

УДК 567.433:551.734.2(571.511.8)

НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ ОСТЕОСТРАКАХ (AGNATHA) ИЗ НИЖНЕГО ДЕВОНА АРХИПЕЛАГА СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ

© 2013 г. О. Б. Афанасьева*, В. Н. Каратайте-Талимаа**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

**Институт геологии и географии Центра исследования природы Академии наук Литвы, Вильнюс

e-mail: oaafan@paleo.ru

Поступила в редакцию 05.09.2012 г.

Принята к печати 24.12.2012 г.

Из отложений североземельской свиты нижнего девона о-ва Октябрьской Революции архипелага Северная Земля описаны остатки остеоостраков *Reticulaspis menneri* gen. et sp. nov. и *Nucleaspis unica* gen. et sp. nov. Хорошая сохранность структуры экзоскелета у *Reticulaspis menneri* впервые дает возможность охарактеризовать конструкцию и способ роста наружного скелета остеоостраков со сплошной сетчатой дентиновой поверхностью головотуловищного щита. *Nucleaspis unica* представляет чрезвычайно редкую в этой группе позвоночных ювенильную стадию развития. Для преокупированного названия рода *Ungulaspis Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa*, 1998 предложено название *Paraungulaspis*.

DOI: 10.7868/S0031031X13050024

Исследованные нами остатки костнощитковых бесчелюстных позвоночных (*Osteostraci*) были обнаружены геологами в отложениях нижнего девона о. Октябрьской Революции архипелага Северная Земля во время экспедиции 1978 г., организованной В.Вл. Меннером (Ин-т геологии и разработки горючих ископаемых АН СССР). Предварительные определения собранного материала по древним бесчелюстным были сделаны В.Н. Каратайте-Талимаа, принимавшей участие в этой экспедиции, еще в полевых условиях. Уточненные определения вошли составной частью в краткий перечень фауны вмещающих отложений (Каратайте-Талимаа и др., 1986). Первые описания новых форм остеоостраков из девона Северной Земли были сделаны в 90-е годы прошлого века (Mark-Kurik, Janvier, 1995; Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 1998).

В ранее опубликованной работе (Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 1998), нами был описан новый остеоострак из отложений верхней части североземельской свиты нижнего девона о. Октябрьской Революции, для которого было предложено название *Ungulaspis arctoa Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa*, 1998. Нами установлено, что данное название рода является младшим омонимом названия, учрежденного для рода щитовок семейства *Diaspididae*, *Insecta* (MacGillivray, 1921). В связи с этим в настоящей работе мы предлагаем новое название рода для указанной формы остеоостраков, а именно, *Paraungulaspis Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa* gen. nov. с типовым видом

Paraungulaspis arctoa (Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998).

В сделанном нами описании голотипа *Paraungulaspis arctoa* (Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998) указано, что он представляет собой отпечаток дорсальной стороны головного щита и части туловища животного с фрагментами экзо- и эндоскелета различной сохранности (Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 1998, табл. VI, фиг. 1). Поскольку задне-боковые части головного щита у голотипа не сохранились, не представляется возможным установить, были ли развиты у этой формы корнуальные выступы (*cornua* или *roga*), т.е. определить важную для данной группы бесчелюстных принадлежность к подгруппе корнуатных остеоостраков (*Cornuata*, по Janvier, 1996). Для *Paraungulaspis arctoa* характерен своеобразный комплекс признаков, совмещающий как примитивные признаки (выраженная тессерированность головного щита, размытость границ латеральных полей, возможное отсутствие корнуальных выростов), так и продвинутые (крупные абсолютные размеры, относительно малые орбиты, расширенная гипофизарная часть назогипофизарного отверстия, хорошо развитый дорсомедиальный гребень головного щита) характеристики. Его систематическое положение не определено (Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 1998; Афанасьева, 2004, 2011). Ситуация осложняется также и тем, что в одновозрастных отложениях североземельской свиты были обнаружены как архаичный *Ateleaspis* sp., для которого характерно отсутствие

корнуальных выступов при наличии хорошо развитых плавников (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998), так и, предположительно, рогатый сколенаспидный остеоострак, являющийся типичным представителем относительно продвинутых корнуатных форм (Афанасьева, 1998).

Благодаря совместному проекту между Литовской и Российской академиями наук по изучению бесчелюстных позвоночных из палеозойских отложений северной части Восточно-Европейской платформы авторы получили возможность продолжить изучение редких ископаемых остатков бесчелюстных из нижнего девона Северной Земли. Новые материалы были получены нами в результате длительного растворения конкреций из известняка в буферном растворе слабой уксусной кислоты и тонкого механического препарирования скелетных остатков. На поверхности конкреций, выбранных для указанной обработки, еще в полевых условиях были обнаружены микрофрагменты экзоскелета, принадлежащие, предположительно, древним позвоночным. Полученные в результате растворения материалы, в том числе мелкие фрагменты наружного скелета, были исследованы с помощью оптического и электронного микроскопов.

В ходе растворения одной из конкреций, вмещающей остатки, из обнажения 67 (слой 12) по р. Подъемная, и препарирования материала, постепенно освободился от породы почти полный, хотя и частично деформированный, головотуловищный щит остеоострака средних размеров с хорошо сохранившимся экзоскелетом (рис. 1). Несмотря на деформацию центральной части щита, затронувшую дорсальное поле, пинеальный и назогипофизарный отделы, сохранились многие детали строения, так что представляется возможным охарактеризовать значительное число признаков, задействованных у остеоостраков в таксономических диагнозах разного ранга (Афанасьева, 1991, 2004).

