Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А.А. БОРИСЯКА

РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

на правах рукописи

АФАНАСЬЕВА Ольга Борисовна

РАЗВИТИЕ ЭКЗОСКЕЛЕТА У КОСТНОПАНЦИРНЫХ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ И ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ТВЕРДЫХ ПОКРОВОВ У РАННИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

25.00.02 — палеонтология и стратиграфия

Диссертация

на соискание ученой степени

доктора биологических наук

МОСКВА - 2017

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	стр. 4
Глава 1. История исследований экзоскелета остеостраков и проблемы,	
связанные с его изучением	стр. 17
Глава 2. Морфология экзоскелета остеостраков	стр. 35
2.1. Общий план строения экзоскелета остеостраков	стр. 35
2.2. Строение экзоскелета у различных видов остеостраков, принадл	ежащих
к основным группам костнопанцирных бесчелюстных	. стр. 43
Глава 3. Развитие наружного скелета остеостраков в онтогенезе	стр. 94
Глава 4. Развитие экзоскелета остеостраков в филогенезе	стр. 116
Глава 5. Маркирование морфогенетических процессов в интегументе остеостраков	3
и основные закономерности формирования экзоскелета у ранних позвоночных	стр. 141
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	стр. 153
Список литературы	стр. 160
ПРИЛОЖЕНИЕ	стр. 179
Систематическая часть	стр. 180
Подкласс Osteostraci. Костнопанцирные	стр. 180
Отряд Ateleaspidiformes	стр. 180
Подотряд Ateleaspidoidei	стр.1 80
Отряд Tremataspidiformes	стр. 185
Подотряд Tremataspidoidei	стр. 185
Подотряд Tannuaspidoidei	стр. 241
Отряд Cephalaspidiformes	стр. 247
Подотряд Cephalaspidoidei	стр. 247
Отряд Benneviaspidoidei	стр. 259
Подотряд Benneviaspidoidei	стр. 259
Подотряд Scolenaspidoidei	стр. 272

Osteostraci incertae sedis	стр.	301
Рисунки и подписи с ним	стр.	314
Объяснения к таблицам	стр.	333
Таблицы I-XXXVI	стр.	347

1. Введение

Актуальность проблемы. Остеостраки (Osteostraci) или костнопанцирные бесчелюстные - одна из древнейших групп позвоночных, существовавшая во временном интервале с раннего силура до позднего девона и обладавшая хорошо развитым наружным скелетом (панцирем). Головной отдел и часть грудного отдела этих бесчелюстных были заключены в уплощенный дорсовентрально щит различной формы, состоявший из более или менее слившихся многоугольных пластин (тессер), туловищная часть была защищена отдельными чешуями. Строение наружного скелета (экзоскелета) остеостраков характеризуется относительной сложностью и большим разнообразием составляющих его структурных элементов. Реконструкция морфогенеза панциря остеостраков в индивидуальном и историческом развитии представляет собой одну из наиболее интересных и сложных задач палеонтологии ранних позвоночных и имеет большое значение для познания их эволюции, систематики и формообразования твердых тканей.

В последние десятилетия достигнут значительный прогресс в изучении развития дермального скелета у ранних позвоночных. Получены новые материалы, позволившие определить способы формирования экзоскелета у основных групп первичноводных позвоночных (Elliot, 1983; Janvier, 1996; Greeniaus, Wilson, 2003 и др.). До недавнего времени остеостраки оставались «единственной крупной группой позвоночных, у которой не описаны способы оссификации» дермального скелета (Greeniaus, Wilson, 2003: p. 487), поскольку не были обнаружены ископаемые остатки ювенильных особей с сохранившимся экзоскелетом. Новая информация по хорошо сохранившимся ювенильным экземплярам Superciliaspis gabrielsei (Dineley et Loeffler, 1976) из нижнего девона Канады, позволила определить модель развития дермального скелета в онтогенезе у тессерированных форм (Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008). К настоящему времени появилось большое количество информации, существенно дополняющей данные по структуре покровов этой группы бесчелюстных, связанной с обнаружением и описанием новых форм (Афанасьева, 2011; Afanassieva, 1999, 2014; Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, 2013; Афанасьева, Мярсс, 2014; Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009; Märss, Afanassieva, Blom, 2014 и др.). Исследование формообразования наружного скелета у костнопанцирных бесчелюстных дает фактический материал для решения одной из главных проблем эволюционной

палеонтологии — проблемы формирования экзоскелета (и скелетных тканей в целом) у позвоночных. Знание закономерностей морфогенеза твердых тканей покровов необходимо не только для воссоздания более полной картины прошлого, но и для понимания процессов развития и регенерации современных твердых покровных структур и их дериватов (например, зубов) у позвоночных.

Цели и задачи. Цель работы — характеристика развития наружного скелета костнопанцирных бесчелюстных (Osteostraci) в онто- и филогенезе и выявление основных закономерностей формирования экзоскелета у ранних позвоночных.

Для решения данной проблемы поставлены следующие задачи:

 Изучить особенности морфологии экзоскелета, в том числе его тонкого строения, у представителей различных групп остеостраков.

2. Провести сравнение морфологии твердых покровов особей в пределах одного вида и между видами для выявления закономерностей формирования экзоскелета остеостраков в онтогенезе.

3. Проанализировать тенденции в морфогенезе покровов у представителей различных групп остеостраков из одно- и разновозрастных отложений для выявления закономерностей формирования экзоскелета остеостраков в филогенезе.

4. Проанализировать полученную информацию по морфогенезу покровов остеостраков для выявления основных закономерностей развития интегумента и раскрытия механизмов его формирования у ранних позвоночных.

Основные защищаемые положения

1. Исследование тонкого строения и гистологии наружных и внутренних структур экзоскелета у разных форм остеостраков, в том числе вновь описанных, выявило большое разнообразие в его строении. Показано, что это разнообразие достигалось за счет различной степени развития слоев, которые его слагают (поверхностного дентинового слоя, среднего губчатого слоя и базального ламинарного слоя), и комбинации альтернативных признаков, характеризующих экзоскелет (наличие или отсутствие перфорированных септ, поровых полей, радиальных каналов, сенсорных пор, сосудистых отверстий на поверхности экзоскелета и др.).

2. Анализ данных по экзоскелету остеостраков показывает, что для форм с тессерированным щитом был характерен практически неограниченный рост (*Ateleaspis*,

Escuminaspis), у меньшего количества форм с консолидированным головотуловищным щитом (*Tremataspis*, *Timanaspis*) рост был детерминированным. Детерминированность и неограниченность роста у остеостраков относительны, поскольку процессы, связанные с формированием и перестройкой панциря, перманентно продолжались в течении всего онтогенетического цикла (всей жизни организма), однако проходили с разной степенью интенсивности (по достижении размеров, характерных для взрослой стадии данного вида, у детерминированных форм их интенсивность резко падала). На указанных примерах детерминированность роста связана с миниатюризацией.

3. В результате изучения новых материалов установлено, что для наиболее ранних остеостраков из отложений нижнего силура был характерен тессерированный щит, покрытый разноразмерными бугорками генерализованного типа (Ateleaspididae), это состояние признается исходным в филогенезе группы. Для силурийского пика разнообразия была характерна большая вариабельность в строении экзоскелета (в скульптуре и гистологии, толщине панциря), уменьшение абсолютных размеров в некоторых подгруппах (Tremataspididae, Thyestidae, Witaaspididae), при этом форма головотуловищного щита остается относительно стабильной. Для раннедевонского пика разнообразия характерны относительная стабильность в типе скульптуры и гистологии при многообразии форм щита, увеличение абсолютных размеров в некоторых филумах (Benneviaspididae, Zenaspididae, Parameteoraspididae). Последние представители группы из верхнего девона (Escuminaspididae) характеризуются тессерированным щитом, покрытым бугорками разных размеров, однако сходство с ателеаспидными формами имеет внешний характер. Установлено, что строение экзоскелета у этих форм значительно различается на гистологическом уровне, скульптурные элементы его поверхности у этих форм слагаются разными типами тканей, т.е. это состояние не является рекапитуляцией. Уменьшение толщины экзоскелета у поздних эскуминаспидид происходило за счет редукции поверхностного и среднего слоев.

4. Многообразие в строении наружного скелета остеостраков, как и возможность построения панцирей различного типа (в том числе и консолидированных), достигались прежде всего за счет комбинирования типов тканевых закладок дентиновой и костной ткани и способов их развития. Экзоскелет остеостраков является хорошей моделью для демонстрации закономерностей морфогенеза твердых покровов различных типов у позвоночных животных. Конструирование панцирей в эволюции позвоночных происходит

с соблюдением базовых закономерностей построения твердых покровов, проявленных в морфогенезе наружного скелета (костно)панцирных бесчелюстных.

Личный авторский вклад в работу. Автором определена цель настоящей работы и поставлены задачи, направленные на решение самостоятельно сформулированных научных проблем. В основу диссертации положены оригинальные авторские исследования, проводившиеся в 1984-2016 гг. Автор изучил материал по остеостракам и сравнительный материал по ранним позвоночным, хранящийся в коллекциях научных учреждений и музеев России, Украины, Эстонии, Литвы, Латвии, Польши, Китая, Канады, США. Автор принял участие в организации и проведении экспедиций по сбору материалов в силурийских отложениях о. Сааремаа (Эстония), нижнедевонских отложениях Подолии (Украина) и Восточной Канады (п-ов Гаспе, Квебек, Канада). Собранный материал, а также материал, переданный для изучения другими учреждениями, был отпрепарирован автором с помощью механических и химических методов (с разрешения собственников материала). Автором изготовлены и изучены шлифы фрагментов панцирей остеостраков, принадлежащих к основным подгруппам остеостраков. Большая часть фотоиллюстраций исследованного материала (в том числе в оптических и сканирующих электронных микроскопах) сделаны автором. Все реконструкции и рисунки исследованных объектов выполнены автором.

Научная новизна работы. Работа представляет собой первую монографическую сводку, содержащую детальное описание экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных позвоночных, принадлежащих ко всем основным подгруппам остеостраков. В работе предложены оригинальные реконструкции наружных покровов ряда таксонов и модели формирования панцирей различных типов (тессерированных, частично консолидированных, консолидированных) на конкретных примерах. Впервые с учетом новых данных проанализированы закономерности формообразования экзоскелета в онтогенезе и филогенезе остеостраков. На основании полученной к настоящему времени информации по костнопанцирным предложены схемы организации базовых элементов построения экзоскелета и охарактеризованы основные способы его формирования у ранних позвоночных. Исследования наружного скелета остеостраков проведены на базе всесторонней ревизии материалов, представленных на территории России и сопредельных стран (Систематическая часть). Сделано монографическое описание более 40 видов остеостраков, принадлежащих к 10 семействам, 6 подотрядам и 4 отрядам. Автором учреждены и описаны пять новых подотрядов, три новых семейства, новое подсемейство,

десять новых родов и шестнадцать видов костнопанцирных бесчелюстных позвоночных.

Теоретическое и практическое значение. На основании исследованного материала автором разработаны комплексы признаков, содержащие характеристики экзо- и эндоскелета остеостраков и отражающие конкретные таксономические уровни. Это позволило автору впервые в истории этой группы позвоночных учредить новую форму по изолированному мелкому фрагменту панциря. Данный комплекс признаков в настоящее время используется при определении материала по мелкофрагментарным остаткам скелета ранних позвоночных. Автором разработан(предложен) метод реконструирования формообразования панциря путем сопоставления тонких маркирующих структур на разных этапах его развития. Результаты исследований экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных, полученные автором, могут быть использованы для уточнения возраста вмещающих отложений, имеют важное значение для биостратиграфичекого расчленения и корреляции отложений силура и девона.

Апробация работы и публикации. Основные положения работы были представлены: на молодежной конференции МОИП (Москва, 1984), на Всесоюзном совещании по палеоихтиологии (Таллин, 1986), на II Международном коллоквиуме по среднепалеозойским рыбам (Таллин, 1992), на Международной конференции "Premiers Vertébrés et Vértebrés inéferieurs" по проекту ЮНЕСКО IGCP 328 "Microvertébrés Paléozoiques" (Париж, Франция, 1995), на Международных конференциях по проекту ЮНЕСКО IGCP 406 "Сігсит-Arctic Lower-Middle Palaeozoic Vertebrate Palaeontology and Biostratigraphy" 1996-2000: III Балтийской стратиграфической конференции (Таллин, Эстония, 1996), конференции "Circum-Arctic Palaeozoic Vertebrates: Biological and Geological significance" (Буков, Германия, 1997), конференции "Circum-Arctic Palaeozoic Faunas and Facies" (Варшава, Польша, 1998), конференции "Lower-Middle Palaeozoic Events Across the Circum-Arctic" (Юрмала, Латвия, 1999), IX симпозиуме "Lower Vertebrates/Early Vertebrates" (Флагстафф, США, 2000), на Международном совещании по эволюционной палеоихтиологии, посвященном 100-летию Д.В. Обручева (Москва, Россия, 2001), на Международных конференциях по проекту ЮНЕСКО IGCP 491 "Middle Palaeozoic Vertebrate Biogeography, Palaeogeography, and Climate" 2003-2007: на конференции, посвященной В. Гроссу "Advances in Palaeoichthyology" (Рига, Латвия, 2003), на конференции "Middle Palaeozoic Vertebrates of Laurussia: Relationships with Siberia, Kazakhstan, Asia and Gondwana"(Санкт-Петербург, Россия, 2005), на симпозиуме "40th Anniversary symposium on Early Vertebrates/Lower Vertebrates" (Уппсала, Швеция,

2007), на Международном совещании, посвященном 110-летию Д.В. Обручева (Москва, 2010 - Санкт-Петербург, 2011), на Международной конференции IGCP (Даллас, США, 2011), на VIII Балтийской стратиграфической конференции (Рига, Латвия, 2011), на 73-75 Международных совещаниях SVP (Лос-Анджелес, США, 2013; Берлин, Германия, 2014, Даллас, США 2015), на XIII Международном симпозиуме IGCP "Early and Lower Vertebrates" (Мельбурн, Австралия, 2015), на 76 Международной конференции SVP (Солт Лейк Сити, США, 2016).

По теме диссертации опубликовано 48 работ, в том числе 4 монографии (3 в соавторстве), 22 статьи (из них 20 - в журналах из перечня ВАК) и 22 тезиса докладов.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 382 страницах и состоит из Введения, пяти глав (История исследований экзоскелета у остеостраков и проблемы, связанные с его изучением; Морфология экзоскелета остеостраков; Развитие наружного скелета остеостраков в онтогенезе; Развитие экзоскелета остеостраков в филогенезе; Маркирование морфогенетических процессов в интегументе остеостраков и основные закономерности формирования экзоскелета у ранних позвоночных), Систематической части (в Приложении), Заключения, Выводов, списка литературы из 236 наименований (из них 177 на иностранных языках), включает 17 штриховых рисунков в основном тексте и 28 в Приложении, а также 36 фототаблиц.

Благодарности.

Автор искренне благодарен своим наставникам, в свою очередь, ученицам выдающегося палеоихтиолога Д.В. Обручева, д.б.н. Л.И. Новицкой, акад. Э.И. Воробьевой, д.б.н. В.Н. Каратаюте-Талимаа, д-ру Э.Ю. Марк-Курик. Особую благодарность автор выражает д-рам В.Н. Каратаюте-Талимаа и Т.И. Мярсс за предоставленные для изучения ископаемые материалы по палеозойским бесчелюстным архипелага Северная Земля, Северного Тимана, Подолии и о. Сааремаа, а также возможность проведения совместных исследований, в том числе по проектам по изучению ранних позвоночных в рамках международного сотрудничества между Российской, Литовской и Эстонской академиями наук.

Автор признателен академикам В.В. Меннеру, О.С. Вялову и Д.Л. Кальо, за поддержку и неподдельный интерес к работе диссертанта на начальных этапах исследований, академикам Б.С. Соколову, М.А. Федонкину и А.Ю. Розанову - на последующих и завершающих этапах.

Автор благодарен коллегам и соавторам д-рам Ф. Жанвье (Франция), С. Кумба (Канада), В.К. Войчишину (Украина) за организацию совместных исследований и участие в них.

