

УДК 567.433:551.734.2(571.511.8)

К МОРФОЛОГИИ И СИСТЕМАТИЧЕСКОМУ ПОЛОЖЕНИЮ UNGULASPIS ARCTOA (OSTEOSTRACI, AGNATHA) ИЗ НИЖНЕГО ДЕВОНА АРХИПЕЛАГА СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ

© 2011 г. О. Б. Афанасьева

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: oafan@paleo.ru

Поступила в редакцию 15.12.2010 г.

Принята к печати 18.01.2011 г.

Дополнительное исследование головного щита и туловищных чешуй голотипа *Ungulaspis arctoa* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa позволило установить, что поверхность экзоскелета складывается дентином, по крайней мере, двух генераций. На основании полученных данных сделана реконструкция наружного скелета этой формы. Предложена модель формирования экзоскелета у *Ungulaspis arctoa* в онтогенезе. Впервые у остеостраков феномен суперпозиционного роста панциря подробно описан не на микро-, а на макроостатках. На примере остеостраков обосновано существование двух типов вертикального роста наружного скелета (би- и униполярного) у некоторых групп древних первичноводных позвоночных. Обсуждается положение *Ungulaspis arctoa* в системе остеостраков.

Присутствие костнощитковых бесчелюстных (*Osteostraci*) в ископаемой фауне позвоночных силура и нижнего девона архипелага Северная Земля было отмечено геологами уже во время сбора материалов экспедициями 1978–1979 гг. (Afanassieva, 1999). Однако первые описания новых форм остеостраков были сделаны лишь в конце прошлого века (Mark-Kurik, Janvier, 1995; Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 1998; Afanassieva, 2000).

При описании *Ungulaspis arctoa* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998 из отложений североземельской свиты нижнего девона о. Октябрьской Революции (Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 1998; Afanassieva, 1999) было указано, что голотип представляет собой отпечаток дорсальной стороны головного щита и части туловища животного с фрагментами экзо- и эндоскелета различной сохранности. Соответственно, скульптура головного щита и туловищных чешуй голотипа отпечатана на породе, где расположены также разноразмерные фрагменты его экзоскелета, наблюдаемые с внутренней стороны панциря. Для изучения строения покровов *Ungulaspis arctoa*, в том числе в СЭМ, были взяты мелкие фрагменты экзоскелета, полученные в результате механического препарирования голотипа. На основании полученных данных была сделана реконструкция строения дорсальной стороны экзоскелета головного щита этого вида (рис. 1, а; Afanassieva, 1999, рис. 2).

Благодаря совместному проекту между Литовской и Российской академиями наук по изучению бесчелюстных позвоночных из палеозойских отложений северной части Восточно-Европейской

платформы, у автора появилась возможность более тщательно исследовать головной щит и чешуи у голотипа *Ungulaspis arctoa*. Дополнительное изучение голотипа позволило установить, что его наружный скелет имеет гораздо более сложное строение.

Было установлено, что для *Ungulaspis arctoa* характерна скульптура генерализованного типа (табл. XII, фиг. 1, 2, см. вклейку): многочисленные мелкие более или менее удлиненные бугорки на тессерах головного щита и узкие валики на туловищных чешуях (Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 1998; Afanassieva, 1999). Форма бугорков на поверхности экзоскелета меняется с округлой на удлиненную при переходе от головного щита к туловищному отделу. Бугорки могут быть соединены дентиновыми анастомозами (Афанасьева, 2004). Удлиненные бугорки и валики иногда разветвляются. Исследование в СЭМ показало, что для бугорков характерна тонкая исчерченность поверхности (табл. XII, фиг. 3; Afanassieva, 2004b, рис. 1E, 1F). Бугорки сложены клеточной костной тканью, постепенно переходящей в их верхней части в дентиноидную ткань, пронизанную тонкими каналцами. Между бугорками открываются устья каналов сосудистого сплетения. Поровые поля или перфорированные септы в твердых покровах не обнаружены.