Важным моментом исследования стало обнаружение у описываемого образца хорошо сохранившегося левого корнуального выроста – рога (рис. 1; табл. IX, фиг. 1–3, см. вклейку). Данная находка позволяет обоснованно отнести исследуемую форму к подгруппе рогатых остеоостраков и подтверждает предположение (Афанасьева, 1998) о присутствии корнуатных форм остеоостраков в отложениях этого возраста архипелага Северная Земля.

Практически вся открывшаяся дорсальная поверхность исследованного головотуловищного щита покрыта блестящим дентиновым слоем, пронизанным многочисленными порами, организованными таким способом, что образуется мелкоячеистая сеть (табл. IX, фиг. 4; табл. X, фиг. 1, см. вклейку). Вдоль краев щита, на конце рога, а

также на передне-боковой части вентральной стороны щита размещены более крупные удлиненные бугорки, местами соединенные друг с другом перемычками (табл. IX, фиг. 3, 5, 6). Перед орбитами и по бокам от дорсального поля расположены небольшие возвышения, на которых экзоскелет утолщен, при этом на поверхности щита помещены относительно крупные удлиненные бугорки, связанные между собой дентиновыми мостиками (преорбитальные возвышения: табл. IX, фиг. 7), либо панцирь утолщен, в основном, за счет сильного развития базального слоя и многослойного залегания радиальных каналов (возвышения вдоль дорсального поля: табл. IX, фиг. 8).

На сохранившихся передней и боковых частях исследованного головотуловищного щита прослеживается сплошная и сглаженная сетчатая поверхность экзоскелета, типичная для большей части щита, сменяющаяся относительно узкой неоднородной складчато-бугристой сетчатой поверхностью непосредственно у латеральных краев щита. Подобное расположение тканей экзоскелета может свидетельствовать, с нашей точки зрения, либо о небольшой ширине размещенных в этих частях щита латеральных полей (ширина бугристой части), либо о том, что эти органы у данной формы имели большую ширину, но были скрыты (частично или полностью) под сплошной дентиновой сетью поверхностного слоя, покрывающей тессеры. Отсутствие латеральных полей на дорсальной поверхности головотуловищного щита отмечено как характерный признак у поздних остеоостраков: у представителей семейства *Escuminaspididae* Arsenault et Janvier, 1995 из верхнего девона, а также, возможно, у среднедевонского вида *Trewinia magnifica* (Traquair, 1893), таксономическое положение которого не определено (Arsenault, Janvier, 1995; Janvier, Newman, 2005). Однако исследованный экземпляр четко отличается от них своими абсолютными размерами, формой и пропорциями головотуловищного щита и расположенных на нем органов, а также типом скульптуры.

Относительно широкими корнуальными выступами и суженной кзади интерзональной составляющей головотуловищного щита описываемая форма несколько сходна с представителями семейства *Parameteoraspididae* Afanassieva, 1991, однако отличается от них более выпуклым щитом с выраженным дорсомедиальным гребнем и изогнутыми к медиальной оси тела рогами. Размеры и пропорции головотуловищного щита и размещенных на нем органов указывают на то, что данная форма может быть наиболее близка к сколенаспидным (зенаспидным) остеоостракам (группа *Scolenaspidiens*, по Janvier, 1985; подотряд *Scolenaspidoidei*, по Афанасьева, 1991, 2004; отряд *Zenaspidida*, по Janvier, 1996). Эта группа объединяет раннедевонских остеоостраков с относительно крупным массивным щитом, покрытым бугор-

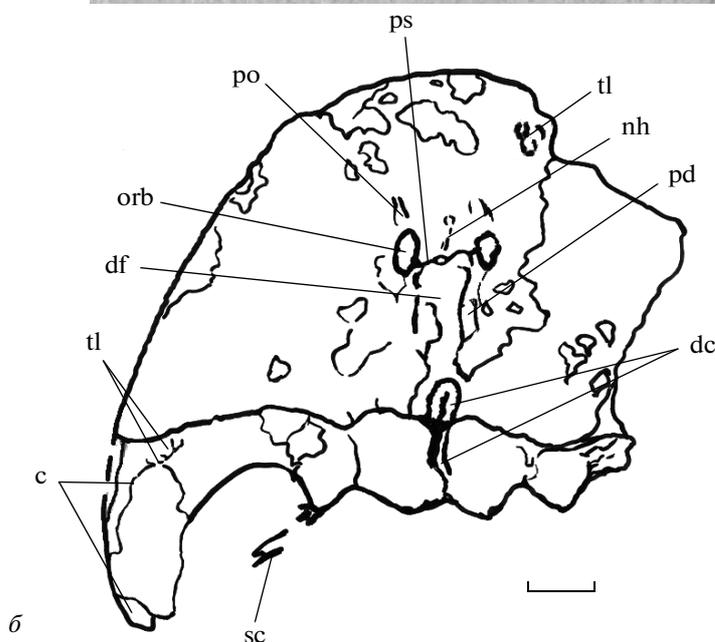
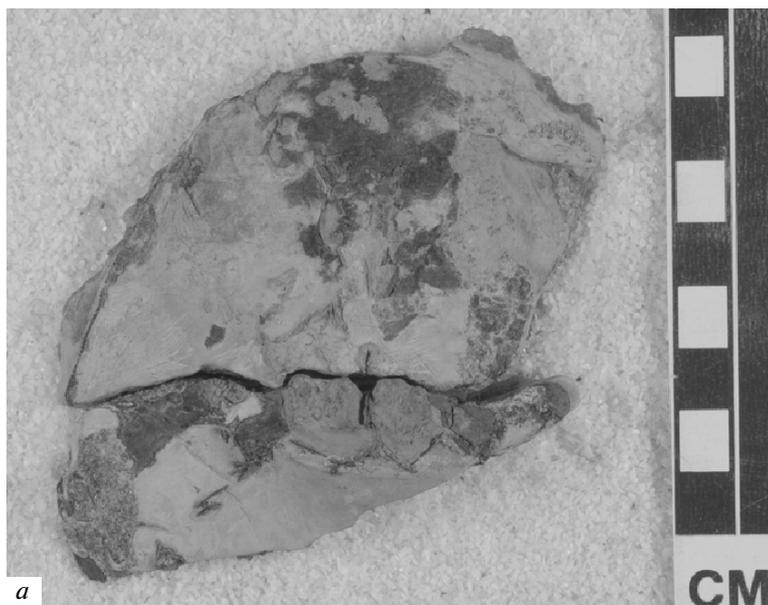


