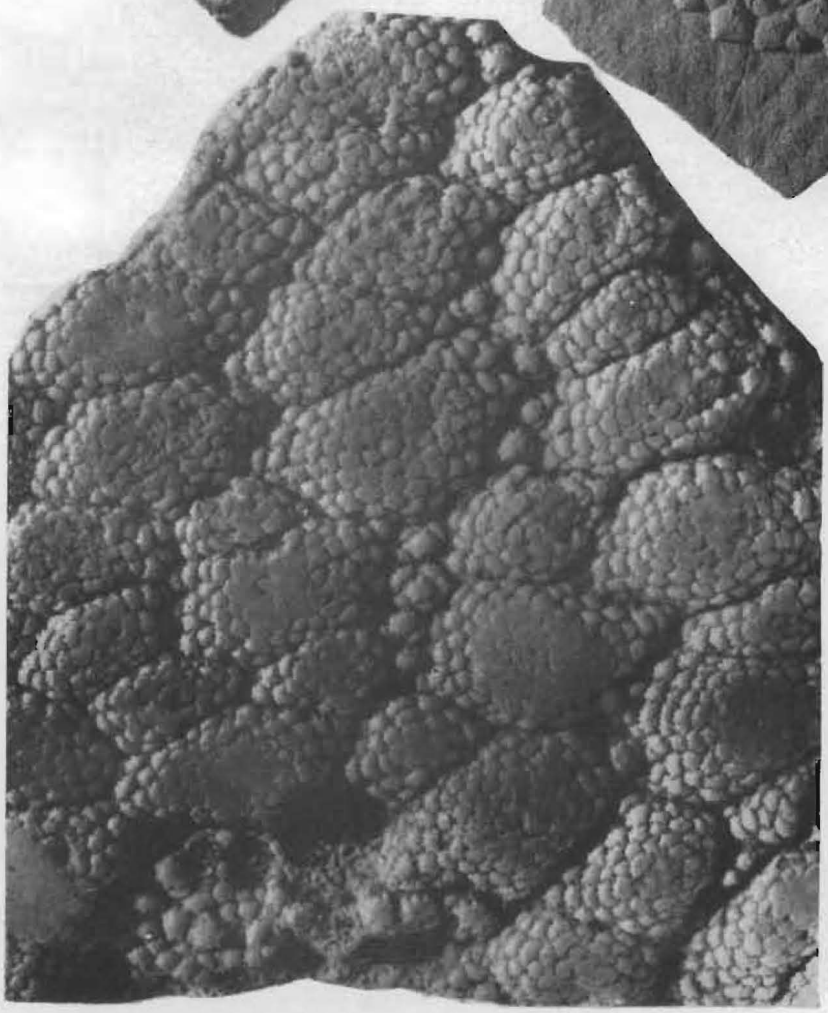




1



2



3



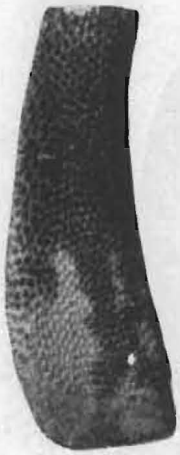
1



2



3



1



2



3а



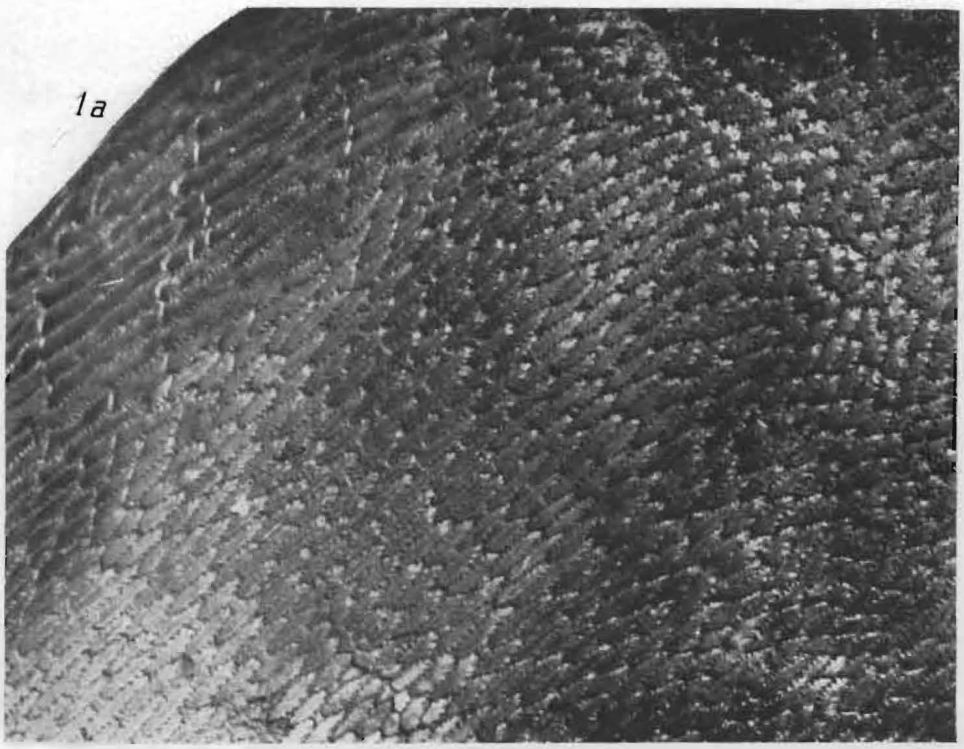
3б



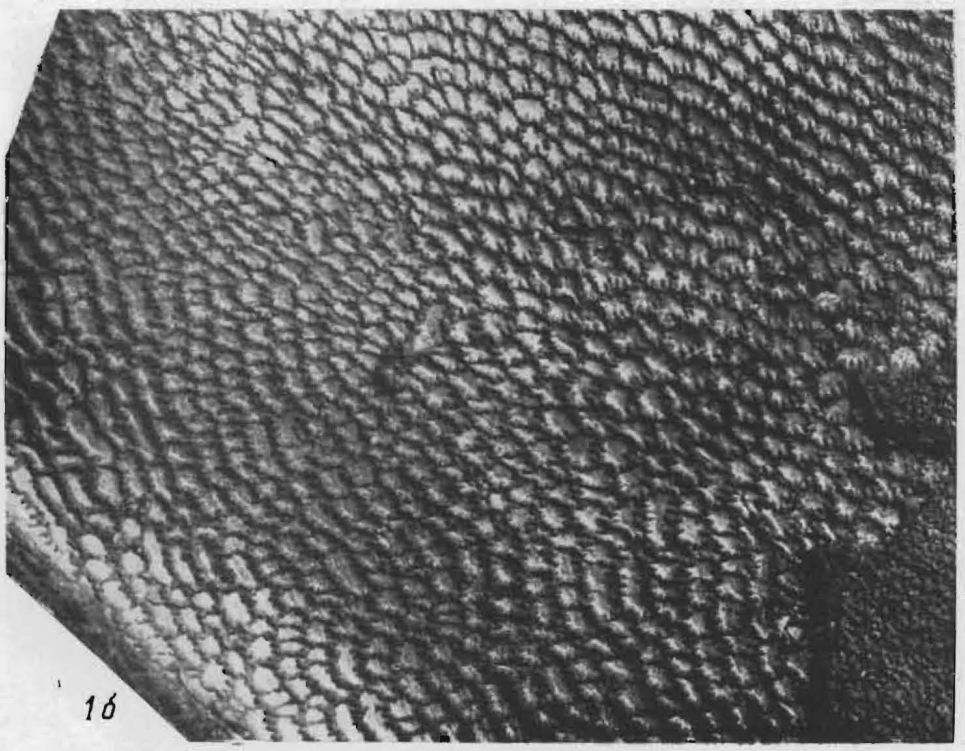
1а