В экзоскелете головного щита *Ungulaspis arctoa* хорошо идентифицируются тессеры, разделенные промежутками, занимаемыми циркумаральными каналами полигональной сети. В некоторых частях щита, приблизительно на границе среднего и базального слоев, сохранились развитые радиальные каналы (табл. XII, фиг. 4). На сломе бугорков, в их

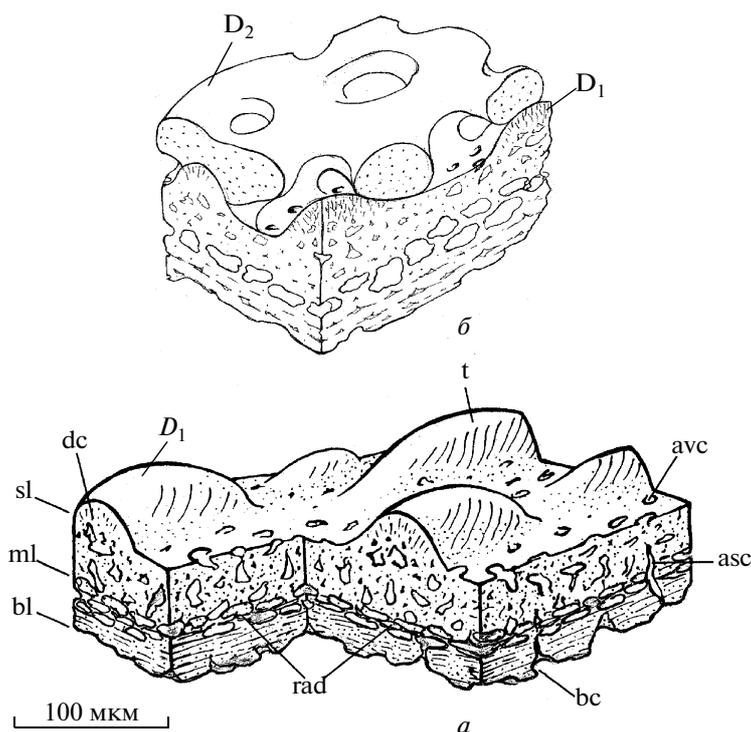


Рис. 1. Трехмерная схема строения экзоскелета дорсальной стороны щита *Ungulaspis arctoa* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998: *a* — стадия развития экзоскелета с генерацией первичных дентиновых бугорков (по: Afanassieva, 1999, с изменениями); *b* — стадия развития экзоскелета со вторичной дентиновой сетью. Обозначения: asc — восходящий сосудистый канал; avc — отверстие сосудистого канала; bc — базальная камера; bl — базальный слой; D_1 — дентин первой генерации; D_2 — дентин последующей генерации; dc — дентиновые каналцы; rad — радиальные каналы; sl — поверхностный слой; t — бугорок на поверхности тессеры.

основании, имеются относительно большие полости, интерпретируемые как базальные. Восходящие каналы нижнего сосудистого сплетения местами пронизывают хорошо развитый базальный слой.

Дополнительное исследование наружного скелета головного щита голотипа *Ungulaspis arctoa* позволило установить, что на поверхности тессер присутствует сложная дентиновая структура, имеющая вид объемной сети с относительно крупными порами и залегающая на бугорках первой генерации дентина (табл. XII, фиг. 5–8; рис. 1, б). Поверхность дентиновой сети блестящая. Диаметр пор может довольно значительно колебаться, поры расположены не упорядоченно. На исследованном нами фрагменте щита диаметр отверстий этой сети составляет 30–60 мкм, толщина структуры 20–100 мкм.

Подобное строение твердых покровов указывает на то, что при формировании наружного скелета мелкие бугорки образовывались первыми (дентин первой генерации), позднее над ними закладывалась дентиновая сеть (дентин второй генерации). Таким образом, для *Ungulaspis arctoa* доказано существование двух генераций дентина в твердых по-

кровах, т.е. возможность надставочного (суперпозиционного) роста при образовании экзоскелета.

Существование феномена суперпозиционного роста в твердых покровах остеоостраков было отмечено Т. Эрвигом (Ørving, 1951) впервые на материале из нижнего девона Шпицбергена. Он привел изображение шлифа вертикального сечения экзоскелета *Serhalaspis* sp. (там же, рис. 11В) с вертикальным расположением двух генераций бугорков. В работе отмечено, что периодическое образование новых твердых тканей на внешней поверхности экзоскелетных элементов обнаружено у многих остракодерм и рыб.