Рис. 1. *Reticulaspis menneri* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4766/30; архипелаг Северная Земля, о. Октябрьской Революции, р. Подъемная, местонахождение 67, слой 12; нижний девон, лохков, североземельская свита: *a* – головуло-вищный щит, вид с дорсальной стороны; *б* – прорисовка по фотографии. Обозначения: *c* – корнуальный вырост, *dc* – дорсомедиальный гребень, *df* – дорсальное поле, *nh* – назогипофизарное отверстие, *orb* – орбита, *pd* – валик, огибающий латерально дорсальное поле, *po* – преорбитальное возвышение, *ps* – пинеальная борозда, *sc* – туловищные чешуи, *tl* – следы тессер латерального поля. Длина масштабной линейки – 10 мм.

ками, и ротожаберной полостью олигобранхиатного типа строения. Родственные связи внутри группы не выяснены, ее систематика не устоялась. В данной группе остеоостраков к настоящему времени выделено два семейства: *Zenaspididae* Stensiö, 1958 и *Scolenaspididae* Afanassieva, 1991. Часть родов, отнесенных к этой группе, имеет неопределенную семейственную принадлежность. Исследованная нами форма по необычному соче-

танию характерных для нее признаков не может быть отнесена ни к формам из указанных семейств, ни к входящим в группу отдельным родам. Она выделяется нами в особый род *Reticulaspis* gen. nov. с типовым видом *R. menneri* sp. nov. Следует отметить, что эта форма характеризуется прежде всего значительным развитием наружного скелета (сплошная дентиновая сеть на поверхности щита, преорбитальные возвышения, хоро-

шо развитый дорсомедиальный гребень, массивные широкие рога) при сравнительно небольших абсолютных размерах головотуловищного щита.

При детальном исследовании других материалов, полученных нами в результате растворения породы из местонахождений того же возраста, были обнаружены фрагменты других щитов и частей туловища остеоостраков сходных размеров и с аналогичным строением экзоскелета. Эти образцы отнесены нами, на данном этапе исследований, к *Reticulaspis* sp., поскольку сохранность материала и его фрагментарность не позволяют сделать более точное определение.

При исследовании в СЭМ мелких фрагментов экзоскелета *Reticulaspis menneri* на некоторых сколах под дентиновой сетью или бугорками нами обнаружены бугорки первичной генерации дентина (табл. X, фиг. 2–4). Таким образом, для *R. menneri* установлено существование суперпозиционного роста экзоскелета, сходного с подробно описанным у *Paraungulaspis arctoa* (Афанасьева, 2011, обзор работ по остеоостракам со сходной скульптурой см. там же). Нами предполагается, что у *Reticulaspis menneri* первоначально на поверхности тессер появлялись мелкие бугорки первичной генерации дентина, затем на всей (или большей части) поверхности головотуловищного щита развивалась дентиновая сеть вторичной генерации, поглощавшая структуры предыдущих генераций дентина. Увеличение абсолютных размеров особи на стадии существования отдельных тессер могло происходить за счет постепенной минерализации нарастающих участков мягких тканей между тессерами. Образование сплошной (непрерывной) дентиновой сети на всей поверхности щита препятствовало дальнейшему увеличению абсолютных размеров особи и, вероятно, происходило лишь при достижении ею размеров, близких к дефинитивным. Дальнейшее развитие панциря происходило за счет вертикального роста (утолщения) экзоскелета по биполярному типу (Афанасьева, 2004а), т.е. панцирь развивался как в базальном (развитие и утолщение базального слоя), так и в апикальном (образование новых дентиновых слоев) направлениях. В случае образования подобной сети лишь на отдельных тессерах или на части поверхности щита горизонтальный рост продолжался на свободных от нее участках. Биполярный тип вертикального роста подробно описан для фрагмента экзоскелета (=отдельной тессеры) у *Paraungulaspis arctoa* (Афанасьева, 2011), однако у *Reticulaspis menneri* впервые показаны возможность вертикального роста по биполярному типу на всей поверхности экзоскелета головотуловищного щита и путь формирования консолидированного щита за счет развития сплошной сетчатой дентиновой поверхности, объединяющей отдельные тессеры. Описанный нами ранее *Paraungulaspis arctoa* име-

ет сходный с *Reticulaspis menneri* тип строения экзоскелета (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998; Afanassieva, 1999; Афанасьева, 2011), вместе с тем, эти формы четко отличаются друг от друга абсолютными размерами, пропорциями головотуловищного щита и размещенных на нем органов.