Автор выражает искреннюю благодарность акад. Чанг Мимань (Китай) за организацию изучения сравнительных материалов по древним бесчелюстным, хранящимся в научных учреждениях Пекина, и за искреннюю поддержку, д-ра Дж. Мейси (AMNH, США) за содействие в изучении коллекций американских и эстонских остеостраков (коллекция У. Пэттена).

За организацию экспедиций на палеозойские местонахождения автор признателен д.б.н. Л.И. Новицкой и к.б.н. Н.И. Крупиной (Подолия, Украина), акад. С.В. Рожнову и д-ру Т.И. Мярсс (о. Сааремаа, Эстония), д-ру С. Кумба (п-в Гаспе, Квебек, Канада).

Автор благодарен к.б.н. Лебедеву и Г.В. Захаренко (ПИН РАН) за ознакомление с методикой химического препарирования буферным раствором слабой уксусной кислоты и техническое содействие.

Автор признателен сотрудникам Кабинета приборной аналитики ПИН РАН к.г.-м.н. Л.Т. Протасевичу, к.г.-м.н. Р.А. Ракитову и к.г.-м.н. Е.А. Жегалло за помощь при проведении исследований на сканирующих электронных микроскопах, а также сотрудникам Лаборатории палеоботаники ПИН РАН за содействие в проведение фотосъемок шлифов экзоскелета на цифровых оптических микроскопах, М.Н. Бочарову, А.В. Мазину, С.В. Багирову (ПИН РАН) и Б.С. Погребову (кафедра палеонтологии Геологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета) — за проведение фотосъемок объемных макрообъектов с помощью цифровых и зеркальных фотокамер, М.К. Емельяновой — за техническую помощь при подготовке иллюстративного материала и создание оригинал-макета автореферата.

Автор благодарит всех сотрудников ПИН РАН, оказавших содействие при исследованиях описанного материала.

Автор выражает особую благодарность руководителям Палеонтологического института РАН академикам Л.П. Татаринову, А.Ю. Розанову, С.В. Рожнову и А.В. Лопатину за стимулирование работы и постоянную поддержку исследований.

Материал, методы и терминология

Материал. Исследован уникальный ископаемый материал по костнопанцирным бесчелюстным и сравнительный материал по другим группам ранних бесчелюстных и первичноводных позвоночных из коллекций Палеонтологического института РАН им. А.А. Борисяка (Москва), Санкт-Петербургского Государственного Университета, Института геологии и географии Центра исследований природы (Вильнюс, Литва), Института геологии Таллинского технологического университета (Таллин, Эстония), Музея Естественной истории (Рига, Латвия), Музея Естественной истории (Львов, Украина), Института палеонтологии позвоночных (Варшава, Польша), Музея Естественной истории (Стокгольм, Швеция), Института палеонтологии позвоночных (Пекин, Китай), Музея Естественной истории (Оттава, Канада), Американского музея Естественной истории (Нью-Йорк, США), Музея Академии наук (Сан Франциско, США). Изученный материал по экзоскелету остеостраков представлен макроостатками (несколько сотен головотуловищных щитов и крупных фрагментов панцирей) и мелкими фрагментами (более тысячи) твердых покровов, что составляет уникальную выборку для этой группы ранних позвоночных. Большая часть исследованных видов представлена в коллекциях несколькими макрообразцами, редкие виды — единственными экземплярами головотуловищных щитов (Balticaspis latvica Lyarskaya, 1981, Parameteoraspis dobrovlensis Afanassieva, 1991) или несколькими десятками щитов (Thyestes verrucosus Eichwald, 1854, Timanaspis kossovoii Obruchev, 1962), исключительную выборку представляет материал по *Tremataspis*, представленный сотнями головотуловищных щитов (коллекция Пэттена, Американский музей Естественной истории). Впервые исследования экзоскелета проведены с привлечением представительного мелкофрагментарного материала (прежде всего, коллекции Института геологии Таллинского технологического университета).

Методики изучения

Панцири и их фрагменты были отпрепарированы механически с помощью стальных игл различного диаметра и кистей разной жесткости. Для максимального сохранения тонкой структуры экзоскелета автором проводилось химическое препарирование некоторых образцов уникальной сохранности в буферном растворе слабой уксусной кислоты с последующим промыванием водой и препарированием мягкой кистью.

Макроостатки панцирей исследованы с помощью бинокулярных микроскопов различных систем (Leica, Nicon ECLIPSE 50i, MEC), фотосъемка объектов проведена цифровыми камерами (Olimpus, Nicon DS-Fil), часть объектов предварительно напылялась хлористым аммонием.

Мелкие фрагменты экзоскелета изучались с помощью сканирующих электронных микроскопов (СЭМ) Hitachi-Akashi MSM-9, Tesla BS-300 и CamScan-4 в Кабинете приборной аналитики ПИН РАН с предварительным напылением объектов золотом или без напыления.

Шлифы панцирей остеостраков различных видов были изготовлены с помощью стандартной методики с использованием канадского или пихтового бальзама.

При исследовании панцирей остеостраков были сделаны промеры головотуловищных щитов по системе параметров, предложенной Р. Денисоном (Denison, 1951a) и существенно дополненной нами (Афанасьева, 1991, 2004), рис. 1. В наших исследованиях введены такие параметры, как расстояние между передним краем головотуловищного щита и концом рога, длина и ширина орбит, расстояние между орбитами, ширина интерзональной составляющей щита, ширина дорсального медиального и латерального полей, длина рога и некоторые другие. Промеры щита были соотнесены с расстоянием между пинеальным отверстием и отверстиями эндолимфатических протоков (Denison, 1951a; Dineley, Loeffler, 1976) или, реже, с близкой к этому расстоянию длиной медиального дорсального поля (Обручев, 1964). Последнее использовалось в тех случаях, когда отверстия эндолимфатических протоков не сохранились. Результаты измерений (относительные размеры) для каждого исследованного вида приведены в диагнозах таксонов (см. «Систематическая часть»), прежде всего в диагнозах видов. В описаниях видов приведены средние значения промеров (абсолютных размеров) щитов, исследованных автором, на максимально доступном коллекционном материале и/или по литературным данным (прежде всего, по фотографиям образцов) из работ авторов, впервые описавших вид или его переописавших, для получения наиболее полной информации по остеостракам, принадлежащим к различным подгруппам. По длине головотуловищного щита все остеостраки подразделены нами на мелкие (до 5 см), средние (до 12 см) и крупные (12 см и более).

Терминология

Следует учитывать, что объектом настоящих исследований являлся палеонтологический материал, т.е. изучались фоссилизированные ткани наружного скелета



Рис. 1. Промеры головотуловищного щита остеостраков: *а* – по Денисону (Denison, 1951а); *б* – по Афанасьевой (Афанасьева, 1991). Условные обозначения см. на стр. 14.

древних бесчелюстных позвоночных. Таким образом, были исследованы не сами клетки и мягкие структуры (например, сосуды и нервы), а вмещающие их полости и каналы. Исходя из этого, при описании использовалась терминология, принятая в палеогистологии (Stensiö, 1927, 1932; Denison, 1947, 1951b, частично Gross, 1935, 1956, 1961, 1968a, b).

Условные обозначения

В настоящей работе используются следующие условные обозначения:

А – расстояние между пинеальным отверстием и линией, соединяющей центры отверстий эндолимфатических протоков

AVC – восходящие сосудистые каналы

В – препинеальная длина (без рострума)

BL – базальный слой экзоскелета

С – постпинеальная длина

сі – циркулярный канал

со – рог (корнуальный вырост)

CS – соединение сенсорной и сосудистой систем

D – постпинеальная длина, измеряемая до уровня заднебоковых углов щита

DC – дентиновые канальцы

d. end - отверстия эндолимфатических протоков

df – дорсальное медиальное поле

dmc – дорсомедиальный гребень или дорсомедиальный выступ щита

Е – расстояние между пинеальным отверстием и линией, соединяющей передние концы грудных синусов

F – глубина грудного синуса

G=G1+G2 – длина латерального поля

Н – максимальное расстояние между наружными границами латеральных полей

I – минимальное расстояние между латеральными полями

ibr – межбранхиальный гребень или его следы

ifc – инфраорбитальный канал боковой линии

izp – интерзональная составляющая щита

L – длина щита

Ld – длина дорсального медиального поля

- lf латеральное поле
- ll основная боковая линия сенсорной системы
- Lrc расстояние между передним краем щита (без рострума) и концом рога
- М длина рога
- тс краевая линия сенсорной системы
- ML средний слой экзоскелета
- МР микроотверстия перфорированной септы или порового поля
- ms мезодентин
- nh назогипофизное отверстие
- Ol длина орбиты
- Omin расстояние между орбитами
- or оралобранхиальная (ротожаберная) область

orb – орбиты

- Os ширина орбиты
- OST полости остеоцитов
- Р пора сенсорной системы каналов на поверхности панциря
- pin пинеальная пластинка или место, где она располагалась
- pin. f пинеальное отверстие
- pin. lim. end задняя граница эндоскелета
- рос посторбитальная линия сенсорной системы
- рріс постпинеальная линия сенсорной системы
- PS поровое поле, перфорированная септа
- ptc задняя поперечная линия сенсорной системы
- Q расстояние между передним краем щита (без рострума) и назогипофизным отверстием
- RC радиальные каналы
- S ширина щита
- SC сенсорный канал
- Sd ширина дорсального медиального поля
- sel1 sel5 каналы, подходящие к латеральным полям
- Si ширина интерзональной составляющей щита

- SL поверхностный слой экзоскелета
- Sl ширина латерального поля
- Sor ширина ротожаберного отверстия
- Sp ширина задней части щита
- stc супратемпоральная линия сенсорной системы
- SVP субэпидермальное сосудистое сплетение
- Т, t бугорок на поверхности щита
- tc поперечная линия сенсорной системы
- tes тессеры панциря
- vc сосудистые каналы
- VS полость сосудистого синуса

Глава 1. История исследований экзоскелета остеостраков и проблемы, связанные с его изучением

История изучения костнопанцирных бесчелюстных позвоночных насчитывает более полутора веков. Наличие хорошо развитого наружного скелета, представленного головотуловищным щитом и чешуями туловища, и перихондральных окостенений, выстилающих полости хрящевого эндокрания у этой группы бесчелюстных, делает возможным изучение как внешних, так и внутренних структур организма на ископаемом материале. Исследованию тонкого строения экзоскелета остеостраков уделили внимание многие палеонтологи (Pander, 1856; Rohon, 1894; Traquair, 1899; Patten, 1903; Stensiö, 1927, 1932; Gross, 1935, 1956, 1961, 1968a, b; Denison, 1947, 1951b, 1952; Bölau, 1951; Wängsjö, 1944, 1952; Быстров, 1955; Ørvig, 1951, 1957a, b, 1965, 1967, 1968; Обручев, 1964; Moy-Thomas, 1971; Janvier, 1985с; Aфанасьева, 1985a, б, 1986, 1991, 2004, 2011, 2012, 2016; Aфанасьева, Kapataюте-Талимаа, 2013; Aфанасьева, Mярсс, 1997, 2014; Afanassieva, 1995, 1999, 2000a, 2003, 2004a, b, 2011a-c, 2014, 2015, 2016; Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009; Otto, Lauren, 1999; Donoghue, Sansom, Downs, 2006; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, 2015; Qu, Blom, Sanchez, Alberg, 2015 и некоторые другие).

История изучения наружного скелета остеостраков тесно связана с исследованием ископаемых остатков в силурийских отложениях о. Сааремаа (Эстония). Хорошая сохранность эстонских форм позволяет описывать тонкие структуры их экзоскелета. Первые описания остатков экзоскелета эстонских остеостраков, относимых ныне к родам *Thyestes, Witaaspis* и *Tremataspis*, были сделаны более 150 лет назад Э. Эйхвальдом, Х. Пандером и, позднее, Ф.Б. Шмидтом (Eichwald, 1854; Pander, 1856; Schmidt, 1866). Эйхвальд дал краткое описание *Thyestes verrucosus* из силурийских отложений острова Эзель, ныне Сааремаа (Eichwald, 1854). Он описал этот вид по остаткам головотуловищных щитов, интерзональная часть которых включала в себя сросшиеся сегменты, с хорошо сохранившимся наружным скелетом. Пандер опубликовал материал по целому ряду ископаемых рыб и бесчелюстных из этого региона (более 20 видов) и привел изображения скульптуры, а также первых шлифов экзоскелета некоторых форм, в том числе остеостраков (Pander, 1856, табл. 4-6). В конце девятнадцатого века И. Рогон, проводивший исследования по экзоскелету *Tremataspis schmidti* (Rohon, 1892, 1894, 1896) также провел изучение панцирей (в том числе гистологическое), позволившее выявить новые детали тонкого строения.

В двадцатом веке было продолжено описание новых форм остеостраков из Эстонии, при этом исследователи, в силу специфики сохранности материала и совершенствования технических возможностей, стали уделять все бо́льшее внимание микростроению их панциря (Gross, 1935; 1956, 1968a; Denison, 1951b; Wängsjö, 1944, 1952; Janvier, 1985c; Афанасьева, 1985a, б, 1986, 1991, 1996; Афанасьева, Мярсс, 1997; Afanassieva, 1995, 1999 и другие).

Впервые монографическое исследование костнопанцирных бесчелюстных с детальным описанием строения их экзоскелета, провел Э. Стенше, который в работах по остеостракам из палеозойских отложений Шпицбергена и Великобритании дал описание особенностей тонкого строения панцирей ряда видов (Stensiö, 1927, 1932). В первой монографии по остеостракам Шпицбергена (Stensiö, 1927) он исследовал микростроение экзоскелета *Tremataspis*, во многом ставшее основополагающим для последующих описаний. Характеризуя детальное строение наружного скелета различных видов остеостраков, Стенше разработал и ввел в употребление ряд палеогистологических терминов, используемых в палеоихтиологии поныне (например, Stensiö, 1927: radiating vascular canals, inter-areal grooves; Stensiö, 1932: intra-areal grooves).

В конце двадцатых — начале тридцатых годов прошлого столетия У. Пэттен провел работы на о. Сааремаа, позволившие открыть ряд новых местонахождений древнейших бесчелюстных. Он собрал несколько тысяч образцов остеостраков и вывез основную часть материалов в США. Эта коллекция экземпляров с экзоскелетом хорошей сохранности послужила основой многих последующих исследований (Patten, 1931; Robertson, 1935b, 1938a; Denison, 1947, 1951a, b; Janvier, 1985с и другие). В 1931 году, незадолго до смерти, Пэттен опубликовал небольшую статью по результатам своих исследований, в которой кратко описал установленный им новый род Dartmuthia с типовым видом D. gemmifera, новые виды рода Tremataspis Schmidt: T. mammillata и T. milleri, а также вид Didymaspis pustulata (Patten, 1931). Несколько позднее Д. Робертсон (Robertson, 1935b), продолживший работу с коллекцией Пэттена, показал, что последний вид принадлежит к новому, выделяемому им роду Oeselaspis. Важно отметить, что для представителей каждого из учрежденных родов была описана скульптура экзоскелета особого типа. В 1938 г. Робертсон (Robertson, 1938a) опубликовал подробное исследование остеостраков семейства Tremataspididae, в которое он включил единственный род Tremataspis с семью видами, четыре из которых (T. rohoni, T. patteni, T. scalaris, T. panderi) он впервые описал в этой работе. У выделенных им видов были

охарактеризованы особенности в строении экзоскелета. Робертсон дал подробное описание внешней морфологии и многих деталей внутреннего строения видов рода *Tremataspis*, отметил слабую эпицеркию его хвостового плавника.

