

ГЕОЛОГИЯ

УДК 567.43:551.734.5(470)

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ФАМЕНСКИХ АНТИАРХ
(VERTEBRATA, PLACODERMI) ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

С.В. МОЛОШНИКОВ¹, В.В. ЛИНКЕВИЧ²

¹Музей землеведения МГУ имени М.В. Ломоносова
19991, Россия, г. Москва, Ленинские горы, д. 1; e-mail: molsergey@rambler.ru

²Андреапольский районный краеведческий музей имени Э.Э. Шимкевича
172800, Россия, г. Андреаполь, ул. Кленовая, д. 9; e-mail: linkevichvalerij@rambler.ru

Приведены новые данные по панцирным рыбам вида *Bothriolepis heckeri* Lukševičs из фаменских отложений местонахождения Билово (Тверская область). Этот вид по ряду особенностей строения головного и туловищного панциря очень близок к *Livnolepis zadonica* (H.Obrucheve) и должен рассматриваться в составе рода *Livnolepis* Moloshnikov, так как соответствует его диагнозу. Обсуждается морфологическое сходство этих двух видов. В фаменских отложениях Тверской области достоверно встречены только остатки ботриолепидид. Указания на присутствие в среднем фамене астеролепидид (*Asterolepis* sp.) требуют дополнительного фактического подтверждения.

Ключевые слова: позвоночные; панцирные рыбы; антиархи; систематика; морфология; верхний девон; фамен; Восточная Европа; Тверская область.

SYSTEMATIC POSITION OF ANTIARCHS (VERTEBRATA, PLACODERMI)
FROM THE FAMENNIAN OF TVER REGION, RUSSIA

S.V. MOLOSHNIKOV¹, V.V. LINKEVICH²

¹Earth Science Museum, Lomonosov Moscow State University
119991, Russia, Moscow, Leninskie Gory, 1; e-mail: molsergey@rambler.ru

²Andreapol District Local Lore and History Museum named after E.E. Shimkevich
172800, Russia, Andreapol, Klenovaya street, 9; e-mail: linkevichvalerij@rambler.ru

New materials of the placoderm fish *Bothriolepis heckeri* Lukševičs from the Famennian of the Bilovo locality (Tver Region) are studied. This species is very similar to *Livnolepis zadonica* (H.Obrucheve) in the structure of cranial and postcranial armours and should be referred to the genus *Livnolepis* Moloshnikov. Morphological similarities of these two species are discussed. Only bothriolepidids are really known in the Famennian of Tver Region. Data on the presence of asterolepidids (*Asterolepis* sp.) in the Middle Famennian need an additional evidence.

Keywords: vertebrates; placoderms; antiarchs; systematics; morphology; Late Devonian; Famennian; Eastern Europe; Tver Region.

С 2011 г. сотрудниками Андреапольского районного краеведческого музея имени Э.Э. Шимкевича (далее КМА) проводятся полевые работы по исследованию верхнедевонских отложений малых

рек Ловатской системы, берущих начало в Андреапольском и Торопецком районах Тверской области [5]. В результате была собрана коллекция остатков ихтиофауны из фаменских отложений,

главным образом, окрестностей дер. Билово на р. Малый Тудер, а также дер. Мякишево на р. Большой Тудер. Схема расчленения фаменских отложений бассейна р. Ловать, принимаемая в настоящей статье, приведена в таблице.

Местонахождение около дер. Билово было впервые детально изучено Р.Ф. Геккером [3]. Он выделил биловскую серию карбонатных пород, соответствующую лебедянскому горизонту среднего фамена. Биловская толща сложена перемежающимися слоями пестроцветных мергелей и зеленовато-серых песчанистых известняков и глин [3, 11, 12]. Из этих отложений Д.В. Обручев определил остатки остео- и поролепиформных кистепёрых и панцирных рыб, среди которых он установил новый вид ботриолеписа — *Bothriolepis* n. sp. [3, с. 74]. Однако формально новый вид антиарх из Билово был выделен только в 2001 г. Э.В. Лукшевичем [13] как *Bothriolepis heckeri*. Им были описаны три экземпляра из коллекции Р.Ф. Геккера, хранящихся в Палеонтологическом институте РАН: одна почти целая и одна неполная передние среднеспинные кости, а также часть боковой, боковая затылочная и заднекраевая в сочленении. *B. heckeri* отличается от других ботриолеписов Главного девонского поля (ГДП) широкой боковой костью черепной крыши, верхняя инфраорбитальная борозда на которой проходит необычно для ботриолеписов: далеко от бокового и переднего края кости, а также сводчатой передней среднеспинной костью, которая несёт спинной гребень [13, р. 578]. При описании этого вида Э.В. Лукшевич указал, что материал происходит предположительно из биловских слоёв — Bilovo Beds (?) [13, р. 577].