1б



1a



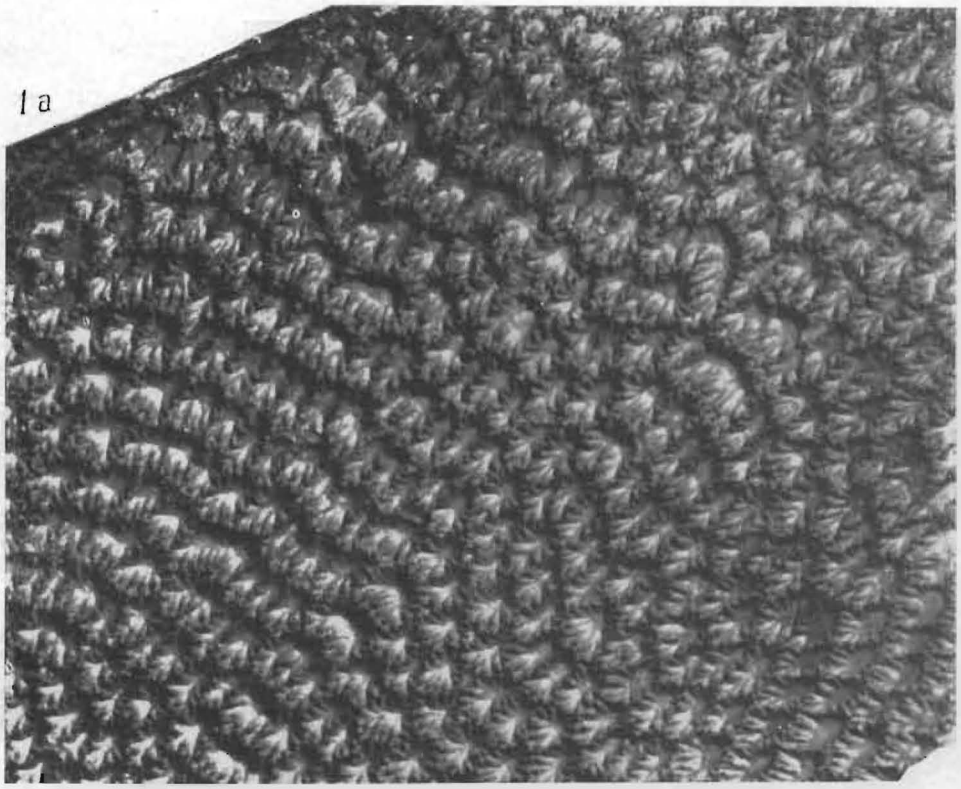
1б



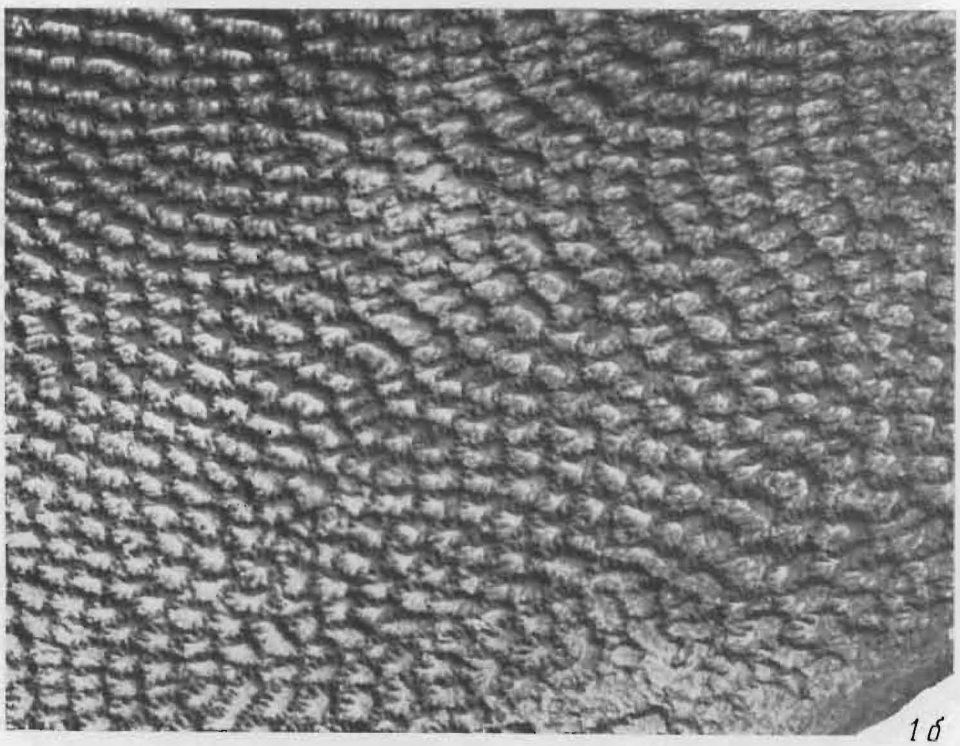
2



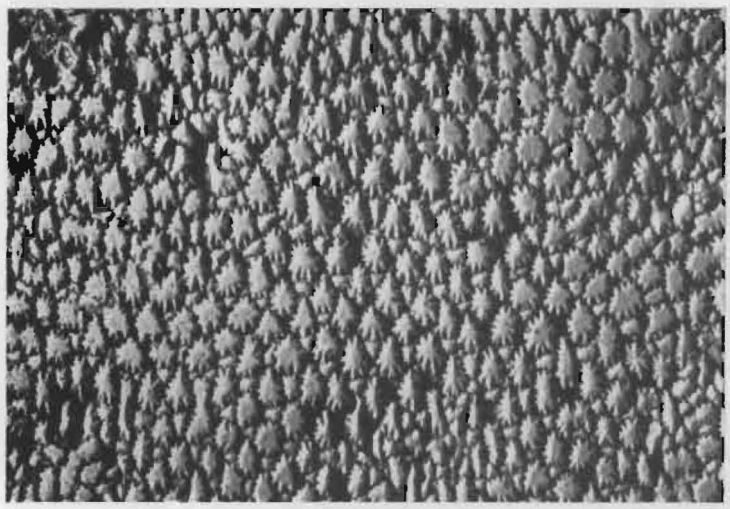
3б



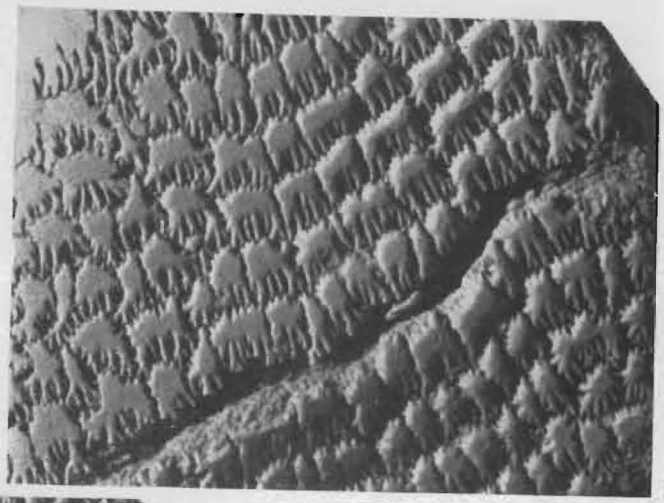
1а



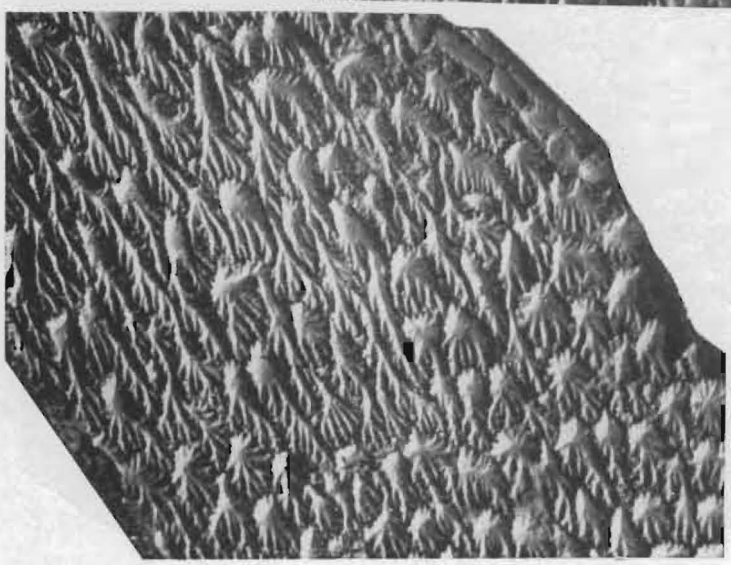