В последующие десятилетия основное внимание исследователей было уделено углубленному изучению структуры экзоскелета эстонских остеостраков (прежде всего его микростроению). В 1947г. Р. Денисон на материалах коллекции Пэттена детально описал наружный скелет четырех видов рода Tremataspis и установил, что T. mammillata, T. milleri, T. schmidti и T. rohoni четко отличаются друг от друга такими характеристиками экзоскелета, как величина наружных пор, размер полигональных ячеек, образованных сенсорными каналами, и некоторыми другими признаками (Denison, 1947). Изучение экзоскелета большого количества экземпляров, привели его к заключению о том, что наружный скелет остеостраков полностью оссифицировался лишь после достижения животным дефинитивных размеров. Кроме того, исследование особенностей экзоскелета позволили Денисону установить, что *T. patteni* Robertson, 1938 представляет собой ювенильную стадию T. mammillata с неполностью развитым экзоскелетом, a T. scalaris и T. panderi Robertson, 1938 являются экземплярами, принадлежавшими к виду *Т. mammillata*, имеющими аномальное строение панциря. Несколько позднее Денисон (Denison, 1951b) опубликовал результаты исследований экзоскелета всех известных к тому времени остеостраков Эстонии, ставшие ныне классическими, в которых дал подробное палеогистологическое описание панцирей на основание изготовленных шлифов. Денисон сделал попытку проследить эволюционные тенденции в развитии определенных характеристик (длина щита, размеры латеральных полей, количество подходящих к ним каналов и др.) внутри группы (Denison, 1951a). На доступном материале он проанализировал тенденции развития экзо- и эндоскелета у остеостраков в филогенезе и пришел к заключению, что определенных трендов выявить не удается. На основании анализа материала по всей группе Денисон предложил классификацию остеостраков (Denison, 1951a), признанную наиболее удачной для своего времени (Обручев, 1964, Афанасьева, 1991).

Ряд последующих работ (Быстров, 1955; Gross, 1956, 1961,1968а), выполненных в основном на мелкофрагментарном материале, продолжили гистологическое направление в исследованиях. Важным открытием этого времени стало обнаружение в силурийских отложениях о. Готланд (Швеция) мелких остатков наружного скелета остеостраков родов *Tremataspis, Oeselaspis* и *Thyestes* (Gross, 1968b), которые ранее были известны только из

Эстонии. Использование данных по тонкому строению экзоскелета у костнопанцирных бесчелюстных впервые позволило Гроссу идентифицировать часть мелкофрагментарного материала на родовом уровне.

В своих работах по палеозойским панцирным позвоночным, в том числе костнопанцирным бесчелюстным, большое внимание исследованиям наружного скелета уделил Д.В. Обручев. В 1964 году под его редакцией вышла в свет фундаментальная сводка «Бесчелюстные. Рыбы», вошедшая в многотомное издание «Основы палеонтологии» (Обручев, 1964). В разделах по бесчелюстным был обобщен весь известный к тому моменту материал по остеостракам (и другим древнейшим бесчелюстным) на родовом уровне. Опираясь на воззрения своих предшественников (Denison, 1951a; Stensiö, 1958), Обручев построил свою оригинальную систему остеостраков, основанную на комплексе разнообразных признаков и учитывающую геологические данные. В «Основах палеонтологии» Обручевым была предложена подробная классификация остеостраков, охватившая практически все известные к тому времени роды (34 рода), включая вновь описанные (Tannuaspis Obruchev, 1956; Tuvaspis Obruchev, 1956; Ilemoraspis Obruchev, 1961; *Timanaspis* Obruchev, 1962). Диагнозы таксонов различных рангов, приведенные Обручевым, отличались от подобных в классификациях предшествующих авторов удачным сочетанием характеристик эндо- и экзоскелета, в ряд диагнозов были введены новые данные о гистологическом строении наружного скелета.

В последующие годы накопление значительной информации по остеостракам Эстонии, иногда, к сожалению, отрывочной и противоречивой, привело к необходимости обобщения имеющегося материала. В 1985 г. Ф. Жанвье, на основе изучения остеостраков из коллекции Пэттена, опубликовал небольшую сводку по костнопанцирным бесчелюстным Сааремаа, охватившую все известные к этому моменту формы (Janvier, 1985с). Самостоятельных исследований по тонкому строению экзоскелета эстонских форм этот автор не проводил, но опирался на гистологические исследования предшественников. Ему удалось обобщить имеющиеся данные в сжатом виде и предложить соответствующую времени схему филогенетического развития группы костнопанцирных бесчелюстных на основе кладистического анализа признаков (там же, фиг. 36).

Следует отметить, что к началу 70-х годов среди костнопанцирных бесчелюстных наиболее изученным был наружный скелет некоторых трематаспидных остеостраков. Твердые покровы некоторых известных к тому времени видов рода *Tremataspis* были

описаны В. Гроссом (Gross, 1935, 1956, 1968b) и Р. Денисоном (Denison, 1947, 1951b) на основании изучения шлифов в оптическом микроскопе. Большой вклад в изучение тонкой структуры экзоскелета остеостраков внес Г. Венгше (Wängsjö, 1944, 1952), исследовавший его микростроение у *Dartmuthia gemmifera* Patten и *Cephalaspis excellens* Wängsjö (ныне, *Waengsjoeaspis excellens*), Венгше описал тонкое строение экзоскелета *Waengsjoeaspis* и предложил оригинальную трехмерную реконструкцию его детального строения, которая до настоящего времени остается ценным материалом для сравнения. Результаты этих исследований послужили основой при изучении экзоскелета разных видов остеостраков в сканирующем электронном микроскопе (CЭМ) и составлении его описаний (Gross, 1968а; Афанасьева, 1985, 1986, 1991, 2004, 2011; Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013; Афанасьева, Мярсс, 2014; Afanassieva, 1995, 2014; Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009, Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Значительный вклад в исследование морфологии и разработку классификации костнопанцирных бесчелюстных, наиболее приближенной к естественной, внесли работы по изучению остеостраков Подолии (Украина). Несмотря на несовершенную сохранность тканей экзоскелета подольских остеостраков, большую научную ценность представляет исследование общей морфологии панцирей, а также внутренних структур (эндоскелета), доступных для изучения благодаря хорошей сохранности перихондральных окостенений. С нашей точки зрения, несомненную ценность представляют собой даже те немногие данные по твердым покровам подольских таксонов, которые удалось накопить к настоящему времени (например, тип скульптуры, размеры и взаимное расположение ее поверхностных элементов, тессерированность, приблизительные размеры полигонов в экзоскелете и т.п.). Об остеостраках с территории Подолии впервые упоминает Р. Кнер (Kner, 1847). Небольшие замечания о них можно найти у А. Альта (Alth, 1874) и в первых работах В. Зыха (Zych, 1927, 1931). Зых описал внутреннее строение выделенного им вида Cephalaspis kozlowskii (Zych, 1937), подробно остановившись на расположении хорошо сохранившихся каналов кровеносной и нервной систем. Он отметил, что количество видов и вариететов остеостраков из Подолии превышает шестьдесят (Zych, 1937, с. 51). В силу трудностей, связанных с началом второй мировой войны, Зых не смог завершить начатый труд по составлению сводки, значительная часть его коллекции была утрачена. В пятидесятые годы работу с коллекциями Зыха, сохранившимися во Львове, продолжил П.П. Балабай. В небольшой статье, касающейся остеостраков Подольской плиты (Балабай, 1962), он привел

краткие описания ряда выделенных им видов, при этом все описанные виды были отнесены им к роду *Cephalaspis* Agassiz.

Исследования коллекций Зыха, хранящихся в Западной Европе, продолжили зарубежные палеонтологи (Belles-Isles, Janvier, 1984; Janvier, 1985а). В 1985 году вышла работа Жанвье с описанием ряда новых подольских форм по материалам из музеев Великобритании (BM(NH), Британский музей Естественной истории, Лондон) и Швеции (NHRM, Национальный естественно-исторический музей, Стокгольм), в которой он установил новый род *Zychaspis* с типовым видом *Z. siemiradzkii* Janvier, 1985 и выделил новые виды для родов *Mimetaspis* и *Stensiopelta*, известных ранее лишь из отложений Шпицбергена и Великобритании: *M. glazewskii* и *S. pustulata* Janvier, 1985. Несмотря на существование схематического описания строения экзоскелета у *Mimetaspis hoeli* (Stensiö, 1927), сделанного Стенше к этому времени, никаких заключений по тонкому строению твердых покровов исследованных форм сделано не было. Жанвье подчеркнул предварительный характер своих исследований, отметив, что для выяснения систематического состава остеостраков Подолии и составления более подробных описаний необходимы дальнейшие исследования материалов (Janvier, 1985а).

Нами были изучены новые материалы из нижнего девона Подолии (Афанасьева, 1989, 1990, 1991, 2004; Афанасьева, Войчишин, 1991), в том числе из собственных сборов и сборов предшествующих лет (экспедиции ПИН РАН 1984-1985гг.), коллекций, собранных и предоставленных для изучения В.Н. Каратаюте-Талимаа (Институт геологии и географии Центра исследования природы, Вильнюс, Литва), а также материлов из коллекций Государственного природоведческого музея (ныне SMNH BP, Государственный музей естественной истории, Национальная академия наук Украины, Львов). На основании анализа накопленного ко времени исследования материала автором были выделены и описаны новые виды рода Benneviaspis: B. zychi Afanassieva, 1989, B. talimaae Afanassieva 1990, рода Diademaspis: D. stensioei Afanassieva, 1989, а также новый род Citaraspis Afanassieva, 1989, с типовым видом C. polonica Belles-Isles, Janvier, 1984 и новым видом С. junia Afanassieva, 1989, а также переописаны подольский Pattenaspis rogalai (Balabai, 1962) и "Cephalaspis" microlepidota Balabai, 1962. Несмотря на несовершенную сохранность экзоскелета остеостраков в Подолии, нам также удалось составить схематическое описание элементов скульптуры поверхности щита для Diademaspis stensioei и реконструировать положение некоторых основных сенсорных каналов системы боковой линии на основании

расположения парных удлиненных бугорков на дорсальной стороне щита (Афанасьева, 1991, табл. XXII, фиг. 2).

В последние годы существенный вклад в изучение бесчелюстных Подолии сделал В.К. Войчишин, опубликовавший в 2011 году монографию по бесчелюстным позвоночным (Heterostraci, Osteostraci) этого региона (Voichyshyn, 2011). На основании изучения подольских материалов, собранных и исследованных предшественниками, а также собственных сборов, этот автор дал обновленные диагнозы известных таксонов остеостраков Подолии, а также описал новые виды для рода *Zenaspis* и *Mimetaspis*. К сожалению, несмотря на новые интересные материалы и совершенствование методик исследования, сохранность остеостраков из Подолии не позволила получить информацию по тонкому строению их экзоскелета.

Важным вкладом в изучение разнообразия костнопанцирных бесчелюстных, в том числе их экзоскелета, стали работы по девонским остеостракам Канады. И. Пежо (Pageau, 1969) описал несколько новых видов из нижнего девона п-ва Гаспе (Квебек), отнесенных им к роду *Cephalaspis*, сохранность которых позволила ему прийти к выводу о значительном развитии наружного скелета у этих форм. Позднее, исследования экзоскелета у *Escuminaspis laticeps*, проведенные Ф. Жанвье и М. Арсено (Arsenault, Janvier, 1995; Janvier, Arsenault, 1996), которые синонимизировали ранее описанные *Alaspis rosamundae* (Robertson, 1937) и *Alaspis macrotuberculata* (Ørvig, 1957) с *Escuminaspis laticeps* (Traquair, 1890), обобщили имеющиеся материалы и подтвердили выводы Т. Эрвига об отсутствии полостей костных клеток в экзоскелете этого позднедевонского вида (Ørvig, 1957а, 1965). В настоящее время накопленные материалы по наружному скелету остеостраков из девонских отложений Канады требуют переизучения с помощью современных методик.

Еще в шестидесятые годы прошлого века были опубликованы первые данные по остеостракам из палеозойских отложений Северного Тимана, где была обнаружена богатая фауна древнейших бесчелюстных (Osteostraci, Heterostraci) и рыб (Acanthodei, Arthrodira) (Коссовой, Обручев, 1962). Помимо эндемичного *Timanaspis kossovoii* Obruchev in Koccoвой et Обручев, 1962, кратко описанного в этой работе Обручевым, был обнаружен *Didymaspis* cf. *D. grindrodi* Lankester, известный также из даунтона Великобритании (Stensiö, 1927). В описаниях *Timanaspis kossovoii*, сделанных Обручевым, был особо отмечен необычный для остеостраков тип скульптуры его головотуловищного щита, представленной

субпараллельными тонкими валиками. Сопоставление разрезов Северного Тимана и Англо-Уэльской области по ископаемой фауне позвоночных позволило прийти к заключению о позднесилурийском возрасте вмещающих отложений Северного Тимана (Валюкявичюс, Гладковский, Каратаюте-Талимаа и др., 1983).

Нами было продолжено изучение остеостраков Северного Тимана и в начале девяностых годов опубликованы результаты собственных исследований макроморфологии и внутреннего строения *Timanaspis kossovoii* по материалам северотиманских коллекций Д.В. Обручева (Афанасьева, 1991). Сохранность экзоскелета не позволила изучить его палеогистологию на первоначальном этапе исследований. Позднее, благодаря сотрудничеству между Российской и Литовской академиями наук, автор получил возможность провести совместное с В.Н. Каратаюте-Талимаа исследование материала уникальной сохранности из ее сборов и сравнить его с экземплярами из коллекции Обручева. Нами впервые было описано тонкое строение экзоскелета T. kossovoii, исследованное с помощью СЭМ в Палеонтологическом институте РАН, для изучения его гистологии автором также были изготовлены шлифы твердых покровов (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2002; Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2007, 2009). Впервые было установлено, что, несмотря на сходство в общей морфологии головотуловищного щита, *Timanaspis* четко отличается от трематаспидид гистохарактеристиками экзоскелета, что подтвердило его выделение в отдельное подсемейство Timanaspidinae внутри семейства Tremataspididae Обручевым (Коссовой, Обручев, 1962). Дальнейшее изучение тонкого строения экзоскелета трематаспидных форм (Афанасьева, Мярсс, 2014) позволило нам обосновать повышение ранга исследуемого подсемейства до уровня семейства Timanaspididae Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962.

В монографической сводке, посвященной костнопанцирным бесчелюстным позвоночным Советского Союза (Афанасьева, 1991), нами были всесторонне исследованы материалы по остеостракам из различных коллекций, хранящихся в научных учреждениях России, Украины, Эстонии, Литвы, Латвии, Польши, накопленные к девяностым годам прошлоговека.Изпалеозойских отложенийбывшегоСоветскогоСоюзабылимонографически описаны 27 видов остеостраков (из которых пять установлены автором), принадлежащих к 21 роду, 10 семействам, 5 подотрядам и 3 отрядам. На основании изучения материала и анализа данных других исследований была ревизована система костнопанцирных бесчелюстных: принято деление на пять отрядов, три из которых представлены на территории бывшего

СССР. Для остеостраков этого региона были даны новые диагнозы отрядов, подотрядов, семейств, подсемейств, уточнены и расширены диагнозы видов и родов, выделен новый род, 3 семейства и 5 подотрядов. С помощью СЭМ автором был исследован экзоскелет древнейших среди остеостраков эстонских форм, известных к тому времени, и даны подробные описания их экзоскелета. Установлены различия между родами в наличии или отсутствии некоторых гистоструктур (ситовидных пластин/поровых полей и радиальных каналов), а также по характеристикам костной ткани (размеры, концентрация полостей остеоцитов). Было показано, что древнейшие известные к тому времени остеостраки представлены уже достаточно специализированными формами (Tremataspidoidei), и предположено, что исходная группа костнопанцирных существовала уже в ордовике и имела слабоконсолидированный микро- и мезомерный экзоскелет. Установлено, что по образу жизни остеостраки были более подвижны, чем ранее предполагалось. Нами были выделены два основных морфоэкологических (адаптивных) типа остеостраков: трематаспис-подобный и цефаласпис-подобный, реализованные не только в отдельных филетических линиях (Tremataspidoidei, Cephalaspidoidei), но и внутри монофилетической группы Tremataspidoidei (*Tremataspis – Thyestes*) (Афанасьева, 1991, Afanassieva, 1992). Были пересмотрены и дополнены критерии систематики для отдельных таксономических рангов внутри подкласса Osteostraci. Для каждого таксономического ранга принята совокупность признаков, отражающая как экзо-, так и эндоскелетные характеристики. Таким образом, были получены новые данные о морфологии остеостраков, а также уточнены многие детали строения, в том числе твердых покровов, что позволило нам выделить комплексы признаков, объединяющие характеристики их экзо- и эндоскелета и характеризующие конкретные таксономические уровни. Именно на основании изучения тонких деталей строения позднее (Afanassieva, 2000a) стала возможна идентификация мелкофрагментарных остатков и впервые в этой группе позвоночных был учрежден новый таксон остеостраков, выделенный по микрофрагменту панциря. В дальнейшем эти данные легли в основу раздела по костнопанцирным бесчелюстным (Афанасьева, 2004) коллективной сводки по бесчелюстным позвоночным и древним рыбам монографической серии «Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран», где в ревизиях систематического состава автором были даны диагнозы всех рангов остеостраков, включая видовой.