Из биловских слоёв местонахождения Билово также описана остеолепиформная кистепёрая рыба *Megapomus heckeri* Vorobyeva [1, 2]. Э.Ю. Саммет [11, с. 240; 12, с. 105] отмечал, что в биловских слоях нередко остатки следующих рыб: *Bothriolepis* sp., *Holoptychius* sp., *Asterolepis* sp.

Обсуждение

В коллекции, хранящейся в настоящее время в КМА, среди материалов из местонахождения Билово предварительно могут быть определены: *Bothriolepis heckeri*, *Bothriolepis* sp., *Dunkleosteoida* indet., *Holoptychius* sp., *Osteolepididae* indet., *Dipteridae* indet. Большую часть остатков составляют пластины и их обломки из панцирей антиарх, относящихся к *Bothriolepis heckeri* Lukševičs. Они существенно дополняют известные данные по этому виду. В коллекции присутствуют боковые кости, затылочные и их фрагменты, передняя непарная кость, передние и задние среднеспинные кости, передняя спинно-боковая и смешанно-боковые, неполные передние и задние боковые брюшные, небольшие части передней боковой брюшной кости с сочленовным бугорком, кости панциря грудного плавника и их фрагменты. Изучение собранного материала показало, что по ряду особенностей строения головного и туловищного панциря *B. heckeri* близок к *Livnolepis zadonica* (Н.Обручева) и должен рассматриваться в составе рода *Livnolepis* Moloshnikov, так как отвечает его диагнозу [9]. В фаменских отложениях Тверской области (Нелидовская и Редкинская скважины) ранее уже были встречены остатки ливнолеписов [14, 15]. Ниже приводится сравнение материала по *B. heckeri* из биловской (?) свиты Тверской и остатков *L. zadonica* из задонской свиты Орловской области.

Боковая кость *B. heckeri* широкая, по форме и строению она очень схожа с этой костью у *L. zadonica* (рис. 1., 1, 2). В частности, у них одинаковый необычный характер расположения верхней инфраорбитальной борозды (ifc1) сейсмоденситивной системы. Эта борозда проходит посередине длины от бокового до орбитального и на расстоянии трети—половины длины от рострального до орбитального краёв. На боковых костях взрослых особей обоих видов задняя косая головная ямочная

Сопоставление местных стратиграфических подразделений фаменских отложений бассейна р. Ловать с региональной шкалой Восточно-Европейской платформы и стандартной конодонтовой шкалой (по [4, 10])

Система	Отдел	Ярус	Стандартная конодонтовая шкала	Региональные подразделения (горизонты)	Местные подразделения (свиты)
Девонская	Верхний	Фаменский	Praesulcata	Зиганский	
			Expansa	Хованский	Раевская
				Озерский	
				Плавский	Льянская
			Postera	Оптуховский	
			Trachytera	Лебедянский	Биловская
			Marginifera	Елецкий	Тудерская
			Rhomboidea		
			Crepida	Задонский	Чимаевская
			Triangularis	Волгоградский	