Детальное изучение фрагментов головотуловищного щита *Reticulaspis menneri* в СЭМ выявило присутствие тонкого рельефа на поверхности экзоскелета. На поверхности дентиновой сети и бугорков первичной генерации хорошо просматривается микрорельеф в виде тонкой исчерченности, характерный для этой группы древних бесчелюстных (табл. X, фиг. 1, 2, 4; thin ribbing, по Afanassieva, 2004b; longitudinal striation, по Märss, 2004, 2006, рис. 11С). На некоторых фрагментах дентиновой сети сохранились однонаправленные структуры (заостренные края, шипики). Расположение этих структур (табл. X, фиг. 1), закладываемых с учетом гидродинамических нагрузок, действующих на головотуловищный щит, указывает на то, что данные фрагменты могли размещаться на краевых или переходных (от головного к туловищному) отделах щита. Никаких перфорированных септ или поровых полей в экзоскелете *Reticulaspis menneri* не обнаружено. Между первичными бугорками на поверхности экзоскелета просматриваются только относительно широкие устья каналов (диаметром 15–40 мкм), идентифицируемых нами как сосудистые (табл. X, фиг. 2, 4). Поры дентиновой сети (табл. X, фиг. 1), открывающиеся на поверхности головотуловищного щита (их диаметр составляет 20–60 мкм), могли служить для сообщения с каналами второго порядка полигональной системы (интраареальными каналами слизиевой системы, по Stensiö, 1927). Следует отметить, что диаметр дентиновых структур, составляющих ячейки дентиновой сети у *Reticulaspis* (около 40 мкм), меньше, чем таковой у *Paraungulaspis* (около 100 мкм). Данная информация по микрорельефу экзоскелета у исследуемых форм может быть использована при определении мелкофрагментарных ископаемых остатков в этой группе бесчелюстных.

Ранее, в статье, посвященной костнощитковым бесчелюстным архипелага Северная Земля (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998), нами было отмечено присутствие остатков очень мелкого остеоострака (экз. LIG № 35–671) в обнажении 41 по р. Спокойной на о. Октябрьской Революции. В конкреции малого размера (диаметром менее 3 см) сохранилось ядро головотуловищного щита остеоострака, представляющее собой естественный слепок ротожаберной полости с фрагментами эндо- и экзоскелета, и частично сохранившийся туловищный отдел (рис. 2). Препарирование выявило наличие следов хорошо развитого корнуального выроста. Плохая сохранность экзоскелета и основных органов головотуловищно-

го щита сделало невозможным точное определение данного материала.

Проведенное нами препарирование и исследование этого образца в сканирующем электронном микроскопе позволили получить новую информацию по этому материалу. Сравнение с полученными за эти годы новыми данными по другим формам остеоостраков (в том числе ювенильным и предположительно ювенильным: Janvier, 1985; Hawthorn et al., 2008), позволяет сделать заключение о том, что он принадлежит к новой форме остеоостраков. Для нее характерны мелкие размеры, округлый спереди тессерированный щит, относительно длинные, расходящиеся в стороны рога, ротожаберная полость олигобранхиатного типа строения, хорошо развитый экзоскелет со скульптурой из мелких, округлых или удлиненных, регулярно расположенных бугорков, возможно, местами покрытая сетью поверхность наружного скелета (рис. 2; табл. X, фиг. 5–8). Подобный комплекс признаков не встречается ни у одного из описанных ранее остеоостраков. Исходя из этого, мы выделяем новый род *Nucleaspis* gen. nov. с типовым видом *Nucleaspis unica* sp. nov. Пропорции щита и подвижной части тела этого остеоострака и, прежде всего, их соотношение, крупные размеры туловищных чешуй относительно размеров тела, позволили предположить, что перед нами остатки ювенильной особи. Обнаруженные в СЭМ структуры (табл. X, фиг. 5–8) на поверхности щита (следы регулярных мелких бугорков и, возможно, фрагментов сетки) могут быть трактованы как первичные элементы экзоскелета.

Описанные материалы хранятся в Институте геологии и географии Центра исследования природы Литовской академии наук, Вильнюс (LIG) и Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН). Промеры головотуловищных щитов остеоостраков и их обозначения соответствуют схеме, предложенной О.Б. Афанасьевой (1991, 2004).

INCERTAE ORDINIS

Род *Reticulaspis* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, gen. nov.

Название рода от *reticulum* *lat.* – сетка.

Типовой вид – *Reticulaspis menneri* sp. nov.

Диагноз. Остеостраки средних размеров: длина головотуловищного (L) щита около 70 мм. Ширина щита значительно превышает его длину (L/S – около 0.7). Рога массивные, широкие и длинные (L/M – около 2), направлены латеро-каудально, изогнуты к медиальной оси тела, в дистальных частях округлые в сечении. Орбиты среднего размера. Имеется пинеальная борозда, в средней части разделенная пинеальным отвер-