Г. Венгше в своей монографии по остеоостракам Шпицбергена (Wängsjö, 1952) специально останавливается на проблеме вторичного роста экзоскелета у остеоостраков и, в частности, обсуждает существование надставочного способа формирования сложных (составных) дентиновых бугорков у *Tegaspis kollerii* (Stensiö, 1927). Он пришел к выводу, что суперпозиционный рост (“appositional growth”, по Венгше) бугорков, а, следовательно, и экзоскелета в целом, очень редок в этой группе древних позвоночных.

В. Гросс (Gross, 1961) подробно описал строение экзоскелета с двумя генерациями мезодентина на мелких изолированных фрагментах панциря остеострака из нижнедевонских отложений северной части Германии. Скульптура этой формы, по его мнению (Gross, 1961, с. 109–110, 146), сходна с таковой *Cephalaspis excellens* Wängsjö, 1952 [= *Zenaspis excellens* (Wängsjö)]. Он отнес эти остатки к *Zenaspis?* sp. indet., и предложил возможную схему образования подобной скульптуры с упорядоченными порами на поверхности наружного скелета (Gross, 1961, рис. 17). Сравнительно недавно мелкие изолированные фрагменты экзоскелета остеостраков со сходной скульптурой и, возможно, типом роста были подробно описаны Дж. Фергоссоном (Vergoossen, 2002, 2004) из верхнего силура Швеции. Фергоссен отнес часть фрагментов к *Hemicyclaspis* sp. indet. (hemicyclaspid), другую часть – к *Zenaspis?* sp. indet. (zenaspid? sensu Gross, 1961).

Существование дентиновых структур различного типа – дискретных бугорков и слитной сети – в экзоскелете *Ungulaspis arctoa*, а также их взаимное расположение, свидетельствуют о том, что образование его твердых покровов могло происходить следующим образом. Сначала на будущих тессерах и туловищных чешуях закладывалась первая генерация мезодентина в виде многочисленных мелких бугорков и узких валиков соответственно. Приблизительно одинаковые размеры этих образований свидетельствуют о том, что их закладка на тессере или чешуе могла происходить одновременно. Дальнейшая оссификация покровных тканей на каждой тессере проходила, вероятно: а) в базальном направлении, за счет развития костной ткани вокруг сосудов среднего слоя и нарастания костной ткани базального слоя, и б) в радиальном направлении, вследствие развития костной ткани среднего и базального слоев по радиальным каналам. Наличие неоссифицированных зон в покровах между твердыми участками тессер позволяло животному продолжать расти и на этой стадии онтогенеза. Следующая генерация дентина, закладывающаяся на поверхности экзоскелета в мягких покровах, “поглощала” первичные бугорки и образовывала дентиновую сеть на поверхности тессеры. Вопрос о том, соединялись ли тессеры в слитный панцирь у *Ungulaspis arctoa* посредством такой сети, остается в настоящее время открытым. В случае одновременной закладки “жесткой” дентиновой сети на всей поверхности щита дальнейшее увеличение его абсолютных размеров оказывалось сильно ограниченным и требовало особых механизмов перестройки экзоскелета.

Ранее нами было предложено выделение двух основных типов вертикального роста (утолщения) экзоскелета у остеостраков: униполярный и бипо-

лярный способы роста (Afanassieva, 2004a). Униполярный рост подразумевает однонаправленное утолщение экзоскелета относительно плоскости первичной закладки дентиновых структур, за счет нарастания твердых тканей в базальном направлении. При биполярном росте утолщение экзоскелета происходило в двух противоположных направлениях – базальном и апикальном. В апикальном направлении утолщение экзоскелета происходит за счет образования дополнительных (по крайней мере, двух) последовательных генераций дентина. Биполярный рост твердых покровов, характерный для *Ungulaspis*, четко отличается от униполярного роста, типичного, например, для трематаспидных остеостраков. Так, у видов рода *Tremataspis*, а также у *Dartmuthia gemmifera* Patten, закладка гладкой дентиновой поверхности происходила однократно на всей или на большей части головотуловищного щита и его утолщение проходило по униполярному типу.