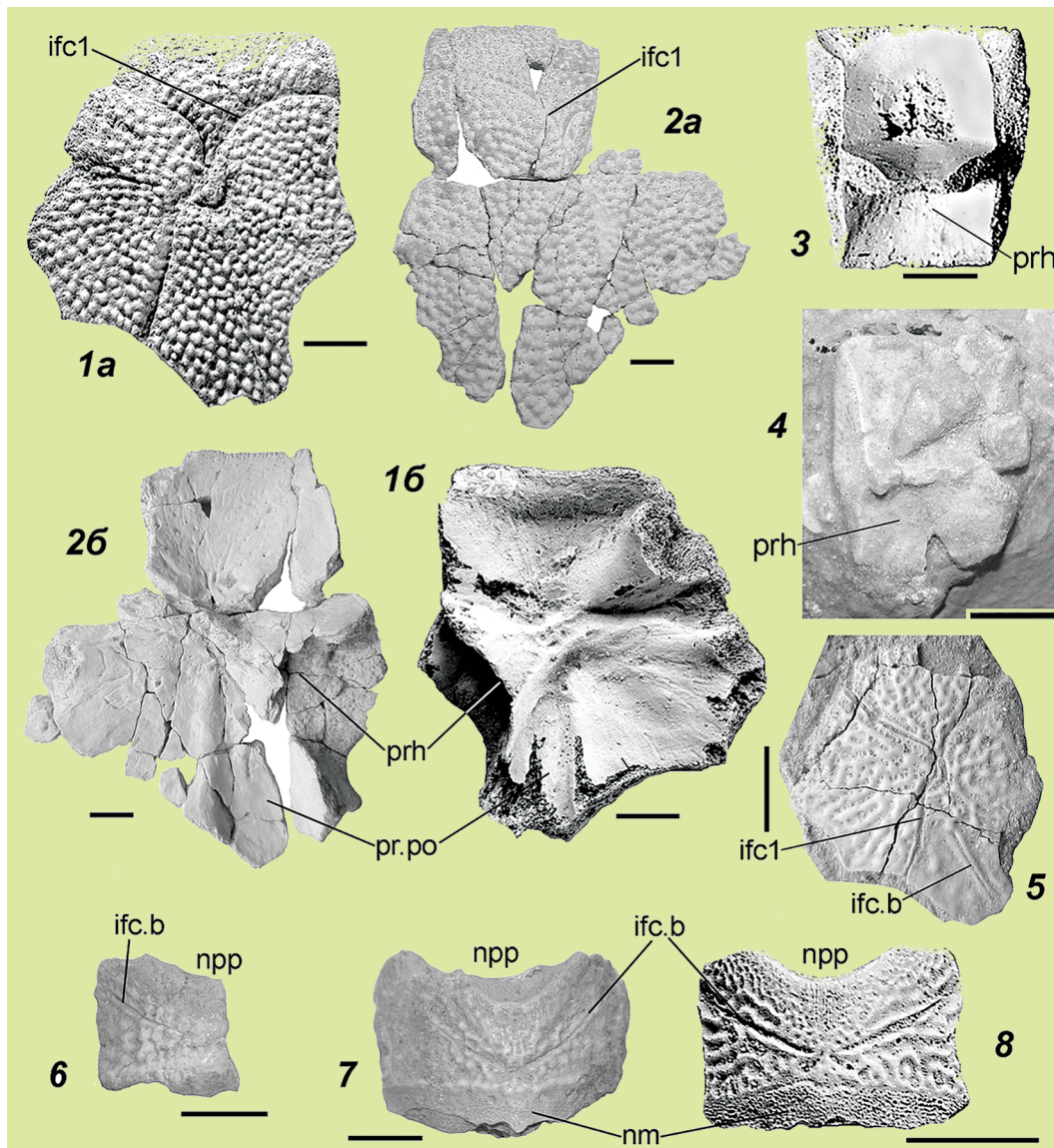


Рис. 1. Черепные кости фаменских ботрилепидов: 1, 3, 8 — *Livnolepis zadonica* (Н.Оbruchева): 1 — экз. ПИН № 3725/1005, левая боковая кость взрослой особи: 1a — снаружи, 1b — изнутри; 3 — экз. ПИН № 3725/1132, передняя непарная кость, изнутри; 8 — экз. ПИН № 3725/23, затылочная кость молодой особи, снаружи; Орловская обл., Ливенский район, окрестности г. Ливны, карьер Известкового завода; нижний фамен, задонский горизонт, задонская свита; 2, 4, 5—7 — *Livnolepis heckeri* (Lukševičs): 2 — экз. № КМА/НВ/5184, правая боковая кость взрослой особи: 2a — снаружи, 2b — изнутри; 4 — экз. № КМА/НВ/5178, передняя непарная кость, изнутри; 5 — экз. № КМА/НВ/5182, левая боковая кость молодой особи, снаружи; 6 — экз. № КМА/НВ/5174, фрагмент затылочной кости молодой особи, снаружи; 7 — экз. № КМА/НВ/5173, затылочная кость молодой особи, снаружи; Тверская обл., Торопецкий район, Плоскошское с/п, окрестности д. Билово, р. Малый Тудер; фамен, билдовская (?) свита; ifc1 — верхняя инфраорбитальная борозда; ifc.b — задняя косая головная ямочная борозда; nm — гладкая затылочная полоса; npp — заднеpineальная вырезка затылочной кости; prh — преорбитальное углубление черепной крыши; pr.po — передне-боковые углы отико-окципитального углубления; длина масштабной линейки 1 см