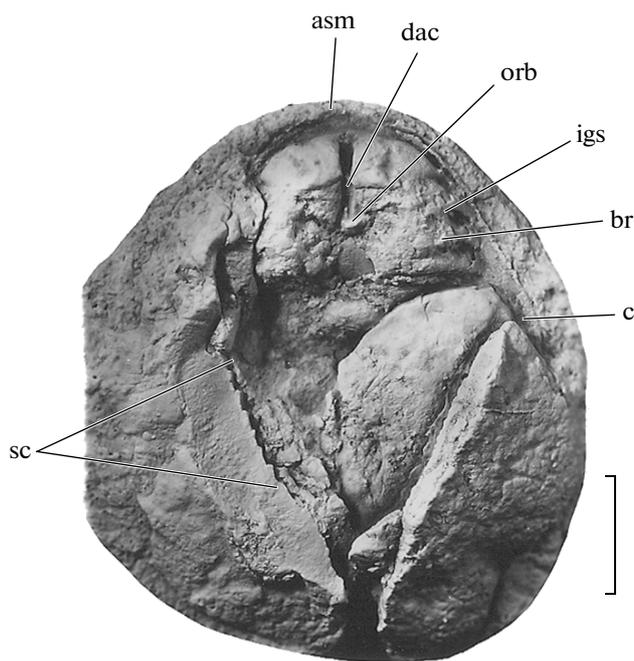


Рис. 2. *Nucleaspis unica* gen. et sp. nov., голотип LIG, № 35-671, ядро головного щита и туловища с фрагментами экзо- и эндоскелета; архипелаг Северная Земля, о. Октябрьской Революции, р. Спокойная, местонахождение 41, слой 12; нижний девон, лохков, североземельская свита. Обозначения: asm – передний край щита, br – жаберный мешок, c – корнуальный вырост, dac – канал дорсальной аорты, igs – след межжаберной перегородки, orb – след орбиты, sc – отпечатки туловищных чешуй. Длина масштабной линейки – 5 мм.

ствием. Дорсальное поле неширокое. Интерзональная часть щита сужается кзади, несет развитый дорсомедиальный гребень. Экзоскелет утолщенный, в нем хорошо развиты все три слоя. У дефинитивных особей поверхностный слой в виде дентиновой сети, она представлена на всей поверхности дорсальной стороны щита. Дентиновая сеть залегает поверх относительно крупных тессер сплошным слоем, поры сети разноразмерные, расположены не упорядоченно. Радиальные каналы хорошо развиты, размещены в несколько слоев. В передней части щита имеются пологие преорбитальные выступы. Края щита и преорбитальные выступы укреплены относительно крупными удлиненными дентиновыми бугорками. На тессерах головотуловищного щита первичные бугорки мелкие и округлые. На туловищных чешуях первичные бугорки узкие и удлиненные, вторично соединены дентиновыми анастомозами и (или) покрыты дентиновой сетью.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Отличается от представителей всех известных семейств рогатых остеоостраков особым сочетанием характерных признаков, в

том числе формой и пропорциями щита и расположенных на нем органов, длинными и широкими рогами, сравнительно небольшими абсолютными размерами, типом скульптуры (дентиновая сеть) и, возможно, частично скрытыми под поверхностным слоем экзоскелета латеральными полями.

Типом скульптуры несколько сходен с видами рода *Waengsjoeaspis* Janvier, 1985 [*W. excellens* (Wängsjö, 1952), *W. nahanniensis* Adrain et Wilson, 1994, *W. platycornis* Scott et Wilson, 2012 (Wängsjö, 1952; Adrain, Wilson, 1994; Scott, Wilson, 2012), см. ниже], однако отличается от них более широкими рогами и хорошо развитым дорсомедиальным гребнем.

Типом скульптуры сходен с родом *Paraungulaspis*, но отличается от него гораздо меньшими абсолютными размерами, развитыми преорбитальными возвышениями, относительно более крупными орбитами, возможно, наличием развитых рогов и менее расширенной гипофизарной частью назогипофизарного отверстия.

З а м е ч а н и я. Кроме голотипа, имеется материал (фрагменты головотуловищных щитов и частей туловища), отнесенный нами на данном этапе исследования к *Reticulaspis* sp. из типового местонахождения и обн. 41, слой 12, р. Спокойная, о. Октябрьской Революции; нижний девон, лохков, североземельская свита.

Г. Венгше (Wängsjö, 1952) подробно описал микроструктуру экзоскелета сходного типа у *Waengsjoeaspis excellens*, но не выявил феномена суперпозиционного роста (“appositional growth”, по Венгше) в его строении. В. Гросс (Gross, 1961) детально описал строение изолированных мелких фрагментов экзоскелета остеострака со сходной скульптурой из нижнедевонских отложений северной части Германии, отнесенных им к *Zenaspis*? sp. indet. и установил присутствие двух генераций в мезодентине поверхностного слоя. Однако до настоящего времени тонкое строение экзоскелета макроостатков остеостраков рода *Zenaspis* Lankester, 1870 не изучено. В работах с описаниями новых находок и новых видов *Zenaspis*, опубликованных в последние годы (Voichyshyn, 2011; Keating et al., 2012), приведены данные только по общему типу скульптуры экзоскелета.

Reticulaspis menneri Afanassieva et Karatajüté-Talimaa, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1–8; табл. X, фиг. 1–4

Название вида – в память Владимира Владимировича Меннера, коллеги, организатора и участника экспедиций на архипелаги Седова и Северная Земля.

Голотип – ПИН, № 4766/30, почти целый головотуловищный щит с хорошо сохранившимся экзоскелетом; Россия, архипелаг Северная

Земля, о. Октябрьской Революции, р. Подъемная, местонахождение 67, слой 12; нижний девон, лохков, североземельская свита.