Значительный вклад в изучение палеоразнообразия древнейших позвоночных внесли исследования палеозоя архипелага Северная Земля, показавшие присутствие

богатой ископаемой фауны. Остатки остеостраков были обнаружены в силурийских и нижнедевонских отложениях о. Октябрьской Революции и о. Пионер экспедициями 1978-1979 гг. (Клубов, Качанов, Каратаюте-Талимаа, 1980; Каратаюте-Талимаа, Марк-Курик, Куршс и др., 1986). Предварительные определения собранного материала по древним бесчелюстным были сделаны В.Н. Каратаюте-Талимаа еще в полевых условиях (Afanassieva, 1999). Уточненные определения вошли составной частью в краткий перечень фауны вмещающих отложений и включили в себя десять родов остеостраков, а именно: *Tremataspis, Dartmuthia, Oeselaspis, Thyestes, Ateleaspis, Hemicyclaspis, Didymaspis, Benneviaspis, Boreaspis, Cephalaspis*, представленных как макро-, так и микроостатками (Каратаюте-Талимаа, Марк-Курик, Куршс и др., 1986). Однако первые описания новых таксонов костнопанцирных были сделаны лишь в конце прошлого века (Mark-Kurik, Janvier, 1995; Афанасьева, 1998; Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, 1999). Впервые исследования тонкого строения экзоскелета (скульптуры и гистологии) у североземельских остеостраков, ставшие возможными благодаря пролонгированному химическому препарированию, были проведены нами (Afanassieva, 1999, 2000a, 2004a, b; Афанасьева, 2011).

Изученные автором остатки костнопанцирных бесчелюстных позвоночных Северной Земли (Афанасьева, 2011, Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, 1999, 2013; Afanassieva, 1998, 1999, 2000a, b, 2001, 2011a-c, 2014; Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 1997, 2014) происходят из отложений нижнего девона о. Октябрьской Революции архипелага Северная Земля, полученных экспедицией 1978 г., организованной В. Вл. Меннером (Инт геологии и разработки горючих ископаемых АН СССР). Примененные нами методы препарирования (прежде всего медленное растворение породы в слабом растворе кислоты) позволило выявить и сохранить тонкие структуры наружного скелета. Экзоскелет описанных нами Paraungulaspis arctoa, Reticulaspis menneri и Nucleaspis unica Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2013 был исследован с помощью СЭМ и в шлифах, что позволило открыть новые для остеостраков структуры в строении жестких покровов, а именно, трехмерную дентиновую сеть, на поверхности экзоскелета Paraungulaspis и Reticulaspis (Afanassieva, 2004, 2005; 2011а-с, 2013; Афанасьева, 2011; Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013; Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2014). Установлено, что описанный нами Nucleaspis *unica* представляет собой чрезвычайно редкую в этой группе ископаемых бесчелюстных ювенильную стадию развития (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013).

Ещё в восьмидесятые годы немногочисленные фрагментарные остатки поздних остеостраков были обнаружены также в Литве (Талимаа, 1981) и Латвии (Лярская, 1981, 1986). Несмотря на неполную сохранность остатков головотуловищного щита, было установлено, что по строению экзоскелета *Balticaspis* Lyarskaya, 1981 из среднего девона Латвии значительно отличается от эстонских остеостраков не только выраженной тессерированностью вентральной стороны щита, но и наличием серповидных пластинок, расположенных по внутреннему краю корнуальных выступов. В 1999 г. из отложений среднего девона Эстонии были описаны мелкие фрагменты экзоскелета, отнесенного к костнопанцирным бесчелюстным (Otto, Laurin, 1999). Накопление информации по мелкофрагментарным остаткам остеостраков и сопоставление гистохарактеристик изученных форм и указанных фрагментов экзоскелета позволило выделить новый род остеостраков *Afanassiaspis*, с типовым видом *A. porata* (Otto, Laurin, 2001) по отдельному мелкому фрагменту панциря.

Благодаря совместному проекту между Эстонской и Российской академиями наук по изучению костнопанцирных бесчелюстных позвоночных из палеозойских отложений о. Сааремаа и архипелага Северная Земля (2009-2014 гг.), у автора появилась возможность продолжить исследование остеостраков из различных систематических групп и сравнить относительно обильный эстонский материал средкимитруднодоступным североземельским, в том числе остеостраков рода *Aestiaspis*. Для исследования гистологического строения его наружного скелета нами были изготовлены и изучены шлифы фрагментов экзоскелета головотуловищного щита и отдельных чешуй из различных местонахождений о. Сааремаа (Афанасьева, Мярсс, 2014). Было установлено, что наружный скелет *A. viitaensis* представляет собой пример редкого в этой группе позвоночных переходного состояния экзоскелета от дискретных чешуй к консолидированному щиту.

Исследования тонкого строения экзоскелета остеостраков о. Сааремаа, проведенные автором на новом материале, как и предшествующие изыскания (см. сводку Афанасьева, 2004), вошли составной частью в коллективную монографию по биоразнообразию силурийских остеостраков Восточной Балтики (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). В работе были ревизованы все известные ко времени этого исследования костнопанцирные бесчелюстные Восточной Балтики и дано описание новых форм из силура Эстонии. Остатки остеостраков обнаружены в интервале: маазиские слои яагарахуского горизонта (нижний венлок) — охесаареский горизонт (верхний пржидолий). Анализ был проведен по

макроостаткам, а также по многочисленным мелким фрагментам панцирей, собранным за последние 40 лет, из местонахождений Эстонии и Латвии. Скульптура и гистологическое строение экзоскелета остеостраков, принадлежащих к 18 видам, 13 родам, 5 семействам, 3 отрядам, подробно изучены (в том числе в СЭМ и с помощью изготовления шлифов) и описаны (гистологические описания сделаны О.Б. Афанасьевой), впервые приведен большой иллюстративный материал по всем исследованным таксонам, сведенный в 47 фототаблиц. Учреждены и описаны три новых рода и семь новых видов остеостраков, при этом три рода и четыре вида установлены по микроостаткам. Проанализировано распределение форм остеостраков в указанном временном интервале. Полученные данные четко подтвердили предположение о том, что скульптура и гистологическое строение экзоскелета остеостраков хорошо диагностичны и высокоперспективны для филогенетических и биостратиграфических исследований.

В последние годы интерес к исследованиям остеостраков в мире держится на стабильно высоком уровне: значительно возросло количество описаний новых остеостраков, а также переописаний таксонов, выделенных ранее (Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008; Sansom, 2008; 2009; Sansom, Rodygin, Donoghue, 2008; Keating, Sansom, Purnell, 2012; Scott, Wilson; 2012, 2013, 2014, Voichishyn, 2011; Qu, Blom, Sanchez, Ahlberg, 2015; Афанасьева, 2011, Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013, Афанасьева, Мярсс, 2014; Märss, Afanassieva, Blom, 2014). К сожалению, одной из проблем современного этапа изучения костнопанцирных бесчелюстных является небольшое количество (иногда, полное отсутствие) информации по тонкому строению экзоскелета некоторых, ранее выделенных или вновь описываемых, форм (например, Sansom, Rodygin, Donoghue, 2008; Keating, Sansom, Purnell, 2012; Scott, Wilson; 2012, 2013, 2014; Voichyshyn, 2011). Следует отметить, что наиболее распространенным термином при описании экзоскелета остеостраков первоначально являлся термин «орнаментация», который, как мы полагаем, по мере совершенствования применяемой для изучения оптики и с использованием СЭМ, вытеснялся термином «скульптура» (и, даже, «гистологическая архитектура», для методики 3-D сканирования: Qu, Blom, Sanchez, Alberg, 2015). В работах по остеостракам, сделанных на материалах, имеющих худшую сохранность экзоскелета, авторы которых не проводили специальные исследования экзоскелета, традиционно употребляется термин «орнаментация» (Voichyshyn, 2011; Keating, Sansom, Purnell, 2012).

Одной из актуальных проблем современной палеонтологии является идентификация фрагментарных остатков ископаемых организмов. Фрагменты наружного скелета древних

бесчелюстных и рыб представляют собой наиболее часто встречающийся и доступный для исследованияматериал.Внастоящеевремявколлекцияхпалеонтологическихигеологических учреждений мира накоплен относительно многочисленный мелкофрагментарный материал по остеостракам. Он происходит из различных местонахождений, прежде всего, с архипелага Северная Земля, о-вов Сааремаа и Готланд, Гренландии, Среднего Урала и др., и требует сравнения, определения и детального описания. До недавнего времени, лишь некоторые микроостатки остеостраков из силурийских отложений были детально описаны В. Гроссом (Gross, 1961, 1968b). Предварительные определения некоторых находок с о. Октябрьской Революции, о. Пионер архипелага Северная Земля и о. Готланд были сделаны также В.Н. Каратаюте-Талимаа (Каратаюте-Талимаа, Марк-Курик, Куршс и др., 1986; Матухин, Меннер В.В.л., Куршс, 1999, Аfanassieva, Märss, 1999) и Д. Фредхолм (Fredholm, 1990). Однако до конца двадцатого века в данной группе позвоночных не было выделено ни одной новой формы по изолированной чешуе или микрофрагменту щита.

Предпринятое нами изучение мелкофрагментарных остатков остеостраков из силурийских отложений архипелага Северная Земля (Afanassieva, 2000a) выявило целый ряд существенных проблем, касающихся идентификации микрофрагментов экзоскелета как остеостраков, так и других групп панцирных бесчелюстных и рыб, а именно: недостаточная изученность экзоскелета макроостатков (типичной скульптуры щита и чешуй), слабая изученность изменчивости экзоскелета, разная степень сохранности материала, различные способы исследования, несовершенство методик получения (выделения, обработки) материала, уникальность исследуемого материала, особенности морфологии экзоскелета в разных группах.

Так, некоторые, казалось бы, подробно описанные формы практически невозможно идентифицировать на микрофрагментарном материале, так как описание скульптуры их экзоскелета у макроостатков представляет собой общие фразы типа «очень мелкие округлые бугорки», а промеры микроструктур и детальное изображение поверхности отсутствуют (например, *Didymaspis grindrodi* Lankester, *Sclerodus pustuliferus* Agassiz, по данным П. Форея: Forey, 1987). В описанииях видов рода *Janaspis* Keating, Sansom et Purnell, 2012 отмечено существование двух типов бугорков в «орнаментации» щита (мелкие бугорки «отпечатаны» на более крупных), однако детальные фотографии скульптуры не приведены и гистологическое строение не исследовалось (Keating, Sansom, Purnell, 2012).

До недавнего времени у остеостраков практически не были исследованы типы изменчивости характеристик наружного скелета. Например, была известна лишь одна работа (Мярсс, 1986), в которой отмечено существование топографической изменчивости в концентрации и величине наружных пор у *Tremataspis schmidti* Rohon (там же, рис. 25). Проведенное монографическое исследование по костнопанцирным бесчелюстным о. Сааремаа (Märss, Afanassieva, Blom, 2014), впервые объединившее большую выборку их макро- и микроостатков, выявило, что у многих таксонов остеостраков скульптура головного и туловищного отделов панциря может значительно различаться. Нами также показано, что даже в пределах одного головотуловищного щита у конкретного вида могут существовать вариации в характеристиках скульптуры (центральная часть щита - боковой отдел щита — рог) и т.д.

Различная сохранность микрофрагментов может определять существование различных типов скульптуры у остатков одного и того же вида. Например, как установлено (Afanassieva, 2000a, 2004b), у *Oeselaspis pustulata* (Patten, 1931) истирание ребристых бугорков приводит к появлению округлых образований на поверхности экзоскелета, сходных с таковыми у *Saaremaaspis mickwitzi* Rohon, 1892 или некоторых Birkeniida (Anaspida). Подобные отличия в скульптуре у остатков одного вида могут трактоваться как посмертная изменчивость. У гетеростраков этот тип изменчивости четко прослежен на примере *Tareyaspis venusta* Novitskaya (Новицкая, 1971).

Существует проблема сопоставления данных, полученных в световом (малые увеличения, плоскостное изображение) и электронном (большие увеличения, объемное изображение) микроскопах. Иногда в описаниях приведены детальные рисунки тонких сечений экзоскелета или фотографии шлифа и хорошо исследована гистология описываемой формы, но нет детального изображения скульптуры экзоскелета (например, *Procephalaspis oeselensis* (Robertson): Denison, 1951b), в таких случаях сложно представить, как выглядит трехмерное изображение его поверхности.

При растворении вмещающей ископаемые остатки породы химический реагент (кислота) может разрушать («оплавлять») тонкие структуры экзоскелета, изменяя его строение, что также препятствует проведению сравнения и точного определения микроостатков.

При обнаружении аберрантной формы, в случае если материал представлен единственным экземпляром, невозможно сделать шлиф (или рискованно делать разломы

экзоскелета для изучения в СЭМ) для проведения палеогистологических исследований. В настоящее время делаются попытки преодолеть эту проблему у остеостраков с помощью неинвазивных методов исследования внутренней структуры (3-D компьютерная томография), однако исследованный таким способом материал является чрезвычайно малочисленным (Qu, Blom, Sanchez, Ahlberg, 2015). Таким образом, уникальность материала серьезно затрудняет проведение всего комплекса необходимых исследований, и, следовательно, вероятность совершения ошибки при определении возрастает.

Наличие специфических деталей тонкого строения в скульптуре и гистологии экзоскелета (особого микрорельефа, бугорков специфической формы, сплошного дентинового покрова, перфорированных септ или поровых полей, радиальных каналов и т.п.) значительно облегчает идентификацию ископаемых остатков. Отсутствие подобных деталей (генерализованный тип скульптуры в некоторых группах) у исследуемого образца осложняет определение материала вплоть до полного исчезновения возможности провести определение.

Наличие указанных трудностей (обычно в сочетании) чрезвычайно осложняет сравнение и определение остеостраков по микроостаткам. Помимо этого, необходимо учитывать и то обстоятельство, что при определении мелкофрагментарного материала невозможно задействовать макропризнаки, которые обычно используют при описании и определении целых щитов и их крупных фрагментов. Именно этим можно объяснить отсутствие выделений новых форм остеостраков на мелкофрагментарном материале до недавнего времени.

В конце прошлого столетия в обзорной статье по методам идентификации остатков экзоскелета низших позвоночных В.Н. Каратаюте-Талимаа (Karatajūtė-Talimaa, 1998) предложила общий план изучения, и, соответственно, описания микроостатков различных групп ранних бесчелюстных и рыб. Статья хорошо проиллюстрирована примерами мелких фрагментов экзоскелета гетеростраков, телодондов, акантод, ранних хрящевых рыб и др., однако материал по остеостракам в ней отсутствует. В этой связи, на основании собственного опыта исследования, нами была предложена схема описания остатков остеостраков, достаточно подробно охватившая признаки экзоскелета, характерные для этой группы (Afanassieva, 2000а).

Проведенные исследования показали, что для силурийских остеостраков, большая часть которых представлена трематаспидными формами (подотряд Tremataspidoidei), характерно значительное и при этом видоспецифичное разнообразие в строении экзоскелета (A fanassieva, 1995, 2000а). Это в значительной мере облегчает их сравнение и идентификацию. При предпринятом нами определении мелких фрагментов экзоскелета остеостраков был использован предложенный нами ранее комплекс диагностических признаков для описания и определения костнопанцирных бесчелюстных (Афанасьева, 1991), отражающий особенности как макро-, так и микростроения конкретных видов, что сделало возможным сопоставление и определение разноразмерного материала. Кроме того, создание подробных диагнозов и детальных описаний строения экзоскелета многих силурийских и некоторых девонских остеостраков (Denison, 1947, 1951b; Gross, 1961, 1968a,b; Афанасьева, 1985a, б, 1986, 1991; Afanassieva, 1995, 1999, 2000a; Афанасьева, Мярсс, 1997; Otto, Laurin, 1999, 2001), в том числе и с применением СЭМ в последние десятилетия, явилось необходимым базисом для успешных определений мелкофрагментарного материала в этой группе бесчелюстных.