1б



1



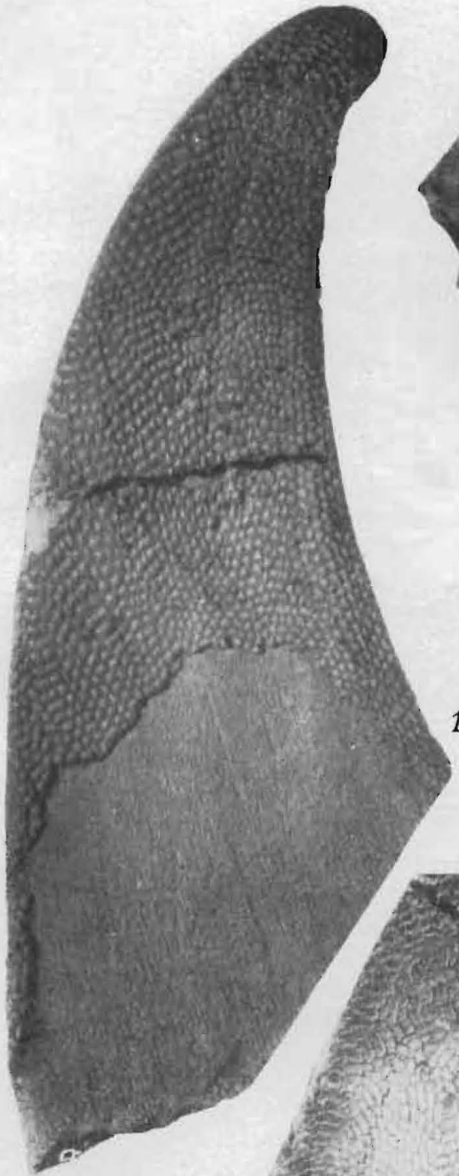
2



3



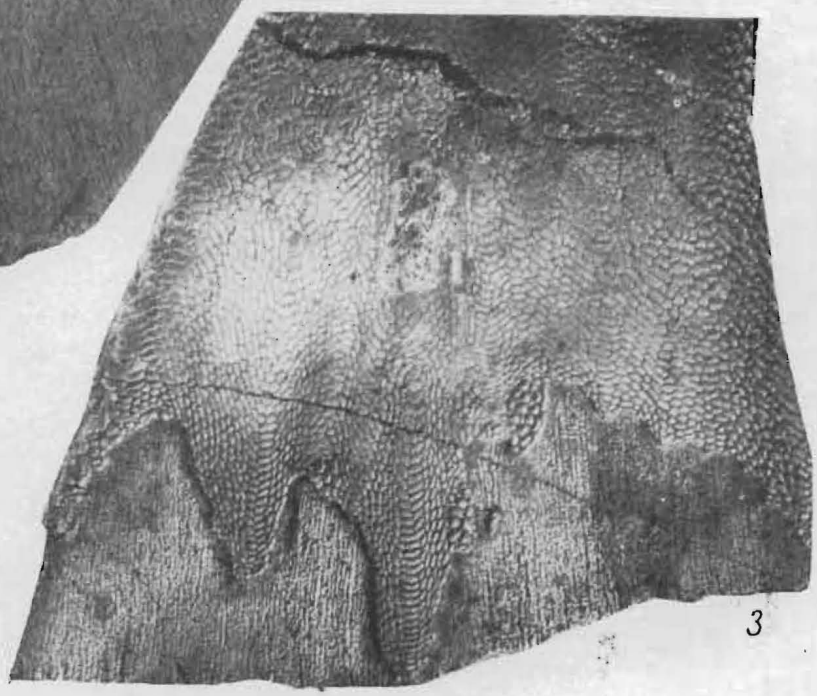
2



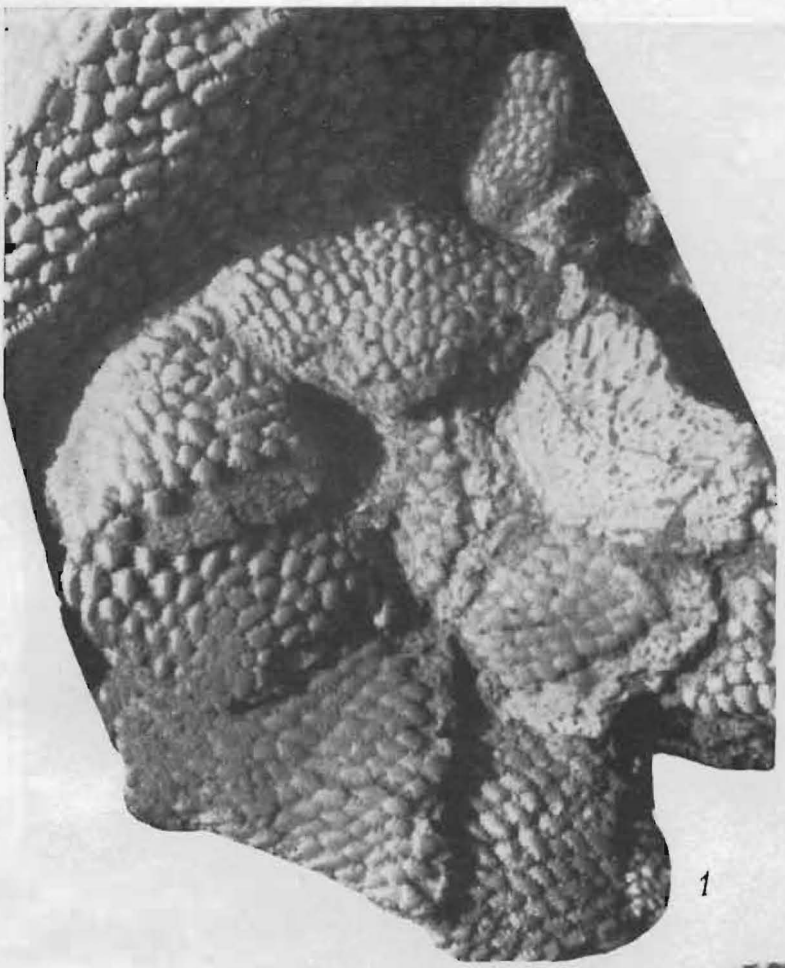
1



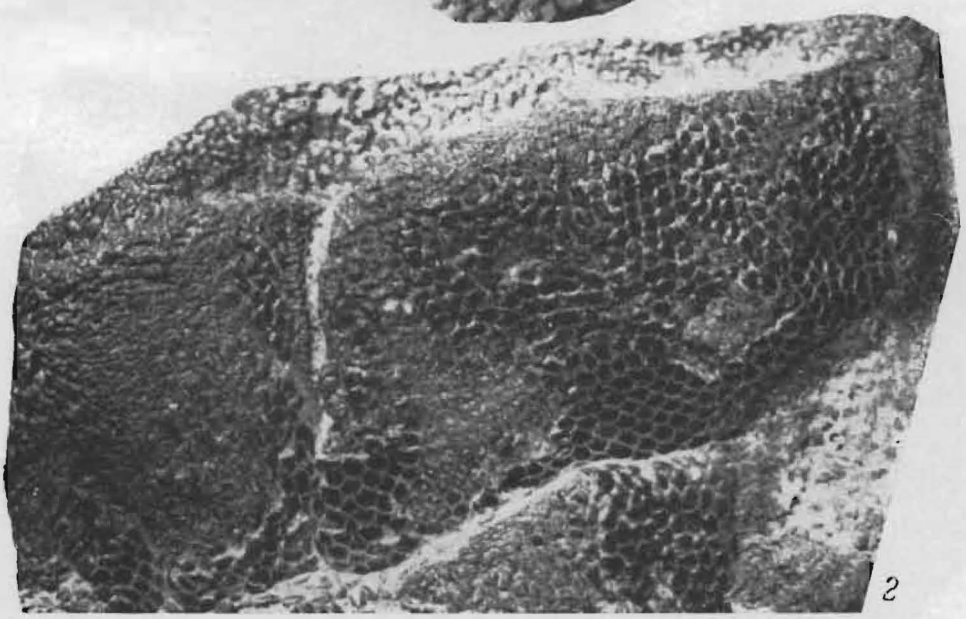
2