линия (ifc.b) выражена слабо (рис. 1., 1a, 2a); у молодых особей она выражена отчетливее (рис. 1., 5). Особенностью представителей рода *Livnolepis* являются неглубокие, слабо выраженные переднебоковые углы отико-окципитального углубления (pr.po) на внутренней поверхности черепной крыши [15, р. 753]. Именно такое строение они имеют и у *B. heckeri* (рис. 1., 2b). Преорбитальное углубление на боковой кости *B. heckeri* такой же формы, что и у *L. zadonica*. На ней у него имеется один боковой

угол и два края: боковой и передний. Наружная поверхность костей взрослых особей обоих видов имеет отчетливый бугорчатый орнамент. На боковых костях молодых особей *B. heckeri* (например, экз. № КМА/НВ/5182) наблюдается ячеистый орнамент, который переходит в бугорчато-ребристый и бугорчатый.

Удлиненная передняя непарная кость *B. heckeri* сходна по форме и пропорциям с таковой у *L. zadonica* (рис. 1., 3, 4). На имеющемся в коллекции

экземпляре № КМА/НВ/5178 назальная пластина не сохранилась, но по участку её прикрепления к фациальной пластине можно предположить, что преорбитальное углубление черепной крыши (prh), скорее всего, было крупным, как у *L. zadonica*. Судя по его форме на передней непарной и боковой костях, *B. heckeri*, как и *L. zadonica* [15], обладал преорбитальным углублением трапецевидного типа.

Затылочные кости *B. heckeri* по форме очень схожи с соответствующими костями у *L. zadonica* (рис. 1., 6—8). Они широкие и сводчатые; угол сводчатости у *B. heckeri* около 90—100°, у *L. zadonica* около 95—120° [15]. У обоих видов эти кости имеют неглубокую, широкую заднепинеальную вырезку (npp). Вдоль заднего края костей на наружной поверхности проходит гладкая затылочная полоса (nm). На костях молодых особей этих