О п и с а н и е (рис. 1). Головотуловищный щит широкий (*S* около 100 мм), относительно уплощенный. Максимальная ширина щита находится приблизительно на уровне половины длины рогов. Ростральная часть щита широкая. Точная форма переднего края не известна, однако, судя по взаимному расположению краевых бугорков дорсальной и вентральной сторон этой части щита и ее очень малой толщине, он широко закруглен. Боковые края щита выпуклые, переходят в длинные и широкие рога (длина рога около 30 мм, ширина в дистальной части около 20 мм). Рога изогнуты к медиальной оси тела. У голотипа крайняя дистальная часть левого рога отделилась при растворении, что позволяет наблюдать округлое сечение этой части рога и его хорошо развитый экзоскелет (табл. IX, фиг. 2, 3). Интерзональная составляющая сужается кзади постепенно, относительно узкая (около 40 мм), с выраженными заднебоковыми углами, точная форма ее заднего края не известна. Дорсомедиальный гребень хорошо развит, относительно узкий, резко набирает высоту, его верхняя часть не сохранилась. Точная форма и положение назогипофизарного отверстия не установлены из-за деформации этой части щита; судя по взаимному расположению сохранившихся бугорков, оно средних размеров с небольшой перетяжкой в средней части. Орбиты овальные, среднего размера (длина около 6 мм, ширина около 4 мм). Пинеальная бороздка разделена относительно крупным пинеальным отверстием. Дорсальное поле небольшое (длина не более 15 мм, ширина не более 10 мм), относительно узкое, его точная форма не известна. Границы дорсального поля сбоку очерчены латеральными возвышениями, сзади – хорошо выраженным дорсомедиальным гребнем; оно отделено от пинеальной борозды полоской экзоскелета. Следы латеральных полей на голотипе имеют вид складок экзоскелета вдоль передне-бокового края щита и отдельных тессер в проксимальной части рога. Латеральные поля, вероятно, либо относительно узкие, либо имеют большую ширину, но полностью не просматриваются на поверхности, т.к. скрыты дентиновой сетью, покрывающей тессеры.

Экзоскелет очень сильно развит. Дорсальная поверхность головотуловищного щита покрыта сплошной дентиновой сетью с разноразмерными порами (20–60 мкм), расположенными нерегулярно (табл. IX, фиг. 4; табл. X, фиг. 1). Сеть расположена на мелких бугорках (диаметром около 30 мкм) первой генерации дентина, имеющих тонкую исчерченность на поверхности (табл. X, фиг. 2–4). Вдоль краев щита, а также на его вентральной стороне размещены более крупные

удлиненные бугорки, местами соединенные друг с другом перемычками (табл. X, фиг. 5, 6). Перед орбитами и по бокам от дорсального поля расположены небольшие возвышения, на которых экзоскелет утолщен, при этом на возвышениях перед орбитами помещены крупные удлиненные бугорки, соединенные между собой дентиновыми мостиками, тогда как возвышения вдоль поля укреплены в основном за счет сильного развития радиальных каналов и базального слоя (табл. IX, фиг. 7, 8). Тессеры головного щита относительно крупные (2–4 мм), их размеры можно определить по распределению радиальных каналов (табл. IX, фиг. 8). Радиальные каналы хорошо развиты, обычно размещены многослойно. Базальный слой относительно утолщенный, особенно сильно развит по ребрам жесткости щита. На сохранившихся туловищных чешуях размещены удлиненные бугорки, соединенные мостиками так, что местами образуется сеть. Под ними также обнаружены бугорки предыдущей генерации дентина.

Размеры. Длина головуловищного щита около 7 см, ширина щита около 10 см.

Материал. Голотип.

**Под *Nucleaspis Afanassieva*
et *Karatajūtė-Talimaa*, gen. nov.**

Название рода от *nucleus lat.* — ядро, твердая сердцевина.

Типовой вид — *Nucleaspis unica* sp. nov.

Диагноз. Остеостраки очень мелких размеров: длина головуловищного щита (L) около 10 мм, общая длина тела около 30 мм. Головуловищный щит широкий (L/S около 0.5). Максимальная ширина щита находится на уровне дистальных частей рогов. Рога длинные, направлены латеро-каудально, в дистальных частях слегка изогнуты к срединной оси тела. Ротожаберная полость олигобранхиатного типа строения. Экзоскелет хорошо развит. Поверхность головуловищного щита покрыта мелкими округлыми и удлиненными бугорками, местами, возможно, мелкоячеистой сетью. Полигональные поля в экзоскелете представлены. Туловищный отдел покрыт рядами относительно крупных чешуй.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других корнуатных остеостраков очень мелкими размерами, формой и пропорциями головуловищного щита; от других мелких остеостраков (в том числе, ювенильных) — наличием относительно длинных спрямленных корнуальных выростов, возможно, типом скульптуры.

***Nucleaspis unica* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, sp. nov.**

Табл. X, фиг. 5–8

Название рода от *unicus lat.* — единственный в своем роде, необыкновенный.

Голотип — LIG, № 35-671, ядро головуловищного щита и часть туловищного отдела с фрагментами экзо- и эндоскелета; Россия, архипелаг Северная Земля, о. Октябрьской Революции, р. Спокойная, местонахождение 41, слой 12; нижний девон, лохков, североземельская свита.