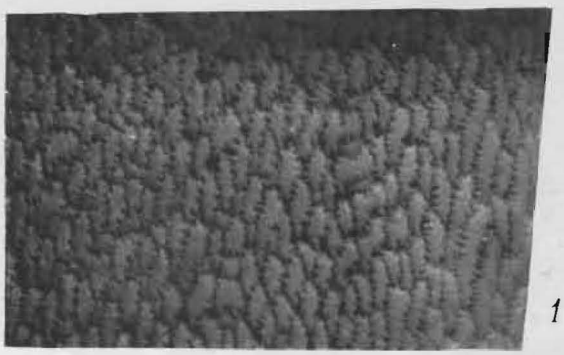
3



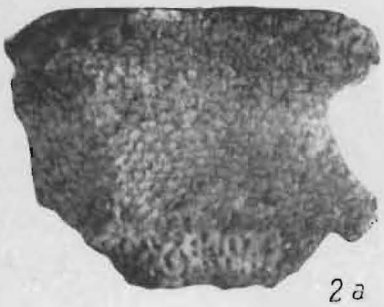
1



2



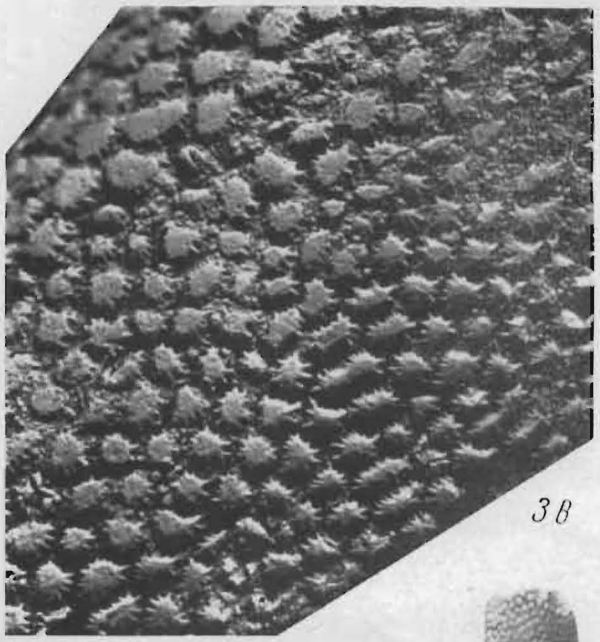
1



2а



2б



3в



3а



3г



3б







2 а



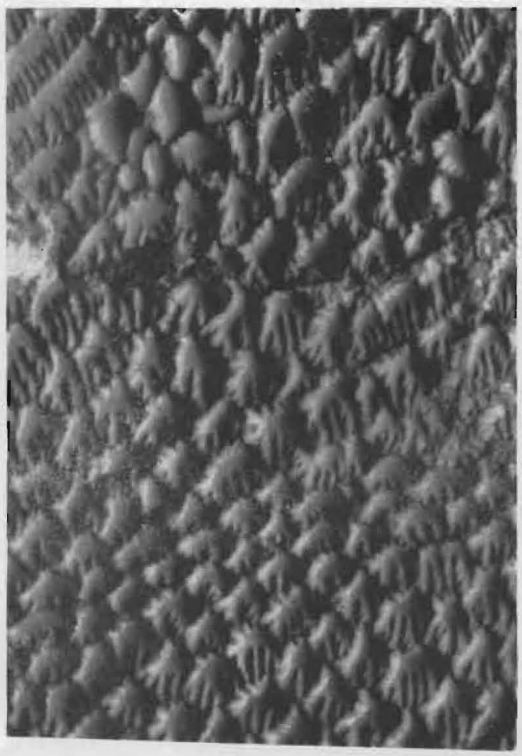
3 в