В результате изучения тонкого строение изолированных остатков экзоскелета ряда североземельских форм с помощью СЭМ нами были определены и детально описаны мелкофрагментарные остатки нескольких видов трематаспидных остеостраков (Afanassieva, 2000a). Учрежден и описан по изолированному остатку экзоскелета новый род остеостраков *Septaspis*, с типовым видом *S. pectinata*. Таким образом, изучение тонких структур экзоскелета у различных форм на микро- и макроматериале позволило, впервые в этой группе бесчелюстных, выделить новый таксон по изолированному фрагменту наружного скелета. В дальнейшем разработка данной методики позволила успешно применить ее к идентификации обильного материала при исследовании разноразмерных остатков костнопанцирных бесчелюстных с о. Сааремаа, накопленных за историю их изучения, а также выделить несколько новых таксонов остеостраков, учрежденных на мелкофрагментарных остатках (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Приведенный выше обзор работ по тонкому строению экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных свидетельствует о том, что история их изучения неразрывно связана с историей описания (более или менее подробного) твердых покровов различных видов остеостраков. При этом сравнительно немногие авторы сумели не только получить и описать уникальные данные детального строения, но и сделали попытки их интерпретации, позволившие прийти к выводам о процессах формообразования экзоскелета в этой группе древнейших

позвоночных (Denison, 1951b, 1952; Wängsjö, 1952; Gross, 1961, Ørvig, 1968; Moy-Thomas, 1971; Dineley, Loeffler, 1976; Janvier, 1985c, 1996; Otto, Lauren, 1999; Afanassieva, 2002, 2004b). Так, было установлено, что остеостраки с щитом в форме слитной капсулы имеют сходные дефинитивные размеры, в то время как у остеостраков, щит которых тессерирован, эти размеры могут сильно различаться. На основании сравнения размеров особей исследованных видов, было предположено, что остеостраки со слитным головотуловищным щитом обладают ограниченным ростом, завершающемся по достижении особью дефинитивных размеров с образованием щита, а тессерированные остеостраки обладают способностью увеличивать размеры щита в процессе онтогенеза.

Важной основой для выявления и объяснения морфогенетических процессов в экзоскелете остеостраков стала информация по строению твердых покровов других групп ранних позвоночных, а также обобщения по морфогенезу их экзоскелета, в том числе, панцирей (Holmgren, 1940, Обручев, 1945, Stensiö, 1961, 1968, Ørvig 1967, 1977, Reif, 1982, обзор см. Талимаа и др., 1988). В этой связи следует отметить лепидомориевую теорию Стенше-Эрвига, которая разрабатывалась этими исследователями в ряде работ по ранним позвоночным приблизительно в одно время. Согласно Э. Стенше (Stensiö, 1961, 1968), изучавшему гистологию экзоскелета эласмобранхий, формирование экзоскелета связано с его первичными твердыми элементами — лепидомориями, которые образовывались вокруг сосудистой петли в кориуме и состояли из дентиновой кроны и костного основания с пульпарной полостью. В зависимости от способа сращивания лепидомориев (до обызвествления) было возможно развитие различных типов чешуй (тессер): так, одновременное их сращивание приводило к возникновению синхрономориальной чешуи с единой дентиновой поверхностью, последовательное концентрическое сращивание лепидомориев вокруг первичного лепидомория (примордиума) вело к появлению цикломориальной чешуи, при этом в филогенетическом развитии цикломориальная чешуя считалась примитивной, а синхрономориальная — продвинутой. В свою очередь, Т. Эрвиг (Ørvig, 1967, 1977) выдвинул концепцию одонтода, сформированного дентиновыми тканями и иногда покрытого гиперминерализованным эмалеподобным слоем, образование которого связано с одной папиллой мягких тканей мезенхимы, окруженной наружным слоем эпидермиса.

В последующие годы В.-Э. Райф (Reif, 1982), на базе исследований по эласмобранхиям и многочисленным данным по экзоскелету других групп, разработал теорию одонтодной регуляции, в которой подверг критике (см. также: Reif, Richter, 2001) лепидомориевую

теорию, полагая, что она сводит проблему формообразования дермоскелета главным образом к механическому сращиванию ("concrescence") лепидомориев и не подкреплена фактическим материалом. На конкретных примерах он обосновал положение о том, что все типы чешуй и пластин могут быть произведены от простых одонтодов небольшим числом морфогенетических регуляторных процессов; таким образом, согласно Райфу, теория одонтодной регуляции является теорией дифференциации, применимой как к дентиклям (бугоркам) дермального скелета, так и к зубам на челюстях и в ротовой полости.

Обобщая вышесказанное, можно утверждать, что данные теоретические построения внесли существенный вклад в развитие взглядов на формирование экзоскелета у ранних позвоночных и, с нашей точки зрения, явились необходимым базисом для понимания закономерностей морфогенеза их твердых покровов.

Чрезвычайно существенной информацией для дальнейшего понимания процессов морфогенеза наружного скелета у костнопанцирных бесчелюстных стала новая информация по ростовым стадиям тессерированного остеострака *Superciliaspis gabrielsei* из нижнего девона Канады, Северо-Западные Территории (Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008). Изучение материала уникальной сохранности позволило впервые описать ювенильные стадии у тессерированных костнопанцирных и определить способ формирования твердых покровов у остеостраков с экзоскелетом подобного типа. Было установлено, что оссификация дермоскелета начиналась до того как животное достигало размера, составлявшего одну пятую часть от размера взрослой особи. Формирование твердых покровов происходило за счет возникновения новых элементов (тессер и пластин), их дальнейшего краевого роста и слияния в более крупные составляющие наружного скелета. К сожалению, специальное гистологическое изучение тканей хорошо сохранившегося экзоскелета у *Superciliaspis не проводилось* (Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008).

Таким образом, проведенные к настоящему времени исследования ископаемых остатков остеостраков, прежде всего исследования их наружных покровов с применением тонких методик, позволили получить новые данные по морфологии и палеоразнообразию этой группы. Полученная информация чрезвычайно интересна и требует переосмысления. Накопленый массив данных по тонкому строению и гистологии экзоскелета у костнопанцирных бесчелюстных позвоночных (Osteostraci), принадлежащих к различным подгруппам, позволяет не только провести их сравнение, но и, как мы полагаем, предложить наименее противоречивые модели формообразования наружных скелетов различных типов.

Глава 2. Морфология экзоскелета остеостраков

2.1. Общий план строения экзоскелета остеостраков. Панцирь костнопанцирных бесчелюстных позвоночных представлен головотуловищным ЩИТОМ различной конфигурации и чешуями подвижной части туловища (рис. 2). На вентральной стороне щита оралобранхиальная (ротожаберная) область покрыта пластинками, размер которых варьирует от мелких (Ateleaspis) до крупных (Tremataspis) (рис. 3). В наружном скелете остеостраков представлены три слоя: поверхностный, средний (губчатый) и базальный (Huxley, 1858; Stensiö, 1932; Румянцев, 1958), типичные для твердых покровов позвоночных животных. Между слоями экзоскелета у остеостраков обычно не наблюдается резких границ. У разных таксонов костнопанцирных эти слои имеют различную толщину, степень развития и особенности строения. Среди трематаспидных остеостраков наиболее полно экзоскелет развит у Tremataspis и Dartmuthia (рис. 4). Их панцирь (у Dartmuthia: вентральная сторона щита) имеет гладкую и блестящую поверхность (рис. 46). Хорошо развитый сплошной поверхностный слой слагается дентином особого типа – мезодентином (sensu Ørvig, 1951), особенностью которого является присутствие в нем редких полостей одонтобластов (табл. I, фиг. 1, 2). От типичного дентина он отличается также нерегулярным расположением канальцев, отходящих от этих полостей к поверхности экзоскелета. Верхняя часть этого слоя у указанных родов остеостраков может быть представлена прочной гиперминерализованной эмалеподобной тканью, особенно хорошо развитой на бугорках (эмаль: Denison, 1951b; Быстров, 1955; дуродентин: Румянцев, 1958; эмалеподобный слой, дуродентин: Обручев, 1964). Поверхностный слой не одинаково развит у различных остеостраков и присутствует, как правило, в верхней части относительно крупных бугорков (табл. І, фиг. 2; табл. ІІ, фиг. 1, 2). Так, у Dartmuthia (рис. 4а) поверхностный слой представлен в верхней части округлых бугорков дорсальной стороны щита, тогда как основная часть этой стороны щита покрыта костными тессерами, обычно лишенными поверхностного слоя. Твердые наружные покровы некоторых таксонов, имеющих тонкий экзоскелет (Witaaspis, Saaremaaspis) практически лишены поверхностного слоя, он может быть развит лишь на небольшом постцефалическом участке щита, где размеры мельчайших бугорков увеличиваются и они могут сливаться в сплошную поверхность. Следует отметить, что у многих остеостраков поверхностный слой хорошо развит в скульптурных элементах (бугорках, валиках), расположенных вдоль переднего и боковых краев головного щита,



Рис. 2. Схематическая реконструкция цефаласпис-подобного остеострака (по Afanassieva, 1991, с изменениями).



Рис. 3. Головотуловищные щиты: *а* – *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994; реконструкция дорсальной стороны щита (Афанасьева, Мярсс, 1997); *б* – *Tremataspis schmidti* Rohon, 1892; вентральная сторона щита (по Робертсону: Robertson, 1938a); о. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур. Масштаб – 0,5 см.


Рис. 4. Трехмерная схема строения экзоскелета дорсальной стороны щита: *a* — *Dartmuthia gemmifera* Patten, 1931 (Афанасьева, 2004); *б* – *Tremataspis mammillata* Patten, 1931 (по Денисону: Denison, 1947, с изменениями).

укрепляя краевое ребро жесткости. Поверхностный слой также слагает апикальную, часто заостренную и наиболее плотную часть бугорков (*Thyestes*, *Procephalaspis*), выполнявших защитную функцию наружных покровов (табл. III, фиг. 1).

Средний или губчатый слой обнаружен у всех исследованных в этом отношении остеостраков, у подавляющего большинства форм он сложен типичной костной тканью (табл. I, фиг. 3). Именно присутствие данного слоя в экзоскелете определило название этой группы бесчелюстных позвоночных, а именно, остеостраки (osteostraci = костнопанцирные). В среднем слое экзоскелета расположены многочисленные полости и каналы, вмещавшие сосудистые сплетения и нервные волокна. Характерной особенностью остеостраков также является наличие множественных полостей сосудистых сплетений в бугорках (или тессерах), в отличие от единой пульпарной полости, типичной для бугорков экзоскелета и зубов некоторых других групп ранних позвоночных (рис. 46; табл. I, фиг. 4).

Как отмечено выше, для костной ткани экзоскелета остеостраков, в отличие от некоторых других групп бесчелюстных (Heterostraci, Anaspida), характерны анастомозирующие друг с другом полости, интерпретируемые как лакуны костных клеток. В первых исследованиях экзоскелета остеостраков с применением электронной микроскопии данные полости, хорошо различимые в световом микроскопе, не были распознаны в СЭМ (Gross, 1968а). Для идентификации в СЭМ полостей остеоцитов и других структур нами первоначально были исследованы фрагменты хорошо развитого экзоскелета *Tremataspis milleri* Patten (Афанасьева, 1986, рис. 1; 1991, табл. I, фиг. 2, 3; табл. II, фиг. 3). Полученные данные были сопоставлены с результатами исследований подобных фрагментов в световом микроскопе, что позволило идентифицировать лакуны костных клеток и другие структуры в экзоскелете *Tremataspis* и использовать их в качестве сравнительного материала при последующем изучении наружного скелета других остеостраков (Афанасьева, 1985а, 6, 1986, 1991, 2004, 2011, 2016; Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013; Афанасьева, Мярсс, 1997, 2014, A fanassieva, 1995, 1999, 2000, 2004а-с, 2014; A fanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009 и др.).

У видов рода *Tremataspis* полости остеоцитов размером 4-10 мкм разбросаны в среднем слое более или менее равномерно (Афанасьева, 1991, табл. I, фиг. 3, табл. II, фиг. 2). От лакун остеоцитов, имеющих неправильную форму, отходят тонкие ветвящиеся канальцы, в которых помещались цитоплазматические отростки костных клеток.

Вокруг каналов костная ткань уплотнена, полости остеоцитов вытянуты и расположены концентрически и вся структура несколько напоминает остеон (Афанасьева, 1991, табл. II, фиг. 3; 2004, табл. I, фиг. 4; табл. II , фиг. 4). Вместе с тем следует отметить, что «остеон» такого рода отличается от настоящей гаверсовой системы (Румянцев, 1958) отсутствием выраженного концентрического строения и четкой границы с прилежащими костными тканями. У остеостраков с более тонким экзоскелетом ткань среднего слоя может быть более разрыхлена, так что у *Witaaspis* она приобретает вид ажурной сети из переплетенных костных балок. Среди трематаспидоидных остеостраков с хорошо развитым экзоскелетом особо выделяется род *Timanaspis*, для которого характерна плотная костная ткань среднего слоя, в которой до настоящего времени не идентифицированы типичные полости остеоцитов (Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2007, 2009).

Базальный или ламинарный слой имеет различную толщину у разных остеостраков, он сложен изопедином и имеет типичное для него регулярное строение (табл; I, фиг. 5, 6, табл. II, табл. 5, 6): в чередующихся горизонтальных пластах параллельные друг другу пучки костных волокон располагаются в двух взаимно перпендикулярных направлениях (Афанасьева, 1991, табл. III, фиг. 5; 2004, табл. I, фиг. 5; табл. II, фиг. 5). В этом слое располагаются разноразмерные базальные камеры, связанные восходящими и нисходящими каналами с другими слоями экзоскелета и эндоскелетом, и вмещавшие кровеносные сосуды и нервы. У форм с хорошо развитым экзоскелетом базальный слой обычно имеет значительную толщину, у остеостраков с тонким наружным скелетом (*Witaaspis*) он развит слабо. На исследованных нами шлифах экзоскелета различных остеостраков отчетливо видно, что пласты базального слоя могут состоять из отдельных параллельных волокон или волокна сливаются в единый пласт так, что между волокнами остаются узкие веретенообразные полости, обычно интерпретируемые как полости костных клеток (табл. I, фиг. 5, 6).

У остеостраков с хорошо развитым экзоскелетом в плоскости, параллельной поверхности щита, размещена сеть относительно крупных каналов, образующих ячейки, близкие по форме к полигональным, – интерареальные каналы (также, слизевые каналы, по Стеншё; сенсорные каналы, по Денисону: Stensiö, 1927, 1932; Denison, 1951a, b). Эти каналы напрямую соединяются с системой каналов боковой линии (linia lateralis), специализированной сенсорной системой, свойственной большинству низших позвоночных животных (анамний) (Касумян, 2003), и сообщаются с поверхностью щита

посредством отходящих от них вертикальных каналов (Tremataspis, Hemicvclaspis), образуя поровую канальную систему ("Porenkanalsystem" по Гроссу: Gross, 1956) или через узкие щели между тессерами (Dartmuthia, Ilemoraspis), образуя систему полигональных каналов (рис. 3а, б). Присутствие в экзоскелете остеостраков структур, связанных с системой таких каналов, установлено практически у всех исследованных в этом отношении видов (Афанасьева, 2004). С нашей точки зрения, полигональная система была чрезвычайно важна для жизнеобеспечения костнопанцирных бесчелюстных, т.к. осуществляла разнообразные функции (была полифункциональной). Кроме того, мы полагаем, что ее объемная (сетчатая) структура служила основой («мягкой матрицей») при формировании всего панциря. Особенностью каналов полигональной сети у некоторых остеостраков является присутствие в них поровых полей (табл. I, фиг. 7, 8; табл. II, фиг. 7, 8), впервые обнаруженных практически одновременно Р. Денисоном (Denison, 1951b) у Oeselaspis и И. Бёлау (Bölau, 1951) у Tremataspis. У видов рода Tremataspis они в большинстве случаев имеют вид сплошной перфорированной горизонтальной перегородки (септы) (Афанасьева, 1991, табл. II, фиг. 4, 5; 2004, табл. I, фиг. 7). Позднее перфорированные септы или поровые поля были обнаружены практически у всех, исследованных в этом отношении, трематаспидных остеостраков, имеющих относительно развитый наружный скелет (Dartmuthia: Gross, 1961; Thyestes: Gross, 1968b; Saaremaaspis: Афанасьева, 1991; Aestiaspis: Афанасьева, Мярсс, 1997; Septaspis: Afanassieva, 2000; Eldaaspis: Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Данная адаптация, по-видимому, является специфичной для трематаспидных остеостраков и значительно облегчает идентификацию мелкофрагментарного ископаемого материала. Следует отметить, что обнаружение поровых полей и перфорированных септ, наряду с комплексом определенных гистохарактеристик, характерных для твердых покровов остеостраков, позволило идентифицировать мелкие фрагменты панцирей, а также выделить новые таксоны трематаспидных костнопанцирных на мелкофрагментарном материале из силура Северной Земли и о. Сааремаа (впервые в группе, Septaspis: Afanassieva, 2000; позднее, Tahulaspis, Eldaaspis: Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Снизу к поровым полям (или, соответственно, к нижней поверхности перфорированных септ) примыкают каналы, определяемые как сосудистые и сообщающиеся с нижним сосудистым сплетением, либо перфорированные септы могут открываться в нижнюю (сосудистую) часть полигональных каналов, с которой также могли сообщаться каналы нижнего сосудистого сплетения. Предположение о прижизненном сопряжении перфорированных структур с рецепторными клетками сейсмо-

сенсорной системы требует, с нашей точки зрения, дальнейших специальных исследований.