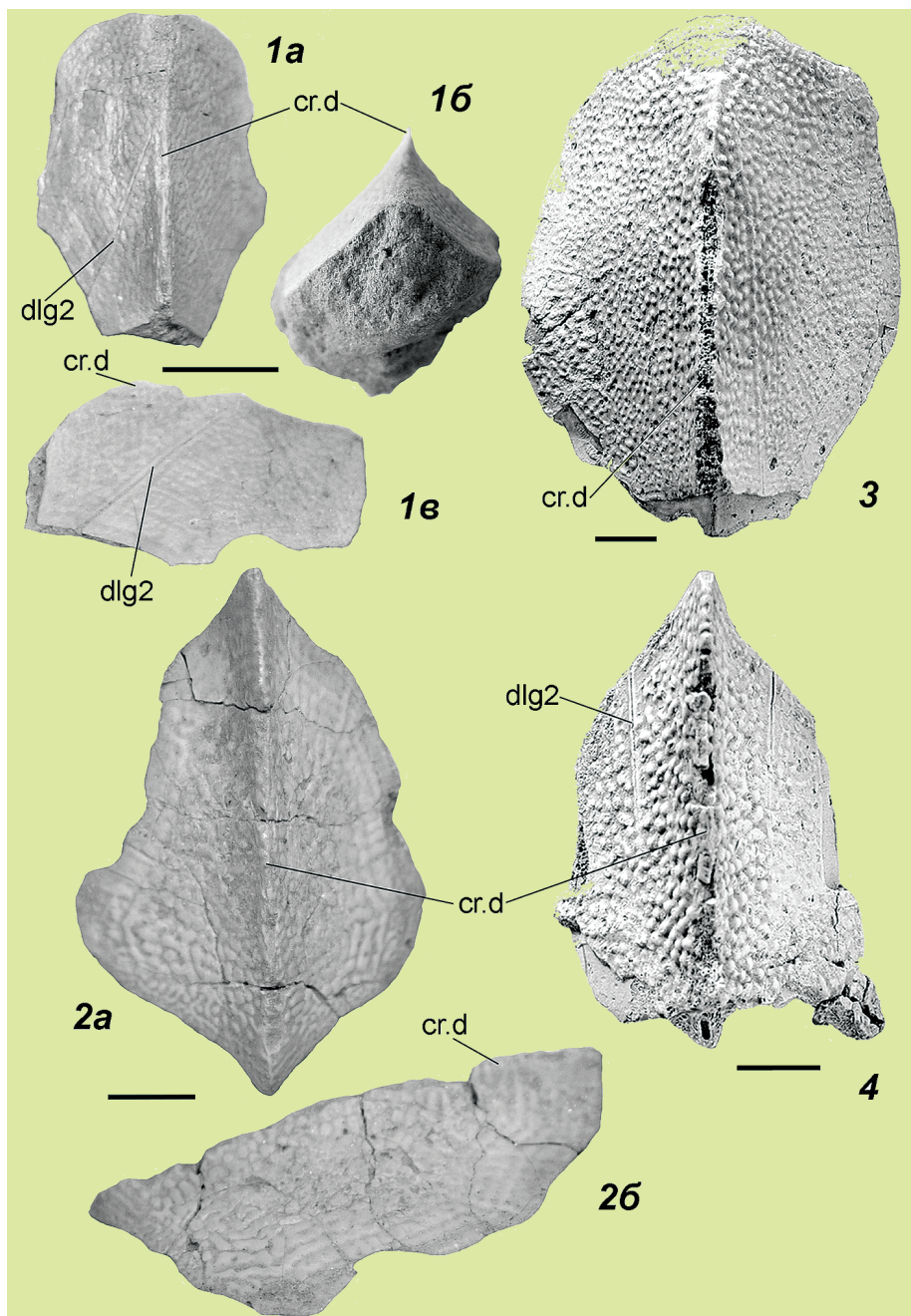


Рис. 2. Среднеспинные кости фаменских ботриолепидид: 1, 2 — *Livnolepis heckeri* (Lukševičs): 1 — экз. № КМА/4049, передняя среднеспинная кость молодой особи, снаружи: 1a — дорсально, 1б — с переднего края, 1в — сбоку; 2 — экз. № КМА/НВ/5172, задняя среднеспинная кость, снаружи: 2a — дорсально, 2б — сбоку; Тверская обл., Торопецкий район, Плоскошское с/п, окрестности дер. Билово, р. Малый Тудер; фамен, билдовская (?) свита; 3, 4 — *Livnolepis zadonica* (H.Obrucheva): 3 — экз. ПИН № 1660/18, передняя среднеспинная кость, дорсально; 4 — экз. № ПИН № 1660/10, задняя среднеспинная кость, дорсально; Орловская обл., руч. Ровничик, дер. Шилово; нижний фамен, задонский горизонт, задонская свита; cr.d — срединный спинной гребень туловищного панциря; dlg2 — задняя косая туловищная ямочная борозда; длина масштабной линейки 1 см