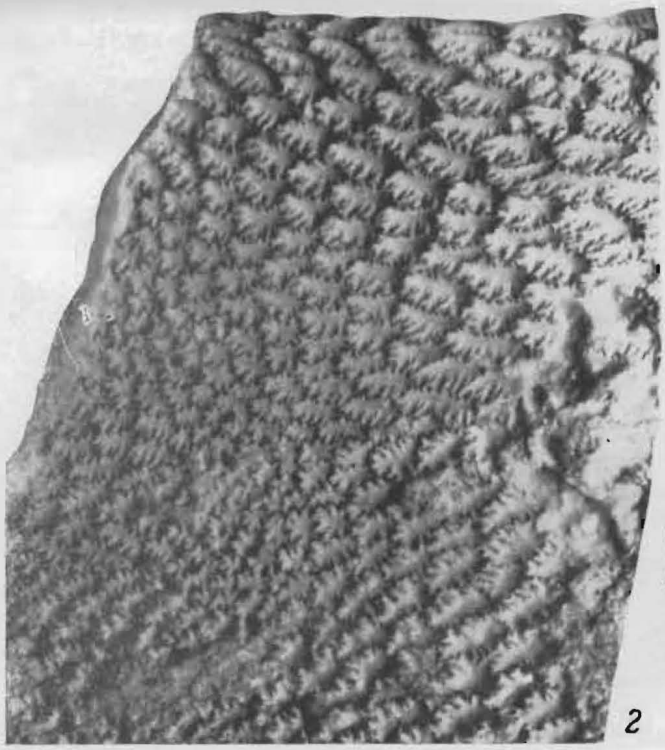
3 а



3 б



1 б



2



1 а



1



2

инка, вентральная
па ala («Чертова
а, колл. Р. Камше.
ть, дер. Рахлицы;

Р. Ловать, между
220/840 (фиг. 1).

Р. Места, дер. По-

× 1; *б* — × 6.
220/324.