Поскольку явление суперпозиционного роста (в данном случае, существование нескольких погруженных генераций бугорков) хорошо известно в некоторых группах древних бесчелюстных (гетеростраки) и челюстноротых (артроиды, кроссоптеригии) (Новицкая, 1971), понятие полярности вертикального роста твердых наружных покровов вполне приложимо к морфогенезам экзоскелета у различных групп первичноводных позвоночных.

Систематическое положение *Ungulaspis arctoa* к настоящему времени не определено (Афанасьева, 2004). Как было отмечено (Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 1998; Afanassieva, 1999), для него характерны признаки, типичные как для примитивных ателеаспидных остеостраков (выраженная тессерированность щита, размытость границ латеральных полей, возможное отсутствие корнуальных выростов), так и для продвинутых сколенаспидных форм (крупные абсолютные размеры, относительно малые орбиты, расширенная гипофизная часть назогипофизного отверстия, хорошо развитый дорсальный гребень головного щита). Своеобразный комплекс признаков, а также сложное строение экзоскелета, не описанное в других, выделяемых ныне, подгруппах остеостраков, свидетельствует о том, что *Ungulaspis* может представлять отдельную подгруппу этих бесчелюстных позвоночных.

Интересно отметить, что Гросс (Gross, 1961) идентифицировал микроостатки остеострака со сходным типом скульптуры как *Zenaspis?* sp. indet., то есть, отнес его, согласно современным воззрениям, к сколенаспидным (зенаспидным) остеостракам (*Scolenaspidiens*, по Janvier, 1985; *Scolenaspidoidei*, по Афанасьева, 1991, 2004; *Zenaspidida*, по Janvier, 1996). Сходный по типу скульптуры *Cephalaspis excellens* Wängsjö, 1952 был выделен Ф. Жанвье (Janvier,

1996) в отдельный род *Waengsjoeaspis*, с характерным, разделенным на две части, назогипофизным отверстием. Систематическое положение рода *Waengsjoeaspis* не определено. *Ungulaspis* четко отличается от него набором признаков, в том числе не раздельным назогипофизным отверстием.

Таким образом, установлено, что для *Ungulaspis arctoa* характерен биполярный тип вертикального роста твердых покровов. Впервые у остеостраков доказательства суперпозиционного роста панциря описаны не на микро-, а на макроостатках. Можно предположить, что подобный способ образования экзоскелета был гораздо более широко распространен у остеостраков, чем это предполагалось ранее. При всем разнообразии скульптуры панциря, встречающемся в этой группе бесчелюстных, в каждой филетической линии остеостраков реализовался преимущественно один конкретный тип морфогенеза экзоскелета (в данном контексте, уни- или биполярный способ вертикального роста).

Описанные материалы хранятся в Институте геологии и географии Центра исследования природы Литовской академии наук, Вильнюс и Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН.