Описание (рис. 2). Головуловищный щит широкий и относительно короткий, широко закруглен спереди. Его размеры определены по сохранившемуся экзоскелету его вентральной стороны. Интерзональная часть щита частично закрыта сдвинувшейся туловищной частью, вероятно, короткая. На естественном слепке оралобранхиальной полости просматриваются следы структур висцерального аппарата, в том числе слепки жаберных мешков (можно насчитать около 8 жаберных мешков с правой стороны щита). Их расположение соответствует олигобранхиатному типу строения ротожаберной полости. Сохранились следы вероятных орбит, вокруг которых располагаются отпечатки тессер, покрытых округлыми бугорками (табл. X, фиг. 5). В передней части головуловищного щита справа на поверхности слепка сохранились отпечатки экзоскелетных полигонов небольшого размера (около 0.5 мм). Справа на поверхности слепка четвертого жаберного мешка хорошо различимы отпечатки тессер, с округлыми и вытянутыми бугорками (табл. X, фиг. 6). В задней части слепка ротожаберной полости сохранились следы мелких одноразмерных регулярно расположенных бугорков (табл. X, фиг. 7). Их размеры (около 30 мкм) сходны с размерами первичных бугорков, обнаруженных у *Reticulaspis menneri*, однако у *Nucleaspis unica* они имеют более регулярное распределение. Правее от них, на небольшом участке в задней части головуловищного щита, сохранились следы сетеподобной структуры (табл. X, фиг. 8), размерный класс которой также совпадает с таковым дентиновой сетки у *Reticulaspis*. Туловищный отдел относительно короткий (длина около 18 мм), резко сужается кзади. На отпечатке туловищного отдела с левой стороны четко прослеживаются следы 8 чешуй, последовательно расположенных друг за другом в передне-заднем направлении. Чешуи имеют большую длину относительно размеров туловища (длина чешуи составляет около 0.7 мм).

Размеры. Длина головуловищного щита около 10 мм, ширина около 20 мм, длина туловищного отдела около 18 мм, таким образом длина индивидуума составляет около 30 мм.

Замечание. Очень малые абсолютные размеры, пропорции головуловищного щита, соотношение щита и туловищной части, относи-

тельные размеры чешуй туловищной части свидетельствуют в пользу того, что этот вид представлен ювенильной формой.

М а т е р и а л. Голотип.

* * *

Авторы искренне благодарны А. Угинчусу (Ин-т геологии и географии Литвы), Л.Т. Протасевичу, Р.А. Ракитову, А.В. Мазину (ПИН РАН) и А.А. Тамаровой за техническую помощь, а также всем сотрудникам ПИН РАН, оказавшим содействие при исследовании описанного материала. Фотография голотипа *Nucleaspis unica* (рис. 2) выполнена Б.С. Погребовым (кафедра палеонтологии Геологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета), которому авторы глубоко признательны за высококачественную съемку исследуемого материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева О.Б.* Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha). М.: Наука, 1991. С. 1–144 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 248).
- Афанасьева О.Б.* Особенности ротожаберного аппарата остеострака (Agnatha) из нижнего девона архипелага Северная Земля // Палеонтол. журн. 1998. № 2. С. 77–81.
- Афанасьева О.Б.* Остеостраки. Osteostraci // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Беспозвоночные и древние рыбы / Ред. Новицкая Л.И., Афанасьева О.Б. М.: ГЕОС, 2004. С. 210–268.
- Афанасьева О.Б.* К морфологии и систематическому положению *Ungulaspis arctoa* (Osteostraci, Agnatha) из нижнего девона архипелага Северная Земля // Палеонтол. журн. 2011. № 5. С. 89–93.
- Афанасьева О.Б., Каратаюте-Талимаа В.Н.* Новые остеостраки (Agnatha) из силура и нижнего девона архипелага Северная Земля (Россия) // Палеонтол. журн. 1998. № 6. С. 60–64.
- Каратаюте-Талимаа В.Н., Марк-Курик Э.Ю., Курис В.М. и др.* Фациальная приуроченность и типы захоронения позвоночных в верхнем силуре и нижнем девоне Северной Земли // Теория и опыт экостратиграфии / Ред. Кальо Д.Л., Клааманн Э.Р. Таллин: Валгус, 1986. С. 251–258.
- Adrain J.M., Wilson M.V.H.* Early Devonian cephalaspids (Vertebrata: Osteostraci: Cornuata) from the southern Mackenzie Mountains, N. W. T. Canada // J. Vertebr. Paleontol. 1994. V. 14. № 3. P. 301–319.
- 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 evidence on the exoskeletal growth of some Lower Devonian osteostracans // 10th Intern. Symp. on Early Vertebrates/Lower Vertebrates. Gramado, 24–28th May 2004: Programme 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. Lukševics. Riga, 2004b. P. 14–21 (Acta Univ. Latviensis, Earth and Environ. Sci. V. 679).
- Arsenault M., Janvier P.* Combien d'Ostéostracés à Miguasha? // Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieurs / Eds. H. Lelièvre, S. Wenz, A. Blicq, R. Cloutier. Lyon, 1995. P. 19–22 (Geobios. Mém. Spéc. № 19).
- Gross W.* Aufbau des Panzers oberilurischer Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschiebe) und Oesels // Acta Zool. 1961. V. 42. P. 73–150.
- Hawthorn J.R., Wilson M.V.H., Falkenberg A.B.* Development of the dermoskeleton in *Superciliaspis gabrielsei* (Agnatha, Osteostraci) // J. Vertebr. Paleontol. 2008. V. 28. № 4. P. 951–960.
- 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.
- Janvier P., Newman M.* On *Cephalaspis magnifica* Traquair, 1893, from the Middle Devonian of Scotland, and the relationships of the last osteostracans // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth Sci. 2005. V. 95. P. 511–525.
- Keating J.N., Sansom R.S., Purnell M.A.* A new osteostracan fauna from the Devonian of the Welsh Borderlands and observations on the taxonomy and growth of Osteostraci // J. Vertebr. Paleontol. 2012. V. 32. № 5. P. 1002–1017.
- MacGillivray A.D.* The Coccidae. Tables for the identification of the subfamilies and some of the more important genera and species, with discussions of their anatomy and life history. Urbana, Ill.: Scarab, 1921. 502 p.
- Mark-Kurik E., Janvier P.* Early Devonian osteostracans from Severnaya Zemlya, Russia // J. Vertebr. Paleontol. 1995. V. 15. № 3. P. 449–462.
- Märss T.* Ultrasculpture pattern on the exoskeleton of lower vertebrates // 10th Intern. Symp. on Early Vertebrates/Lower Vertebrates. Gramado, 24–28th May 2004: Programme and abstracts / Ed. M. Richter. Univ. Federal do Rio Grande do Sul., 2004. 48 p.
- Märss T.* Exoskeletal ultrasculpture of early vertebrates // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. № 2. P. 235–252.
- Scott B.R., Wilson M.V.H.* A new species of *Waengsjoeaspis* (Cephalaspidomorpha, Osteostraci) from the Early Devonian of Northwestern Canada, with redescription of *W. nahanniensis* and implications for growth, variation, morphology, and phylogeny // J. Vertebr. Paleontol. 2012. V. 32. № 6. P. 1235–1253.
- Stensiö E.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Pt. 1. Family Cephalaspidae // Skrft. Svalbard Nordishav. 1927. V. 12. P. 1–391.
- Voichyshyn V.* The Early Devonian armoured agnathans of Podolia, Ukraine // Palaeontol. Pol. 2011. № 66. P. 1–211.
- Wängsjö G.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Pt. 9. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen cephalaspids // Skrft. Norsk Polarinst. 1952. № 97. P. 1–657.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–8. *Reticulaspis menneri* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4766/30; архипелаг Северная Земля, о. Октябрьской Революции, р. Подъемная; нижний девон, лохков, североземельская свита: 1 – скульптура дистальной части левого рога (дорсальная сторона головотуловищного щита); 2 – поперечный слом дистальной части левого рога; 3 – кончик левого рога; 4 – пористая поверхность дорсальной стороны передней части головотуловищного щита; 5 – удлиненные бугорки, соединенные анастомозами на внутреннем крае рога; 6 – бугорки на вентральной стороне головотуловищного щита; 7 – бугорки, соединенные анастомозами, на преорбитальном возвышении; 8 – дентиновая сеть на поверхности возвышения, расположенного вдоль дорсомедиального поля, вверху на сломе экзоскелета видны многослойные радиальные каналы, подстилаемые базальным слоем.