й пластинки, дор-
6, кол. И. В. Да-

ластинки, × 6. Р.
колл. Р. Ф. Гек-



1



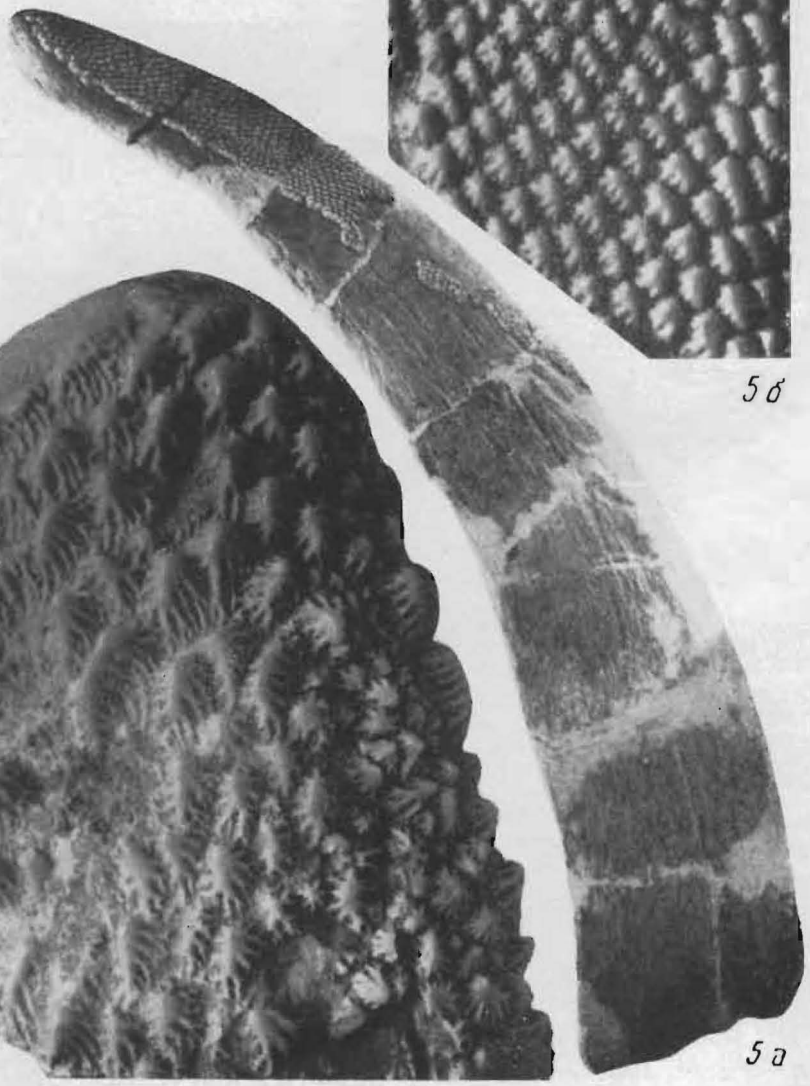
2



3



5 б



5 а



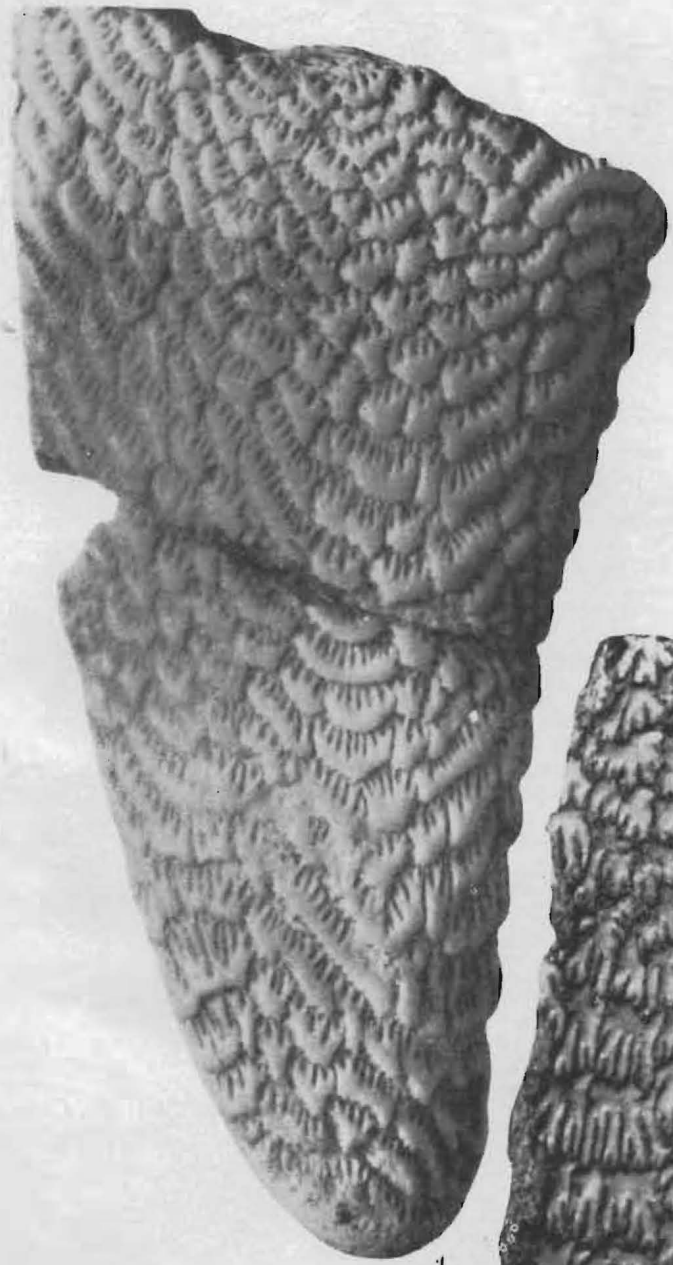
4



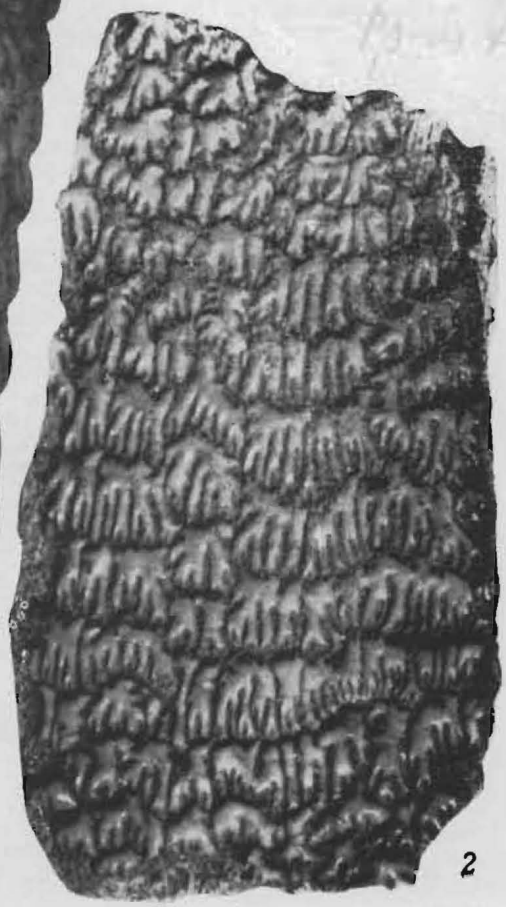
5б



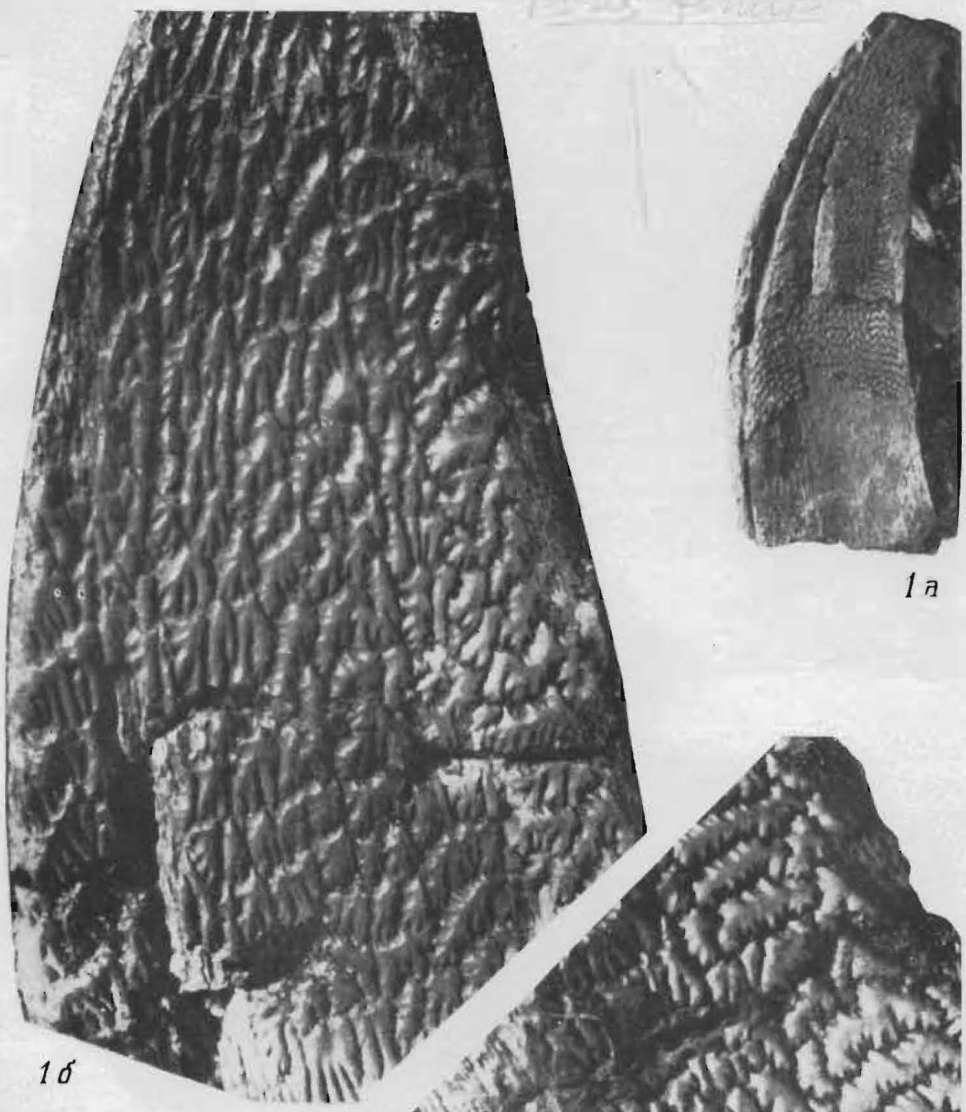
5а