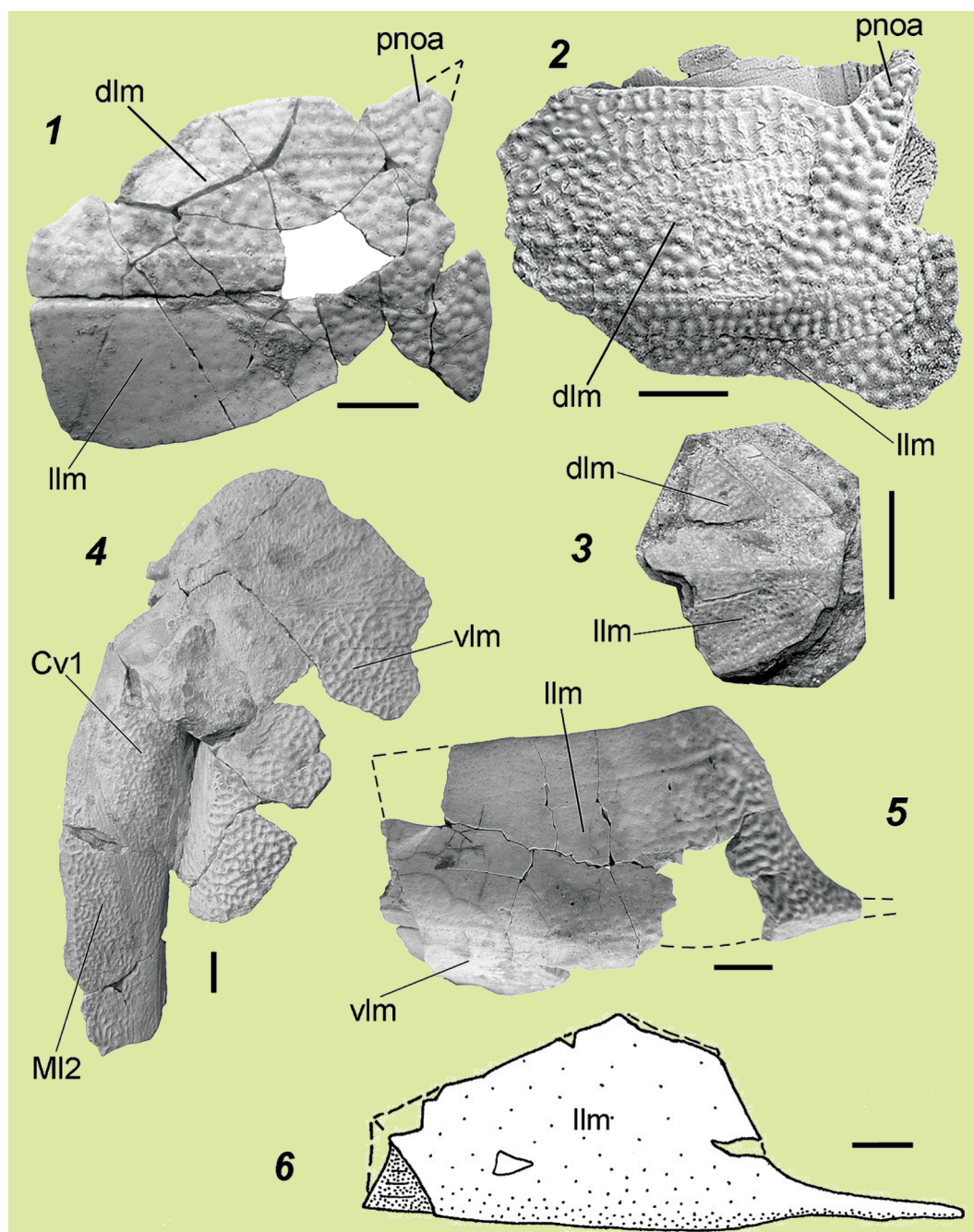


Рис. 3. Туловищные кости фаменских ботриолепидов: 1, 3–5 — *Livnolepis heckeri* (Lukševičs): 1 — экз. № КМА/НВ/5183, правая передняя спинно-боковая кость, снаружи; 3 — экз. № КМА/НВ/5175, левая смешанно-боковая кость молодой особи, снаружи; 4 — экз. № КМА/НВ/5177, правая передняя боковая брюшная кость с панцирем проксимального сегмента грудного плавника, снаружи, вентрально; 5 — экз. № КМА/НВ/5181, левая задняя боковая брюшная кость, снаружи, сбоку; Тверская обл., Торопецкий район, Плоскошское с/п, окрестности дер. Билово, р. Малый Тудер; фамен, билловская (?) свита; 2, 6 — *Livnolepis zadonica* (Н.Оbrucheva): 2 — экз. ПИН № 3725/65, правая передняя спинно-боковая кость, снаружи; Орловская обл., р. Ливенка, г. Ливны; нижний фамен, задонский горизонт, задонская свита; 6 — экз. ПИН № 1660/9, левая задняя боковая брюшная кость, снаружи, сбоку; Орловская обл., руч. Ровнечик, дер. Шилово; нижний фамен, задонский горизонт, задонская свита; Cv1 — первая кость центрального брюшного ряда панциря грудного плавника; dlm — спинная пластина; llm — боковая пластина; MI2 — вторая кость бокового краевого ряда панциря грудного плавника; vlm — брюшная пластина; pnoa — заднезатылочный угол; длина масштабной линейки 1 см

видов хорошо развита задняя косая головная ямочная линия (if.b).