Фиг. 9. *Reticulaspis* sp., радиальные каналы на сломе микрофрагмента экзоскелета головного щита (вид сверху). Длина масштабной линейки: 1 – 1 мм; 2–5, 7 – 0.5 мм; 9 – 2 мм.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–4. *Reticulaspis menneri* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4766/30; архипелаг Северная Земля, о. Октябрьской Революции, р. Подъемная; нижний девон, лохков, североземельская свита: 1 – фрагмент дентиновой сети поверхности головотуловищного щита; 2 – бугорки первичной генерации в экзоскелете головотуловищного щита; 3, 4 – фрагмент экзоскелета со сломом дентиновой сети вторичной генерации, 4 – бугорок первичной генерации, поглощенный сетью вторичной генерации (2, 4 – видна характерная тонкая исчерченность на поверхности бугорков).

Фиг. 5–8. *Nucleaspis unica* gen. et sp. nov., голотип LIG, № 35-671, ядро головотуловищного щита и часть туловищного отдела с фрагментами экзо- и эндоскелета; архипелаг Северная Земля, о. Октябрьской Революции, р. Спокойная, местонахождение 41, слой 12; нижний девон, лохков, североземельская свита: 5, 6 – отпечатки структур экзоскелета на головогрудном щите: 5 – отпечатки экзоскелета вокруг орбиты; 6 – полигоны со следами удлиненных бугорков; 7, 8 – следы регулярных структур на поверхности экзоскелета головогрудного щита: 7 – округлые бугорки; 8 – сетевидная структура.

Длина масштабной линейки: 1, 3, 7, 8 – 100 мкм; 2, 4 – 30 мкм; 5, 6 – 300 мкм.

New Data on Osteostracans (Agnatha) from the Lower Devonian of the Severnaya Zemlya Archipelago

O. B. Afanassieva, V. N. Karatajūtė-Talimaa

The osteostracans *Reticulaspis menneri* gen. et sp. nov. and *Nucleaspis unica* gen. et sp. nov. from the Lower Devonian Severnaya Zemlya Formation of October Revolution Island of the Severnaya Zemlya Archipelago are described. The perfect preservation of the exoskeleton structure of *Reticulaspis menneri* allows the design and growth mode of the exoskeleton, with a continuous reticular dental surface of the cephalothoracic shield to be characterized. *Nucleaspis unica* is represented by a juvenile stage, which is extremely scarce in this vertebrate group. The preoccupied generic name *Ungulaspis* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998 is replaced by *Paraungulaspis*.

Keywords: Agnatha, osteostracans, morphology, taxonomy, Lower Devonian, Severnaya Zemlya Archipelago, Russia