1



2



1а

1б

1в

вентральная сто-
ье; в. девон, вад-

ника, вентральная
. Тиман, р. Цильм-
ышева.
рзальная сторона,
, № 4014/1, колл.

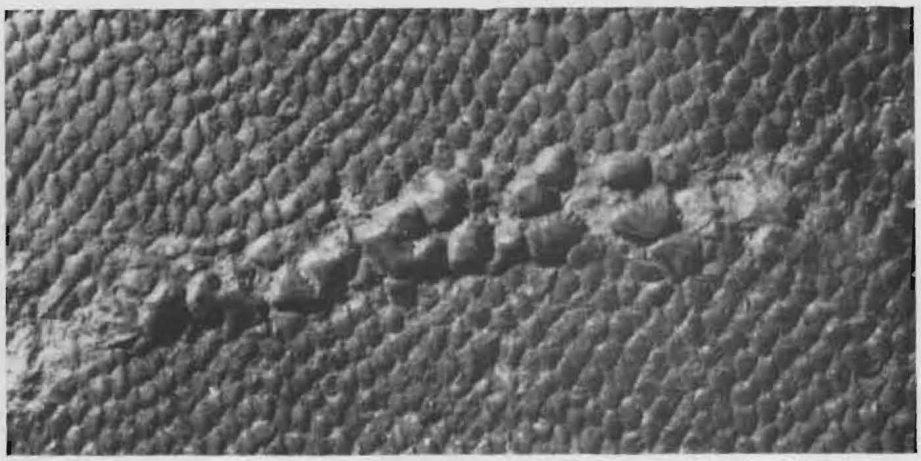
стертая до тессер
ские слои. ПИН,

й пластинки, × 6.
№ 4014/1, колл.

ка. *а* — дорзаль-
, дер. Теребони;