У остеостраков с относительно тонким экзоскелетом система полигональных каналов могла быть размещена на поверхности экзоскелета таким образом, что интерареальные каналы располагались в мягких тканях в бороздах вокруг бугорков или тессер (*Oeselaspis, Thyestes, Zenaspis*). У некоторых форм (*Witaaspis*) внутри каждого полигона имелась сеть еще более узких каналов или борозд второго порядка (интраареальные каналы, по Стеншё: Stensiö, 1932). Так, у *Saaremaaspis* между мелкими тесно расположенными бугорками, покрывающими головотуловищный щит, могли разместиться лишь тонкие интраареальные каналы (Афанасьева, 1991). У некоторых форм с хорошо развитым наружным скелетом (*Hemicyclaspis murchisoni*) интраареальные каналы были включены в экзоскелет и открывались на поверхности множеством мелких отверстий (Stensiö, 1932). Ряд форм с развитым экзоскелетом обладал разветвленной системой каналов, в которой каналы сложно подразделить на интер- и интраареальные, образуя единое тонкоячеистое канальное сплетение (*Pattenaspis whitei*).

Система боковой линии у остеостраков была хорошо развита, обычно она четко идентифицируется на поверхности головотуловищного щита по расположению ряда желобков или бороздок (Tremataspis, Zenaspis, Hemicvclaspis) или парных «сенсорных» бугорков или валиков (*Thyestes*: Афанасьева, 1991, табл. VI, фиг. 6; *Aestiaspis*: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 20С; табл. III, фиг. 2). Так, у Tremataspis schmidti Rohon, 1892 на поверхности панциря расположены желобки длиной 0,3-1 мм, образующие линии основных сенсорных каналов, типичные для остеостраков (Афанасьева, 2004, рис. 11б). На дорсальной стороне щита у видов рода Tremataspis присутствуют следующие линии: инфраорбитальная, посторбитальная, постпинеальная (супрапинеальная, по Робертсону: Robertson, 1938а), поперечная (передняя поперечная, по Робертсону: там же), супратемпоральная, краевая (передняя краевая, по Робертсону: там же), основная боковая, задняя поперечная, дорсальная. Следует отметить, что на исследованном нами материале (Афанасьева, 1991) не обнаружена наружная боковая линия, отмеченная Робертсоном у нескольких экземпляров *Tremataspis*. На вентральной стороне щита желобки проходят по оралобранхиальным пластинкам латеральных серий (передняя срединная серия, линия бранхиальной пластинки) по краям срединного выступа (срединная линия) и вдоль боковых краев щита (вентральная боковая линия) (Robertson, 1938а: фиг. 2). У остеостраков с более коротким щитом обычно представлены основные сенсорные линии: инфраорбитальные,

посторбитальные, поперечные линии, главная боковая линия. Сравнительно недавно каналы системы боковой линии были впервые описаны на туловищном отделе остеострака неясной систематической принадлежности, а именно, *Ilemoraspis kirkinskayae* Obruchev из девона Хакасии (Sansom, Rodygin, Donoghue, 2008). У этой формы протяженная боковая линия в виде открытого канала хорошо сохранилась на туловищных чешуях. Она размещена несколько выше вентролатерального гребня и, по мнению указанных авторов, возможно представляла собой главную латеральную линию этой системы (там же, фиг. 4C-F, 7A). Расположение сенсорных каналов на головном щите *I. кirkinskayae* существенно отличается от описанного для других групп костнопанцирных, прежде всего, наличием канала, огибающего латеральную часть тессер, что позволяет четко идентифицировать их положение (Afanassieva, Janvier, 1985; Sansom, Rodygin, Donoghue, 2008).

Поверхностный дентиновый слой хорошо развит и образует сплошной слой по всей поверхности панциря у *Tremataspis* и на вентральной стороне головотуловищного щита *Dartmuthia*. Ткани их экзоскелета, вместе с каналами линейной сенсорной и полигональной систем, образуют так называемый «косминовый паркет», сходный с космином саркоптеригий (Gross, 1935, 1956). Однако, с нашей точки зрения, он четко отличается от космина челюстноротых позвоночных гистологически, а именно, иным составом слагающих его тканей (прежде всего, наличием мезодентина вместо типичного дентина), относительно малой толщиной слоев и гораздо меньшей плотностью слагающих тканей. Кроме того, для «космина» трематаспидных остеостраков характерно наличие таких структур как поровые поля или перфорированные септы, размещенные в полигональных и линейных каналах экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных и до настоящего времени не обнаруженные у других первичноводных позвоночных.

На границе среднего и базального слоев экзоскелета у многих остеостраков размещены характерные для этой группы древних позвоночных *радиальные каналы* (табл. III, фиг. 3, 4), которые могут располагаться в один слой или имеют многослойное залегание. Радиальные каналы могут быть прямолинейными, сгруппированными субпараллельно по отношению друг к другу (при этом каждая группа каналов расположена перпердикулярно по отношению к соответствующей стороне тессеры и направлена к центру тессеры), или они имеют более или менее криволинейные очертания и располагаются радиально по периметру каждой тессеры. Следует отметить, что диаметр каналов в экзоскелете

всех исследованных нами в этом отношении остеостраков составляет около 30 мкм. У видов с многослойным залеганием радиальных каналов их суммарная толщина может составлять значительную часть толщины панциря. По нашим наблюдениям, подобный способ увеличения прочности панциря был использован у остеостраков (*Reticulaspis*, *Hemicyclaspis*) для укрепления головотуловищного щита вдоль ребер жесткости (см. главу «Маркирование морфогенетических процессов в интегументе остеостраков и основные закономерности формирования экзоскелета у ранних позвоночных»).

2.2. Строение экзоскелета у различных видов остеостраков, принадлежащих к основным группам костнопанцирных бесчелюстных. Среди костнопанцирных одним из наиболее простых типов строения экзоскелета обладают представители рода *Ateleaspis* Traquair, 1899, принадлежащего к древнейшей группе безрогих остеостраков (подотряд **Ateleaspidoidei** отряда **Ateleaspidiformes**). Поверхность тессерированного щита у *Ateleaspis* покрыта мелкими бугорками различной формы с округлыми вершинами (размер бугорков увеличивается вокруг орбит и назогипофизного отдела), туловищные чешуи покрыты удлиненными узкими бугорками (Ritchie, 1967). Уже на схематическом рисунке тонкого среза чешуи *Ateleaspis tessellata* Traquair, 1899, приведенном Р. Траквером в статье начала прошлого века (Traquair, 1905, табл. II, фиг. 10), можно определить, что экзоскелет у этой формы хорошо развит и в нем представлены все три составляющих его слоя, вершины бугорков сложены дентином поверхностного слоя, средний слой представлен клеточной костной тканью, пронизанной каналами, ламинарный базальный слой хорошо развит. В тексте статьи отмечено наличие радиальных сосудистых каналов в экзоскелете *Ateleaspis* (там же, с. 885).

Нами исследован чрезвычайно редкий материал из маазиских слоев яагарахуского горизонта (верхний шейнвудиан, нижний венлок, силур) о. Сааремаа, Эстония, представляющий собой остатки наиболее древнего остеострака из этого региона (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Три фрагмента тессеры, определенные нами как *Ateleaspis* cf. *Ateleaspis tessellata* Traquair, 1899, были получены в результате растворения образца из скважины Ohesaare-GI (глубина 174,10-174,50 м). Форма бугорков на исследованных фрагментах панциря варьирует от простой овальной до сложной звездчатой или серповидной с выступами (табл. III, фиг. 5, 6; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 5A, B). Бугорки асимметричные, от нижней части бугорков отходят короткие и широкие выступы (ребра). Бугорки относительно высокие с одной округлой вершиной, расположенной

асимметрично. Между крупными бугорками (длиной около 0,5 мм) размещены более мелкие. Поверхность бугорков на исследованных фрагментах экзоскелета гладкая (табл. III, фиг. 5; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 5В). Поверхность экзоскелета между бугорками имеет несовершенную сохранность, однако на одном из фрагментов тессеры хорошо видна сглаженная верхне-боковая поверхность, прободенная отверстиями около 15 мкм шириной (там же, фиг. 5В, вверху). Нами был изготовлен вертикальный шлиф одного из фрагментов тессеры из указанного уникального материала, при этом фрагмент был сориентирован так, что полученный срез прошел через две части одного изогнутого в горизонтальной плоскости бугорка и на срезе видны два разноразмерных бугорка (табл. III, фиг. 6; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 5С). На шлифе определяется, что экзоскелет исследованного образца хорошо развит, относительно плотный, составляющие его три слоя имеют приблизительно одинаковую толщину. Вершины бугорков сложены типичным мезодентином. Поверхностный слой лучше развит у крупного бугорка (его толщина составляет около 100 мкм). Ткань поверхностного слоя относительно плотная и прозрачная, количество полостей одонтоцитов невелико. Средний слой хорошо развит, относительно плотный, полости остеоцитов хорошо идентифицируются, немногочисленные. Каналы и полости сосудистого сплетения имеют типичное строение. Каналы, которые можно интерпретировать как радиальные, просматриваются под меньшим бугорком, их диаметр составляет около 30 мкм. Сосудистые каналы открываются на поверхности шлифа отверстиями, поровых полей на исследованном шлифе не обнаружено. Базальный слой очень хорошо развит, в нем имеются базальные камеры. На изученном образце стенки каналов и базальных камер гладкие, без следов резорбции.

Твердые покровы более поздних ателеаспидоидных остеостраков рода *Hemicyclaspis* Egerton имеют строение отличающееся от такового *Ateleaspis*. Экзоскелет Hemicyclaspis был впервые исследован Стенше, полученные данные опубликованы им в монографии по остеостракам Великобритании (Stensiö, 1932). В этой работе Стенше поместил также изображения шлифов экзоскелета шотландского *H. murchisoni* (Egerton, 1857) (там же, текст-фиг. 7, табл. 57, фиг. 2, табл. 60, фиг. 1-4), которые мы использовали для сравнения и составления приведенного ниже описания.

Нами исследованы фрагменты наружного скелета *Hemicyclaspis murchisoni* из отложений нижнего девона Канады из коллекций Музея природы Канады (NMC), Оттава (Afanassieva, Cumbaa, 2005). Для изучения гистологических характеристик нами

был изготовлен вертикальный шлиф чешуи *H. murchisoni*, взятой из хвостовой части туловищного отдела панциря (табл. III, фиг. 7, 8).

Исследование и сравнение указанных выше материалов показало, что, в отличие от Ateleaspis, наружный скелет Hemicyclaspis устроен более сложно, прежде всего за счет значительного развития поверхностного слоя, который может покрывать щит сплошным слоем. Экзоскелет *Hemicyclaspis* очень хорошо развит, все три слагающих его слоя могут достигать большой толщины. По данным Стенше (Stensiö, 1932) головотуловищный щит у вида с полно развитым экзоскелетом (*H. murchisoni*) консолидированный за счет непрерывного поверхностного слоя, покрывающего панцирь, реже щит несет следы тессерированности. Поверхность щита обычно сглажена (*H. murchisoni*) или покрыта относительно крупными редкими бугорками (H. lightbodii). У H. lightbodii поверхностный слой представлен только в верхней части бугорков. По данным, полученным нами на основании изучения канадского материала, в чешуях хвостовой части H. murchisoni поверхностный слой очень сильно утолщенный, плотный и прозрачный, сложен мезодентином, для которого характерны сравнительно узкие дентиновые канальцы (табл. III, фиг. 7, 8). По данным Стенше у поверхности панциря *H. murchisoni* ткань мезодентина уплотняется, приобретая характер эмали (enamel, по Stensiö, 1932). Мы полагаем, что наличие тончайших дентиновых трубочек в поверхностном слое экзоскелета, открывающихся очень мелкими перфорациями на поверхности чешуи исследованного нами фрагмента, свидетельствует о том, что данная ткань представляет собой энамелоид (эмалеподобную ткань мезодермального происхождения), а не истинную эмаль позвоночных. Помимо этого, поверхностный слой у *H. murchisoni* пронизан многочисленными отверстиями (порами) диаметром 50-80 мкм, через которые на поверхности полигонов открываются интраареальные каналы полигональной системы, при этом указанные поры гораздо крупнее поверхностных перфораций энамелоида. Интерареальные каналы полигональной системы также открываются наружу порами или желобками, расположенными между полигонами. В экзоскелете H. murchisoni var. ludlowensis, по данным Стенше (Stensiö, 1932, текст-фиг. 5G), интер- и интраареальные каналы разбиты на относительно однородную мелкоячеистую сеть. В среднем слое у видов рода хорошо развита система радиальных каналов, которые могут составлять значительную часть толщины панциря вследствие их многослойного залегания. Перфорированные септы или поровые поля в экзоскелете *Hemicyclaspis* не обнаружены. Базальный слой хорошо развит, может достигать значительной толщины,

через него проходят восходящие сосудистые каналы. По данным Стенше именно в этом слое в экзоскелете *H. murchisoni* наблюдается феномен резорбции ламинарной костной ткани (там же, табл. 65, фиг. 1), фиксируемый наличием обрывистых краев волокон в базальных полостях экзоскелета.

Среди ателеаспидоидных остеостраков относительно развитый экзоскелет отмечен также у *Aceraspis robusta* Kiaer из лудлова (верхний силур) Рингерике, Норвегия (Heintz, 1939). К сожалению, отсутствие современных данных по его тонкой структуре позволяет дать лишь общую характеристику его строения. На поверхности головотуловищного щита у этого таксона, с нашей точки зрения, можно выделить консолидированную центральную часть, при этом наибольшее развитие получают скульптурные элементы вокруг назогипофизного отверстия, орбит и медиального дорсального поля. Части щита, расположенные на его периферии (боковые и задние отделы) менее консолидированы и несут следы тессерированности (там же, табл. I). На представленных в работе рисунках вертикальных шлифов хорошо различима развитая ткань поверхностного дентинового слоя в относительно крупных бугорках. Эти данные, а также наличие хорошо укрепленных ребер жесткости вдоль краев головотуловищного щита, позволяют говорить о значительном развитии экзоскелета головотуловищного щита у данного таксона по крайней мере в его центральных отделах.