Кости туловищного панциря *B. heckeri* (рис. 2., 1, 2; рис. 3., 1, 3—5), в особенности, передняя и задняя среднеспинная, передняя спинно-боковая, смешанно-боковая по форме и пропорциям схожи с туловищными костями *L. zadonica* (рис. 2., 3, 4; рис. 3., 2, 6). На всех изученных экземплярах передней среднеспинной кости *B. heckeri* задняя косая туловищная борозда пересекает заднебоковой край, т. е. переходит на смешанно-боковую кость. В то время как для части экземпляров *L. zadonica* характерен переход задней косой туловищной борозды на заднюю среднеспинную кость [14, 15].

Передние спинно-боковые кости данных видов в целом схожи по форме (рис. 3., 1, 2), несут узкий, удлинённый заднезатылочный угол (rhoa). У *B. heckeri* эта кость имеет более узкую боковую пластину (llm), чем у *L. zadonica*. Под одинаковыми углами сходятся спинные и боковые пластины (dlm): 145° у *B. heckeri*, 130—150° у *L. zadonica* [15].

Смешанно-боковые кости у обоих видов короткие и широкие. Угол схождения спинной и боковой пластин у молодых особей *B. heckeri* около 120—130°; у *L. zadonica* (взрослые особи) — 140—160° [15]. В отличие от последнего у *B. heckeri* ширина спинной пластины этой кости незначительно превышает ширину боковой. У *L. zadonica* спинная пластина почти в два раза шире боковой [15]. Наружная поверхность смешанно-боковой кости молодой особи *B. heckeri* покрыта ячеистым орнаментом (рис. 3., 3).

В коллекции присутствуют в основном фрагментарные остатки передней боковой брюшной кости *B. heckeri*: субцефальные отделы с сочленовными суставами. На экземпляре КМА/НВ/5177 сохранилась брюшная пластина (vlm), а также сочленённый с этой костью панцирь проксимального сегмента грудного плавника (рис. 3., 4).

Задняя боковая брюшная кость у *B. heckeri* имеет более широкую боковую пластину (llm) с широким передним краем, у *L. zadonica* эта пластина уже и обладает узким передним краем (рис. 3., 5, 6). Угол схождения боковой и брюшной пластин у *B. heckeri* равен 120—130°, у *L. zadonica* — 140° [15].

Судя по сводчатым затылочным, передним и задним среднеспинным костям, *B. heckeri*, как и *L. zadonica*, обладал довольно высоким для ботриолепидид панцирем, однако от последнего он отличается менее высоким спинным гребнем (cg.d) и

несколько иными пропорциями туловищного панциря. Более узкая боковая пластина передней спинно-боковой кости и более широкая боковая пластина задней боковой брюшной кости позволяют предположить, что у *B. heckeri* в отличие от *L. zadonica* были более широкие боковые и более узкие спинно-боковые стенки туловищного панциря.

Заключение

Таким образом, к роду *Livnolepis* в настоящее время должны относиться два вида: *L. zadonica* (Н.Обручева) и *L. heckeri* (Lukševičs).

В фаменских отложениях юго-восточной окраины ГДП (Тверская область) достоверно известны только остатки ботриолепидид (*Bothriolepididae*). В местонахождении Мякишево на р. Большой Тудер в льянской свите встречены остатки *Bothriolepis* cf. *B. ciecare* Lyarskaja. В местонахождении Билово на р. Малый Тудер вместе с остатками *L. heckeri* встречены и кости *Bothriolepis* sp., обладавшего уплощённым панцирем без спинного гребня. В коллекции КМА присутствуют несколько небольших фрагментов затылочных костей с бугорчатой скульптурой, которые на первый взгляд могут быть отнесены к астеролепидидам (например, экз. № КМА/3666). Однако при детальном изучении установлено, что они принадлежат *L. heckeri*. Достоверных остатков астеролепидид в коллекции фаменской ихтиофауны КМА не обнаружено. Учитывая это и то, что самые поздние достоверные астеролепидиды встречены на территории ГДП в среднем фране (дубниковский горизонт) [6], а на территории Центрального девонского поля (далее ЦДП) только в нижнем фране (тиманский горизонт) [7], данные о присутствии *Asterolepis* sp. в билловской свите (лебедевском горизонте среднего фамена), приведённые в работах Э.Ю. Саммета [11, 12], требуют дополнительного фактического подтверждения.