молодой особи.
й стороны × 6.
№ 1737/7.
зубы в области

, × 1. Р. Сясь,



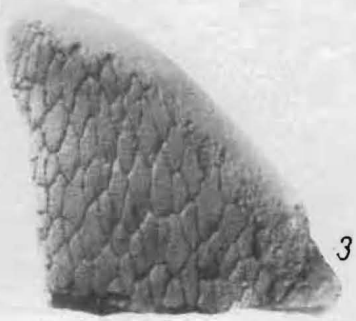
1б



1а

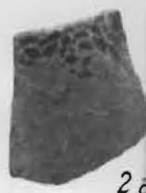


2



3





2а



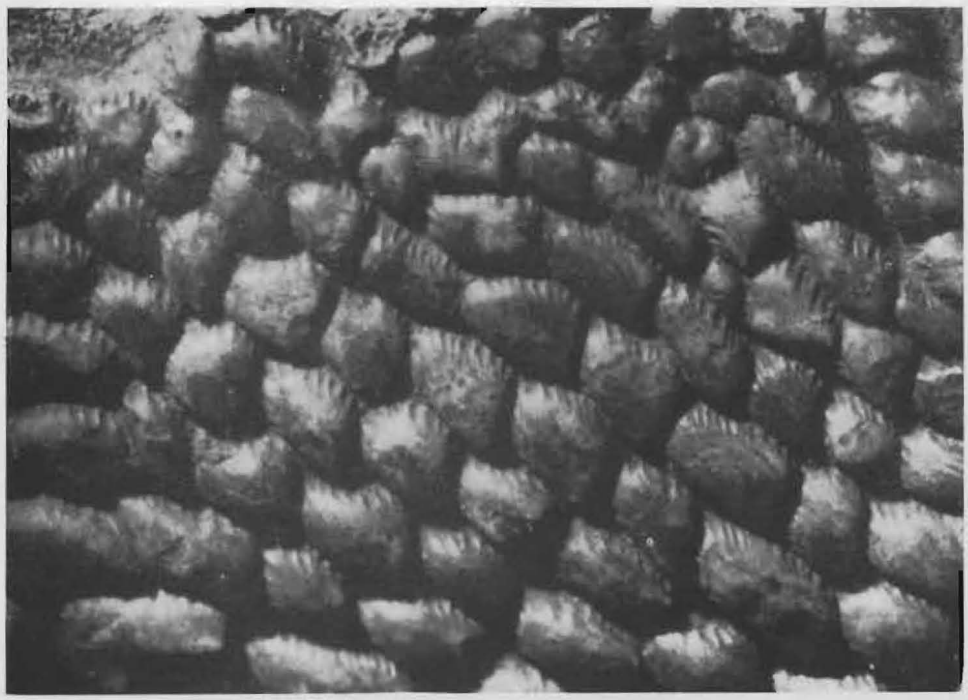
1б



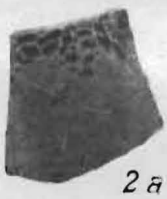
1а



3



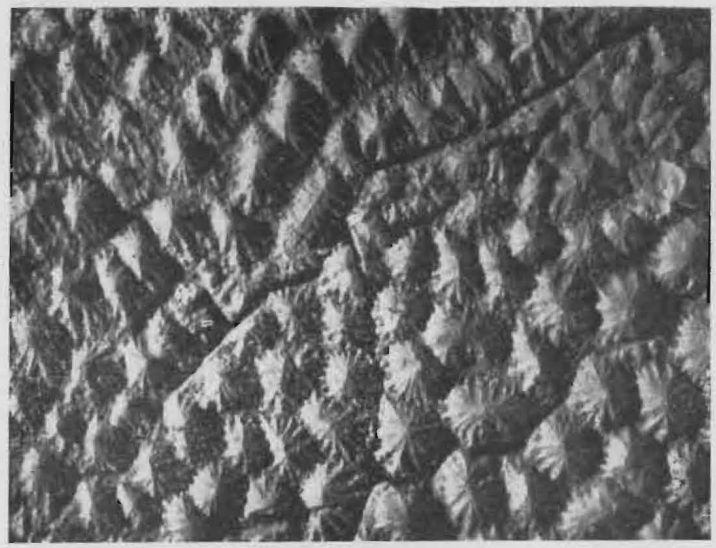
1



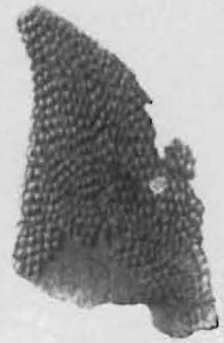
2а



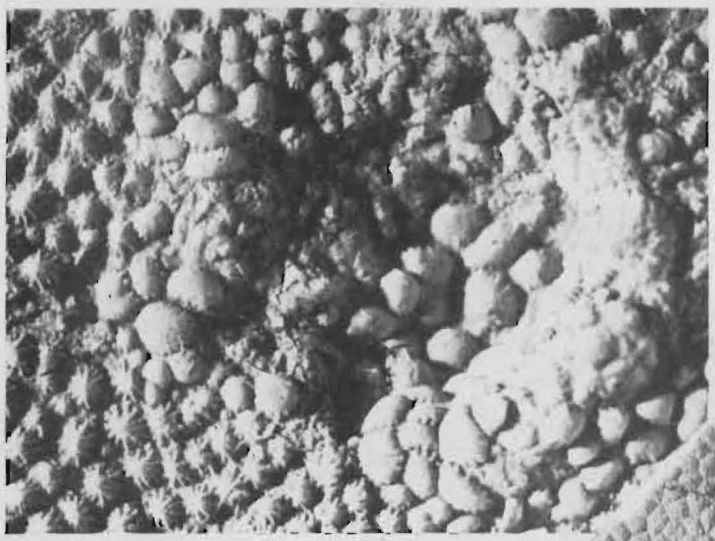
2б



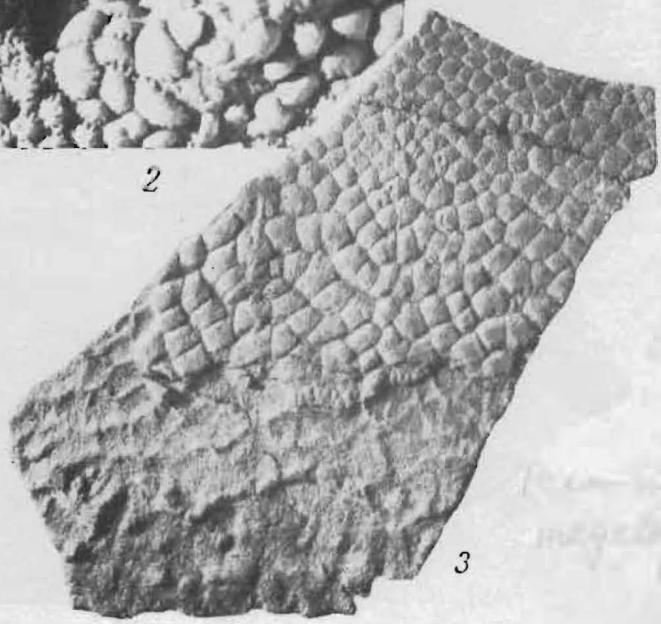
1б



1а



2



3

Предисловие
I. История
II. Морфол
1. С
2. С
3. Р
4. Я
III. Биологи
IV. Эволюци
V. Вертика
условия
VI. Описани
Род
Род
Род
Род
Род