Среди остеостраков с наиболее полно развитым экзоскелетом выделяются виды рода *Tremataspis* Schmidt, 1866, принадлежащего к подотряду **Tremataspidoidei** из отряда **Tremataspidiformes**, объединяющего костнопанцирных с длинным головотуловищным щитом (Афанасьева, 1991). Относительно многочисленные остатки представителей этого рода обычно имеют хорошую сохранность, их экзоскелет неоднократно привлекал внимание исследователей, которые в разные годы сделали описания его строения (Stensiö, 1927; Gross, 1935, 1956; Robertson, 1938a; Denison, 1947, 1951b, Bölau, 1951). Нами было предпринято исследование остатков экзоскелета различных видов *Tremataspis*, в том числе в СЭМ, а также исследована гистология их наружного скелета в шлифах (Афанасьева, 1986, 1991, 2004; Afanassieva, 1995; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 6-10; табл. IV). Для видов рода *Tremataspis х*арактерен длинный, овальный, консолидированный головотуловищный щит, лишенный рогов и парных плавников. Экзоскелет очень хорошо развит, все три слоя наружного скелета могут достигать значительной толщины. Щит, туловищные чешуи и чешуи непарных плавников имеют гладкую блестящую поверхность. Поверхностный слой

представлен на всем панцире, как на щите, так и на туловищных и плавниковых чешуях. Эмалеподобная ткань хорошо развита на бугорках, расположенных за дорсальным полем. На поверхности щита расположено множество относительно крупных пор диаметром 15-40 мкм, которыми открываются вертикальные каналы. Эти каналы, отходящие от каналов полигональной системы, расположенной в среднем слое, иногда дихотомически ветвятся, образуя парные поры (*T. milleri* Patten, 1931). Каналы полигональной сети крупные (диаметром 40-90 мкм), имеют гладкие и округлые в сечении стенки, сложенные плотной тканью. Полигоны, образованные каналами сети среднего слоя, имеют различные размеры (0,2-0,3 мм у Т. milleri, 0,4-0,6 мм у Т. mammillata Patten, 1931) и бывают подразделены на более мелкие поля каналами меньшего размера (*T. schmidti* Rohon, 1892). В определенных частях экзоскелета каналы полигональной системы имеют линейное расположение и несколько больший диаметр и открываются на поверхности не порами, а желобками. Желобки образуют на поверхности щита симметричный рисунок, сходный со схемой расположения каналов боковой линии у современных круглоротых (Stensiö, 1926; Новицкая, 1983). Именно это дает основание предполагать, что у остеостраков данная система каналов вмещала сенсорную систему боковой линии. Полигональные каналы отделены от сосудистых каналов нижнего сосудистого сплетения перфорированными горизонтальными перегородками (септами). Перегородки очень тонкие (толщина около 5 мкм), пронизаны большим количеством мелких пор, которые распределены относительно равномерно. Поры имеют более или менее однородные размеры (3-4 мкм), правильную округлую форму, их края плавно закруглены.

В среднем слое у *Tremataspis* расположена также иррегулярная сеть каналов и полостей меньшего диаметра (10-30 мкм) обычно с более рыхлыми стенками, что указывает на то, что подобная сеть вмещала сосудистое сплетение. Денисон (Denison, 1947; 1951b) выделил верхнее сосудистое сплетение, расположенное над сетью полигональной системы, от которого отходят дентиновые канальцы, и нижнее, расположенное под ней.

Базальный слой у видов рода *Tremataspis* хорошо развит и составляет значительную часть экзоскелета. В нем расположены относительно крупные полости, во многих местах он пронизан каналами, через которые осуществлялась связь (иннервация и трофика) поверхностных структур с подлежащими тканями животного.

Исследование нового материала, полученного в результате растворения породы

из вийтаских слоев роотсикюлаского горизонта, позволило нам выделить новый вид T. *perforata* Märss, Afanassieva, Blom, 2014. Для этого вида (Märss, Afanassieva, Blom, 2014) характерна прерывистая поверхность панциря, а именно, относительно крупные и часто расположенные на гладкой поверхности поры (диаметром до 0,1 мм), которые могут сливаться, а также округлые иррегулярно расположенные бугорки (там же, фиг. 10А-М). Пористый поверхностный слой сложен мезодентином, взаимное расположение и структура тканей экзоскелета указывают на то, что бугорки состоят из поверхностного и среднего слоев или только из среднего слоя (там же, фиг. 10N-P). Нами также установлено, что другие характеристики гистологического строения твердых покровов *T. perforata* в основном сходны с таковыми для ранее описанных видов рода *Tremataspis* (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

При описании экзоскелета *Tremataspis* следует особо отметить обнаруженную нами микроскульптуру на поверхности чешуи *Tremataspis* sp. из отложений усть-спокойнинской свиты верхнего силура о. Октябрьской Революции архипелага Северная Земля (Afanassieva, 2004b, фиг. 1B, C). Мы полагаем, что напоминающий соты иррегулярный рельеф, повидимому, является следами отпечатка клеток поверхностного эпителия покровов.

Наружный скелет **Darthmuthia** gemmifera Patten, 1931 первоначально был исследован Венгше (Wängsjö, 1944) и Денисоном (Denison, 1951b) с помощью светового микроскопа. Позднее тонкое строение экзоскелета этого вида исследовал Гросс (Gross, 1961, 1968а), который предпринял первое исследование экзоскелета остеостраков в сканирующем электронном микроскопе в 1968 году. Изучение панциря у видов рода *Dartmuthia*, в том числе его тонких структур с помощью СЭМ и в шлифах (Афанасьева, 1986, 1991, 2004; Afanassieva, 1995; Märss, Afanassieva, Blom, 2014), позволило нам выявить и уточнить многие особенности его строения и предложить трехмерную реконструкцию экзоскелета (рис. 4*a*) для типового вида, а именно, *D. gemmifera* (Афанасьева, 2004, рис. 7; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 4B).

Наружный скелет *Dartmuthia* сходен с *Tremataspis* строением вентральной стороны головотуловищного щита, но отличается строением его дорсальной стороны. Экзоскелет *D. gemmifera* хорошо развит (табл. V), головотуловищный щит длинный, консолидирован прежде всего за счет хорошего развития поверхностного и базального слоев, тессерированность щита четко выражена (на вентральной стороне представлены

полигоны, на дорсальной стороне — более крупные бугорки и мелкие полигональные тессеры, разделенные каналами). В экзоскелете хорошо развиты все три слоя. Экзоскелет достигает наибольшей толщины на вентральной стороне щита и по ребрам жесткости (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 13D). Скульптура головотуловищного щита различна на дорсальной и вентральной стороне. Вентральная сторона щита гладкая и блестящая, ее поверхность разделена на относительно крупные полигоны щелевидными бороздками (Janvier, 1985с; фиг. 10С1; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 12С), которыми открываются наружу каналы полигональной системы. Ближе к переднему и боковым краям щита полигоны приобретают вид удлиненных бугорков, расположенных упорядоченными рядами, несколько сходных с бугорками дорсальной стороны щита (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 12H, N, O). Вдоль края щита расположен ряд относительно крупных бугорков. На дорсальной стороне щита расположены разноразмерные округлые бугорки, разделенные полигональными пластинами (тессерами). Наиболее крупные бугорки (длиной около 1 мм), образуют продольные ряды. Бугорки имеют полого закругленную вершину, сдвинутую к заднему краю бугорка, и отделены друг от друга и от тессер глубокими бороздками. В отличие от бугорков, имеющих широкое основание, тессеры соединены с нижележащими частями экзоскелета посредством узкой «ножки». Проведенные нами исследования в СЭМ (Афанасьева, 1986, 1991; Afanassieva, 1995) показали, что бугорки и тессеры сложены костной тканью, уплотненной в первых и более рыхлой во вторых. В ткани бугорков и тессер расположены немногочисленные каналы диаметром 70-90 мкм, сообщающиеся с каналами сосудистых сплетений нижней части экзоскелета. Полости остеоцитов D. gemmifera, расположенные в бугорках, относительно более мелкие и редкие, чем у *Tremataspis*. В верхней части бугорков лакуны костных клеток уменьшаются в размерах и образуют ответвления в виде тонких канальцев, характерных для ткани типа мезодентина (Афанасьева, 1991, табл. III, фиг. 2, DC). В тессерах этого вида на исследованном нами материале такая дентиноподобная ткань не обнаружена, т.е. они лишенны поверхностного слоя и сложены средним слоем. Позднее, при изучении фрагментарного материала из различных местонахождений Caapeмaa (Märss, Afanassieva, Blom, 2014), были обнаружены плотные тессеры с блестящей поверхностью, в верхней части которых, вероятно, может быть развита дентиноидная ткань (там же, фиг. 13Е, шлиф: слева — срез бугорка, справа срез тессеры).

Установлено, что у видов рода Dartmuthia вокруг бугорков и тессер имеется сеть

глубоких каналов, стенки которых образованы узкими основаниями и расширяющимися кверху уплощенными частями тессер, а также широкими основаниями бугорков. Эти каналы идентифицированы Гроссом (Gross, 1961) как циркумареальные каналы сенсорной системы. По нашим данным (Афанасьева, 1991), диаметр каналов, расположенных вокруг бугорков, составляет 120-170 мкм, каналы, размещенные вокруг тессер, более узкие (около 90 мкм). В нижнюю часть циркумареальных каналов открываются отверстия каналов диаметром 50-60 мкм, расположенных между бугорками и тессерами. Эти каналы могут размещаться радиально, причем такая упорядоченность особенно четко выражена в расположении каналов, окружающих бугорки (Афанасьева, 1991, табл. III, фиг. 1, RC). Таким образом, в экзоскелете *Dartmuthia*, в отличие от *Tremataspis*, представлены радиальные каналы, тесно скоординированые с каналами циркумареальной системы.

По нашим наблюдениям (Афанасьева, 1986, табл. VI, фиг. 4), отверстия радиальных каналов *D. gemmifera*, открывающихся в циркумареальные, закрыты перфорированными септами, которые имеют вид поровых полей. По данным Гросса (Gross, 1961, Abb. 25; 1968а), перфорированные перегородки в циркумареальных каналах могут иметь значительную протяженность, напоминая перфорированные горизонтальные септы *Tremataspis*. Перфорированные перегородки в виде поровых полей закрывают также отверстия радиальных каналов, открывающиеся между тессерами (Афанасьева, 1986, табл. VI, фиг. 3). Перфорированные септы в отличие от таковых у *Tremataspis*, могут быть расположены у *Dartmuthia* под различным углом к горизонтальной плоскости. Диаметр перфораций (2-3 мкм) в септах *Dartmuthia* несколько меньше, чем у *Tremataspis*.

Гросс, описывая циркумареальную систему в экзоскелете *D. gemmifera*, разместил нижние каналы среднего слоя непосредственно под верхними, разделив их лишь тонкой перегородкой, перфорированной на протяжении почти всего канала (Gross, 1961, фиг. 24C). По нашим данным, у *D. gemmifera* радиальные каналы, сообщающиеся с внутренней частью бугорка, могут соединяться под ним относительно широким кольцевым каналом (Афанасьева, 1991, табл. III, фиг. 4). Этот канал может быть смещен относительно циркумареального канала к центру бугорка, в этом случае перфорированные участки, имеющие вид поровых полей, размещены вокруг бугорка в периферической части слоя костной ткани, разделяющего каналы. Кроме того, в случае если под бугорком отсутствует кольцевой канал, радиальные каналы могут сообщаться с циркумареальными каналами непосредственно через перфорированные септы, имеющие вид поровых полей. Полученные

нами данные свидетельствуют о том, что каналы циркумареальной системы *D. gemmifera*, обычно лишены сплошной перфорированной перегородки, делящей их на верхнюю и нижнюю части, как показано на реконструкции Гросса. Возможно, что подобные различия в расположении каналов можно объяснить топографической изменчивостью в строении экзоскелета у остеостраков этого рода.

Базальный слой у *Dartmuthia* имеет типичное для остеостраков ламинарное строение. При исследовании в СЭМ в его верхней части обнаружены борозды с упорядоченными пучками волокон (Афанасьева, 1991, табл. III, фиг. 6, RC), идентифицированные нами как следы радиальных и циркумареальных каналов. Полученные данные позволили нам прийти к заключению, что структуры базального слоя закладывались при уже достаточно полном развитии сосудистой и сенсорной систем.

Изучение детального строения ископаемых остатков экзоскелета Dartmuthia позволило выделить новый вид рода - D. procera Märss, Afanassieva, Blom, 2014. Новая форма выделена на основе нескольких фрагментов щитов и отдельных чешуй (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Для этого вида характерны длинные узкие относительно высокие бугорки с зазубренными краями, разделенные тессерами и расположенные субпараллельно. На шлифах экзоскелета *D. procera* хорошо видно, что поверхностный слой в бугорках очень сильно развит (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 15А-G). Дентиновые трубочки многочисленные, отходят от хорошо развитого в бугорках верхнего сосудистого сплетения. Самые поверхностные части бугорков сложены плотной и прозрачной энамелоидной тканью, которую пронизывают тончайшие субпараллельные канальцы, открывающиеся на поверхности бугорка. Тессеры отделены от бугорков и друг от друга относительно широкими желобками, края тессер неровные. В центральной и нижней частях тессер на шлифе исследованного нами материала (там же, фиг. 15H-I) хорошо видны пульпарные полости. Одной из характерных особенностей экзоскелета этого вида является относительно большая толщина тканей, слагающих тессеры головотуловищного щита, благодаря которой видны тонкие ветвящиеся канальцы, отходящие от пульпарной полости к поверхности тессер. Полости остеоцитов в тканях среднего слоя экзоскелета относительно многочисленны. Базальный слой имеет характерное для этого рода сильное развитие и содержит большое количество разноразмерных полостей.

Экзоскелет длиннопанцирного Saaremaaspis Robertson впервые детально исследован

нами (Афанасьева, 1991, 2004; Afanassieva, 1995). Ранее схематическое описание наружного скелета *Saaremaaspis mickwitzi* (Rohon, 1892) дали Денисон (Denison, 1951b) и Жанвье (Janvier, 1985с). Изучение вновь полученного мелкофрагментарного материала, полученного в результате растворения вмещающей породы, позволило уточнить детали строения и описать новые гистохарактеристики экзоскелета у *Saaremaaspis (*Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 16-19; табл. VI).

Головотуловищный щит Saaremaaspis mickwitzi консолидированный. Экзоскелет умеренно развит за счет слабого развития поверхностного слоя, но относительно развитых среднего и базального слоев. На поверхности экзоскелета размещены многочисленные очень мелкие бугорки, распределенные на большей части щита равномерно (Афанасьева, 1991, табл. IV, фиг. 1, табл. V, фиг. 3), по краю щита проходит ряд более крупных блестящих бугорков. Бугорки могут иметь простую округлую или более сложную ребристую форму (крестообразную или в форме листа дуба, по Märss, Afanassieva, Blom, 2014). По направлению к краям щита размеры бугорков увеличиваются, они становятся удлиненными. Следует отметить, что нами описан фрагмент экзоскелета, отнесенный к Saaremaaspis aff. S. mickwitzi (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 18H), в скульптуре которого представлены как отдельные бугорки, так и сплошная сглаженная поверхность, не прерываемая порами, но разделенная на пластины. Согласно Денисону (Denison, 1951b) у Saaremaaspis поверхностный слой развит лишь в краевых блестящих бугорках. По данным Жанвье (Janvier, 1985с), поверхностный слой имеется также на дорсомедиальном гребне и на брюшном отделе вентральной стороны щита, где бугорки местами сливаются, образуя почти сплошную поверхность, пронизанную крупными порами. Проведенное нами (Афанасьева, 1991) изучение разломов задней и краевой частей вентрального щита *S*. mickwitzi в СЭМ показало, что значительная часть экзоскелета в этих частях щита сложена плотной костной тканью. Колоннообразные бугорки диаметром 60-80 мкм имеют округлую или слегка ребристую вершину (Афанасьева, 1991, табл. IV, фиг. 1, 2). Костная ткань более разрыхлена в центральной части каждого бугорка и уплотняется к его периферии (там же, табл. IV, фиг. 3, OST). Полости остеоцитов имеют округлую или удлиненную форму и более крупные размеры (2-8 мкм) в его центральной части, уменьшаясь по краю бугорка (0,5-2 мкм). По направлению к вершине полости становятся более редкими и узкими (там же, табл. IV, фиг. 4, 5), ткань приобретает характер мезодентина. Никаких отверстий на вершинах бугорков не обнаружено. На разломах щита видно, что в основании

каждого бугорка имеется относительно крупная полость, на дне которой просматривается базальный слой (там же, табл. IV, фиг. 6, BL). Костная ткань губчатого слоя в нижней части бугорка относительно разрыхлена, постепенно переходит в ламинарный базальный слой. Базальный слой составляет незначительную часть толщины экзоскелета, имеет типичное строение (там же, табл. V, фиг. I).

У Saaremaaspis mickwitzi нами обнаружены мелкие округлые отверстия, расположеные между бугорками, всегда имеющими гладкие неперфорированные стенки, и размещенные часто в виде небольших поровых полей (Афанасьева, 1991, табл. V, фиг. 2, МР). Этими отверстиями (диаметром 2-5 мкм) открываются тонкие канальцы, сообщающиеся с нижележащими полостями и каналами. Подобные каналы диаметром 20-30 мкм, повидимому, соответствуют нижнему сосудистому сплетению *Tremataspis* (там же, табл. V, фиг. 3, VC). Никаких следов радиального распределения этих каналов не обнаружено. Денисон предположил, что между бугорками экзоскелета у *Saaremaaspis располагалась сеть тонких сенсорных каналов* (Denison, 1951b). С нашей точки зрения, расстояние между бугорками (30-50 мкм) не противоречит такому предположению. По данным Денисона, желобки боковой линии непосредственно соединяются с сетью тонких каналов и отличаются от них лишь линейным расположением, большей шириной и углубленным положением (Denison, 1951b).