Автор выражает благодарность А. Угинчусу (Институт геологии и географии Литвы), Л.Т. Протасевичу и А.В. Мазину (ПИН РАН) за техническую помощь, а также всем сотрудникам ПИНа, оказавшим содействие при исследованиях описанного материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева О.Б.* Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha). М.: Наука, 1991. 144 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 248).
- Афанасьева О.Б.* Остеостраки. Osteostraci // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы / Ред. Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева. М.: ГЕОС, 2004. С. 210–268.
- Афанасьева О.Б., Каратайте-Талимаа В.Н.* Новые остеостраки (Agnatha) из силура и нижнего девона архипелага Северная Земля (Россия) // Палеонтол. журн. 1998. № 6. С. 60–64.
- Новицкая Л.И.* О диагностической оценке орнамента бесчелюстных и рыб // Палеонтол. журн. 1971. № 4. С. 82–96.
- Afanassieva O.B.* The exoskeleton of *Ungulaspis* and *Ateleaspis* (Osteostraci, Agnatha) from the Lower Devonian of the Severnaya Zemlya, Russia // Acta Geol. Pol. 1999. V. 49. № 2. P. 119–123.
- Afanassieva O.B.* New osteostracans from the Silurian of Severnaya Zemlya Archipelago (Russia) and some problems relating to the parataxonomy of armored agnathans // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. 2. P. S138–S146.
- Afanassieva O.B.* New evidence on the exoskeletal growth of some Lower Devonian osteostracans // 10 th Intern. Symp. on Early Vertebrates/Lower Vertebrates. Gramado, 24–28 th May 2004: Progr. and abstracts / Ed. M. Richter. Univ. Federal do Rio Grande do Sul, 2004a. P. 9.
- Afanassieva O.B.* Microrelief on the exoskeleton of some early osteostracans (Agnatha): preliminary analysis of its significance // The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology. Riga, Latvia / Ed. E. Luksevics. P. 14–21 (Acta Univ. Latviensis, Earth and Environment Sci. 2004b. V. 679).
- Gross W.* Aufbau des Panzers oberilurischer Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschlebe) und Oesels // Acta Zool. 1961. V. 42. P. 73–150.
- Janvier P.* Les Céphalaspides du Spitsberg. Anatomie, phylogénie et systématique des Ostéostracés siluro-dévonien. Révision des Ostéostracés de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur du Spitsberg). P.: Cahiers de Paléontologie: CNRS, 1985. 244 p.
- Janvier P.* Early vertebrates. Oxford Monographs on Geology and Geophysics. Oxford: Clarendon Press, 1996. 364 p.
- Mark-Kurik E., Janvier P.* Early Devonian osteostracans from Severnaya Zemlya, Russia // J. Vertebr. Paleontol. 1995. V. 15. № 3. P. 449–462.
- Ørvig T.* Histologic studies of Placoderms and fossil Elasmobranchs I: The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general // Arkiv zool. 1951. V. 2. № 2. P. 321–454.
- Stensiö E.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Pt. 1. Family Cephalaspidae // Skrft. Svalbard Nordishav. 1927. V. 12. P. 1–391.
- Vergoossen J.M.J.* Late Silurian fish microfossils from Ramsåsa, locality H, Skania, south Sweden, with some remarks on the body zonation scheme used in thelodont studies // Scripta geol. 2002. V. 123. P. 41–69.
- Vergoossen J.M.J.* Fish microfossils from Ramsåsa, site E, Skåne, southern Sweden (mid Palaeozoic) // Scripta geol. 2004. V. 127. P. 1–70.
- Wängsjö G.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Pt 9. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen cephalaspids // Skrift. Norsk Polarinst. 1952. № 97. P. 1–657.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–8. *Ungulaspis arctoa* Afanassieva et Karatajūtė-Talima, 1998, голотип LIG № 35-670; архипелаг Северная Земля, о. Октябрьской Революции, местонахождение на р. Подъемная; североземельская свита, лохков, нижний девон: 1 – интактные бугорки, сохранившиеся на тессере в интерзональной части головного щита голотипа; 2 – бугорки на извлеченном из породы микрофрагменте экзоскелета из передней части головного щита (экз. ПИН, № 4766/9); 3 – тонкая исчерченность на поверхности краевого бугорка головного щита (экз. ПИН, № 4766/6); 4 – радиальные каналы на сломе микрофрагмента экзоскелета головного щита (экз. ПИН, № 4766/2); 5–8 – объемная сеть последующей генерации дентина на поверхности экзоскелета головного щита (экз. ПИН, № 4766/10) (7, 8 – виден поглощенный сетью бугорок первой генерации дентина).

**On the Morphology and Taxonomic Position of *Ungulaspis arctoa*
(Osteostraci, Agnatha) from the Lower Devonian of the Severnaya Zemlya Archipelago**

O. B. Afanassieva

An additional study of the cephalic shield and trunk scales of the holotype of *Ungulaspis arctoa* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa has shown that the exoskeleton surface is composed of dentin of at least two generations. Based on new data, the exoskeleton of *Ungulaspis* is reconstructed. A model for ontogenetic development of the exoskeleton of *Ungulaspis arctoa* is proposed. The superposition growth of osteostracan exoskeleton is described in detail for the first time using macro- rather than microfossils. Using Osteostraci as an example, the existence of two (bipolar and unipolar) types of vertical growth of the exoskeleton in some groups of lower vertebrates is shown. The taxonomic position of *Ungulaspis arctoa* in the system of Osteostraci is discussed.

Keywords: Agnatha, osteostracans, *Ungulaspis*, morphology, Lower Devonian, Severnaya Zemlya Archipelago, Russia.