Широкое распространение представителей рода *Livnolepis* позволяет использовать их остатки для уточнения корреляции верхнедевонских отложений ГДП и ЦДП и палеобиогеографических реконструкций Восточно-Европейской платформы в фамене. Ботриолепидиды *Bothriolepididae* subfam., gen. et sp. indet, схожие с ливнолеписами, также встречены в верхнедевонских отложениях Кузнецкого прогиба Южной Сибири [8, 16].

ЛИТЕРАТУРА

1. Воробьева Э.И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 163. М.: Наука, 1977. 239 с.
2. Воробьева Э.И. Подкласс Crossopterygii. Кистеперые рыбы // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов, геологов / Ред. Л.И. Новицкая. М.: ГЕОС, 2004. С. 272—372.
3. Геккер Р.Ф., Обручев Д.В., Филиппова М.Ф. Отложения Главного девонского поля. V-VII // Тр. Ленинградского геолого-гидро-геодезического треста. 1935. Вып. 9. 82 с.

4. Жамойда А.И., Петров О.В. (ред.). Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 38. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2008. 131 с.
5. Линкевич В.В. Палеонтологические исследования и сборы Андреапольского районного краеведческого музея (Тверская область) // Prehistoric. Палеонтологическое наследие: изучение и сохранение. М.: Медиагранд, 2015. С. 71–75.
6. Лярская Л.А. Панцирные рыбы девона Прибалтики: Asterolepididae. Рига: Зинатне, 1981. 152 с.
7. Молошников С.В. Франские антиархи (Pisces, Placodermi) Центрального девонского поля // Изв. вузов. Геология и разведка. 2002. № 4. С. 12–19.
8. Молошников С.В. О находках высокотелых ботриолепид (Pisces, Placodermi, Bothriolepididae) в верхнем девоне Южного Урала и Кузбасса // Палеонтол. журн. 2010. № 5. С. 79–83.
9. Молошников С.В. К систематике эуантиарх (Vertebrata, Placodermi) // Наука в вузовском музее: Материалы Всероссийской научной конференции, Москва, 15–17 ноября 2016 г. Ч. 2. М.: Музей земледения МГУ, 2016. С. 26–29.
10. Ржонсницкая М.А., Куликова В.Ф. (ред.). Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы с региональными стратиграфическими схемами. Л., 1988. Девонская система. Л., 1990. 60 с.
11. Саммет Э.Ю. Девонская система // Геология СССР. Т. 1. Ленинградская, Псковская и Новгородская области. Геологическое описание. М.: Недра, 1971. С. 174–245.
12. Саммет Э.Ю. Восточная часть Главного девонского поля // Стратиграфия СССР. Девонская система. Книга 1 / Ред. Д.В. Наливкин, М.А. Ржонсницкая. М.: Недра, 1973. С. 90–106.
13. Lukševičs E. Bothriolepid antiarchs (Vertebrata, Placodermi) from the Devonian of the north-western part of the East European platform // Geodiversitas. 2001. V. 23. N 4. P. 489–609.
14. Moloshnikov S. Crested antiarch *Bothriolepis zadonica* H.D. Obrucheva from the Lower Famennian of Central European Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. N 1. 135–146.
15. Moloshnikov S.V. Devonian antiarchs (Pisces, Antiarchi) from Central and Southern European Russia // Paleontol. J. 2008. V. 42. N 7. P. 691–773.
16. Moloshnikov S.V. Middle–Late Devonian Placoderms (Pisces: Antiarchi) from Central and Northern Asia // Paleontol. J. 2012. Vol. 46. N 10. P. 1097–1196.