Следует отметить, что на единственном вертикальном шлифе экзоскелета GIT 502-52, который мы отнесли к *Saaremaaspis mickwitzi*, под каждым бугорком хорошо определяются полости, идентифицированные нами как срезы радиальных каналов (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 19А). Базальный слой на указанном шлифе очень хорошо развит и сравним по степени развития с таковым на фрагменте экзоскелета GIT 502-307 (там же, фиг. 17М). Базальный слой в экзоскелете мелких фрагментов панциря имеет различную толщину (там же, фиг. 17, 18), по нашим данным (Афанасьева, 1991, табл. IV, V, фиг. 1-3; 2004) обычно развит незначительно.

Относительно утолщенный экзоскелет *Oeselaspis pustulata* Patten, 1931 обычно хорошо сохраняется и сравнительно полно изучен. Денисон (Denison, 1951b) и Гросс (Gross, 1968b) впервые дали наиболее полное для своего времени описание внешних и некоторых внутренних структур его наружного скелета. Нами исследованы новые материалы, позволившие дополнить данные по экзоскелету этой формы (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 24-27; табл. VII).

Головотуловищный щит *O. pustulata* консолидированный, следы тессерированности (полигональная модель) проявляются в размерах, форме и относительном распределении бугорков на поверхности панциря. Экзоскелет хорошо развит за счет развития среднего и базального слоев, поверхностный слой идентифицирован в вершинах относительно крупных бугорков. Дорсальная и вентральная стороны щита у этого вида имеют сходное строение. На поверхности щита расположены редкие относительно крупные (диаметром около 250 мкм) бугорки и многочисленние мелкие (50-75 мкм) бугорки (шипики), при этом крупные бугорки размещены в центре крупных полигональных полей на возвышениях (Janvier, 1985с, фиг. 18; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 24E; 25E). Бугорки имеют округлую или звездообразную форму, их вершина полого закруглена, блестящая. Шипики размешаются между бугорками, звездообразные или округлые в сечении (Афанасьева, 1991, табл. V, фиг. 5).

По данным Денисона и Гросса (Denison, 1951b; Gross, 1968b) поверхностный слой у Oeselaspis представлен только в бугорках. Их верхняя часть сложена довольно толстым слоем мезодентина, причем самая верхняя часть (эмаль, по Денисону: Denison, 1951b) пронизана многочисленными тонкими трубочками, в основном перпендикулярными к поверхности и не достигающими ее (Gross, 1968b, фиг. IIF). Остальная часть бугорков и шипики сложены относительно плотной костной тканью среднего слоя, в которой располагаются сосудистые сплетения (Афанасьева, 1991, табл. V, фиг. 6). Верхнее сосудистое сплетение идентифицировано лишь в бугорках (определяется как верхнее, поскольку от его каналов к поверхности отходят канальцы мезодентина). В основании среднего слоя размещено нижнее сосудистое сплетение, сообщающееся с верхним посредством восходящих каналов. Сплетения подразделены нами на верхнее и нижнее, согласно терминологии Денисона (Denison, 1951a), в отличие от Ку и соавторов (Qu, Blom, Sanchez, Alberg, 2015), не разделяющих сосудистые сплетения у этого вида на верхнее и нижнее, и полагающих наличие единого сосудистого сплетения в его экзоскелете. Поскольку указанные авторы, в отличие от Денисона и нас, исследовали крайне малочисленный материал по экзоскелету O. pustulata, мы придерживаемся точки зрения Денисона до получения дополнительной информации. Многие каналы нижнего сплетения экзоскелета O. pustulata расположены в плоскости, параллельной поверхности щита и распределены по радиальному типу. Подобные каналы размещены близко к поверхности экзоскелета и открываются в бороздках между шипиками. Отверстия радиальных каналов закрыты относительно толстыми (около 10 мкм:

Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 27С, D, F) перфорированными септами, имеющими вид поровых полей различных размеров (Gross, 1968b, фиг. 10, 11E). Перфорации таких септ впервые были обнаружены Денисоном (Denison, 1951b), который предположил, что между шипиками располагалась тонкоячеистая сеть сенсорных канальцев, соотвествующая интраареальным каналам девонских остеостраков. Положение бороздок относительно других частей экзоскелета, их ширина (30-40 мкм) и непосредственная связь с бороздками боковой линии, с нашей точки зрения, свидетельствуют в пользу этого предположения.

Базальный слой у *Oeselaspis pustulata* имеет типичное строение и составляет значительную часть толщины экзоскелета (около 0,15 мм: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 27А, В, Н). В нем располагаются крупные, относительно многочисленные базальные камеры, сообщающиеся с сосудистыми сплетениями и внутренней стороной экзоскелета. По данным Денисона (Denison, 1951b), перегородки между базальными камерами образуют большие полигоны, соответствующие крупным полигональным полям, различимым на поверхности щита. По мнению этого автора, расположение базальных камер является единственным указанием на полигональную модель во внутреннем строении экзоскелета *Oeselaspis*.

У самого мелкого известного к настоящему времени трематаспидного остеострака *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelièvre, 1994 (длина щита около 1 см) головотуловищный щит длинный, консолидированный. В скульптуре поверхности щита идентифицируются чешуи, из которых слагается щит. Экзоскелет хорошо развит (табл. VIII), поверхностный слой представлен в многочисленных бугорках и продольных валиках, покрывающих щит и туловищные чешуи.

По данным Ф. Жанвье и Э. Лельевра голотип *Aestiaspis viitaensis* (GIT 247-1, ранее Pi 7279) представляет собой почти полный головотуловищный щит, извлеченный из породы в результате ее растворения в 10%-ной муравьиной кислоте (Janvier, Lelièvre, 1994). Данный способ препарирования позволил сохранить и в дальнейшем изучить тонкие детали строения индивидуума, прежде всего его наружный скелет. Однако никакие специальные исследования скульптуры щита и гистологического строения экзоскелета *A. viitaensis* указанными авторами проведены не были. Такие исследования были предприняты нами (Афанасьева, 1996; Афанасьева, Мярсс, 1997, 2014; Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

При изучении коллекции акад. Ф.Б. Шмидта, хранящейся в Палеонтологическом

институте РАН, нами был обнаружен экземпляр длиннопанцирного остеострака малого размера (ПИН, №3257/607), хорошо сохранившийся и не деформированный. Изучение этого материала позволило получить интересные данные (Афанасьева, 1996). Чрезвычайно малые размеры головотуловищного щита (длина щита составляет около 10 мм) позволили первоначально предположить, что это ископаемые остатки ювенильной особи. Данная возрастная стадия встречается среди остатков остеостраков крайне редко, и к моменту описания указанного материала были известны только ископаемые остатки предположительно ювенильного *Parameteoraspis oberon* (Janvier, 1985b) из семейства Рагатеteoraspididae Afanassieva, 1991. Тщательное изучение указанного образца позволило нам прийти к выводу, что исследованная особь находилась на дефинитивной стадии развития, и доказать ее принадлежность к *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelièvre, 1994 (Афанасьева, 1996). Нам также удалось реконструировать наружный скелет *A. viitaensis*, восстановив его прижизненные пропорции с бо́льшей достоверностью на исследованном нами материале (Афанасьева, 1996, рис. 2; Афанасьева, Мярсс, 1997; рис. 2).

В результате многолетнего растворения образцов породы из различных силурийских местонахождений на о. Сааремаа, в том числе из типового местонахождения (окоп Вийта), проведенного Т. Мярсс (GIT), были обнаружены образцы с характерной скульптурой, отнесенные нами, с разной степенью достоверности, к A. viitaensis (Афанасьева, Мярсс, 1997). В диагнозе данного вида и рода Жанвье и Лельевр указали, что для него характерна скульптура экзоскелета, состоящая из продольных параллельных дентиновых валиков (Janvier, Lelièvre, 1994). Детальное исследование поверхности наружного скелета голотипа и других образцов, отнесенных к этому виду, позволило нам выявить присутствие, помимо валиков, большого количества мелких бугорков (Афанасьева, Мярсс, 1997, табл. V). Мелкие бугорки в экзоскелете Aestiaspis располагаются как между валиками, так и в их продолжение, заполняя поверхность экзоскелета в местах со сложным рельефом (углубления, выступы). Указанная скульптура (валики и бугорки) располагается как на сросшихся чешуях (тессерах) дорсальной и вентральной сторон головотуловищного щита, так и на отдельных чешуях подвижной части туловища. Детальные исследования наружного скелета экз. ПИН №3257/607 в СЭМ, проведенные нами, выявили наличие перфорированных перегородок в экзоскелете данного экземпляра A. viitaensis, что подтвердило принадлежность этой формы к группе трематаспидоидных остеостраков, для которых подобные перегородки или поровые поля являются характерной особенностью (там же, табл. VI, фиг. 3, 4).

Сравнительно недавно среди мелкофрагментарного материала из отложений верхнего силура архипелага Северная Земля (о-в Октябрьской Революции, местонахождение на р. Ушакова), полученного в результате растворения образцов породы, нами был определен и описан образец ПИН, № 4765/14, отнесенный к роду *Aestiaspis* и, возможно, к этому же виду остеостраков, а именно *Aestiaspis* aff. *A. viitaensis* (Afanassieva, 2000). Образец был исследован в СЭМ, что позволило описать его строение и выявить присутствие хорошо сохранившихся перфорированных септ (там же, табл. II, фиг. 1).

На основании изучения гистологических срезов нам удалось установить, что наружный скелет *Aestiaspis* хорошо развит, и дать подробное описание его экзоскелета (Афанасьева, Мярсс, 2014). В нем представлены все три слоя, характерные для данной группы позвоночных: поверхностный (дентиновый) и костные слои - средний (губчатый) и базальный (слоистый). Указанные слои развиты в различной степени на разных участках панциря и туловищных чешуй.

Установлено, что мелкие валики и бугорки на поверхности головотуловищного щита и чешуй A. viitaensis сложены плотной дентиноидной тканью поверхностного слоя. Дентиновая сеть в них слабо развита, дентиновые трубочки редкие и короткие, пронизывают относительно плотную ткань поверхностного слоя. В нижней части некоторых бугорков просматриваются небольшие полости, которые могут быть идентифицированы как пульпарные. Нижняя часть бугорков и валиков постепенно переходит в среднюю (костную) часть экзоскелета. Поверхностный слой хорошо развит только в относительно крупных бугорках и валиках. На палеогистологическом материале, полученном при расшлифовке туловищной чешуи (Афанасьева, Мярсс, 2014, табл. XIII), хорошо видно взаимное распределение полостей и каналов в различных слоях экзоскелета (там же, табл. XIII, фиг. 3-6). Сеть тонких дентиновых трубочек в крупном бугорке сильно развита (там же, табл. XIII, фиг. 4), канальцы многократно ветвятся и анастомозируют между собой (сравни, Oeselaspis pustulata (Patten, 1931): Ørvig 1967, рис. 29; Timanaspis kossovoii Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962: Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009, рис. 3B, D; 4A) и достигают поверхности бугорка. Четко прослеживается связь дентиновых канальцев с полостями сосудистых каналов внутри крупного бугорка. Мезодентиновый слой имеет наибольшее развитие в самых крупных бугорках и валиках, расположенных на чешуях, проходящих вдоль ребер жесткости щита.

Средний (губчатый) слой сложен костной тканью, относительно тонкий (Афанасьева, Мярсс, 2014, табл. XIII, фиг. 5) у всех исследованных нами образцов. Костная ткань уплотненная, полости костных клеток сравнительно редкие, типичной формы (сравни, Tremataspis milleri Patten, 1931 и Timanaspis kossovoii: Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009: фиг. ЗА-Н). Данный слой пронизан большим количеством разноразмерных каналов с плотными стенками. Все каналы этого слоя можно, с нашей точки зрения, разделить на два типа: крупные каналы диаметром 10-30 мкм, расположенные в горизонтальной плоскости однослойно, и узкие сосудистые каналы диаметром менее 10 мкм (обычно 2-5 мкм), расположенные более или менее вертикально и обычно отходящие вверх от горизонтальных каналов. На вертикальных срезах хорошо видно, как отверстия наиболее широких сосудистых каналов, выходящих на поверхность экзоскелета, закрыты перфорированными септами. Данное расположение каналов относительно перфорированных септ указывает на то, что эти сосудистые каналы необходимо отнести к нижнему сосудистому сплетению. Таким образом, мы полагаем, что сенсорные каналы, расположенные у трематаспидных остеостраков над перфорированными септами, размещались у *Aestiaspis* в мягких тканях между бугорками на поверхности экзоскелета. У A. viitaensis положение основных сенсорных каналов маркировано крупными бугорками, размещенными линейно вдоль них (сравни, *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854: Афанасьева, 19856, рис. 26; 1991, табл. VI, фиг. 6, табл. VII, фиг. 2; 2004, табл. VII, фиг. 6). На голотипе можно идентифицировать местоположение инфраорбитальной, посторбитальной, основной боковой и, возможно, поперечной сенсорных линий (Афанасьева, Мярсс, 1997, рис. 26).

Горизонтальные каналы среднего слоя экзоскелета у *Aestiaspis*, соответствующие, с нашей точки зрения, радиальным каналам других остеостраков (в том числе и тессерированных), расположены не строго упорядоченным радиальным способом, как у некоторых других трематаспидных остеостраков (*Dartmuthia*: дорсальная сторона головотуловищного щита, *Thyestes*, *Procephalaspis*), а в соответствии с расположением валиков и бугорков, размещенных продольно вдоль срединной оси тела. Так, между продольными валиками, в костной части экзоскелета, проходят субпаралельные каналы, тогда как под относительно крупными бугорками модель расположения каналов более сходна с радиальной (Афанасьева, Мярсс, 2014, табл. XIII, фиг. 7).

Таким образом, верхнее сосудистое сплетение представлено в экзоскелете *A. viitaensis* только в относительно крупных валиках и бугорках, от него отходят тонкие дентиновые

канальцы развитого мезодентинового слоя. Нижнее сосудистое сплетение расположено под скульптурными элементами в костных тканях экзоскелета, хорошо развито по всей площади экзоскелета, через него осуществлялась основная трофика тканей наружного скелета.

Базальный слой у *Aestiaspis* обнаружен на всех исследованных фрагментах экзоскелета, обычно имеет значительную толщину. Он имеет типичное ламинарное строение, очень хорошо развит, многослойный (Афанасьева, Мярсс, 2014, табл. XIII, фиг. 3, 6). В нем присутствуют крупные базальные полости, от которых могут подниматься вверх восходящие каналы. Иррегулярные края базальных полостей, с нашей точки зрения, свидетельствуют о процессах резорбции, происходящей в твердых тканях экзоскелета остеостраков. Подобный феномен впервые для остеостраков был описан Денисоном для базального слоя *Tremataspis mammillata* (Denison, 1952).

При изучении экзоскелета голотипа *A. viitaensis* в СЭМ нами было отмечено присутствие тонкой исчерченности на поверхности относительно крупных бугорков у исследованной чешуи с заднебокового края щита (Афанасьева, Мярсс, 1997, табл. VI, фиг. 6). Подобная тонкая исчерченность *(thin ribbing,* по *Afanassieva, 2004*b; longitudinal striation, по Märss, 2004, 2006, 11C), характерная для этой группы древних позвоночных, была обнаружена также на других чешуях *Aestiaspis* из различных местонахождений о. Сааремаа, отнесенных нами к этому виду. Следует отметить, что на фрагменте экзоскелета *Aestiaspis* с Северной Земли подобная исчерченность поверхности бугорков при исследовании в СЭМ не обнаружена (Afanassieva, 2000а, табл. II, фиг. 1b, c).

Наружный скелет *Timanaspis kossovoii* Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962 был первоначально схематично описан Д.В. Обручевым (Коссовой, Обручев, 1962; Обручев, 1964). Нами впервые детально описана скульптура головотуловищного щита и гистологическое строение его экзоскелета на новом материале уникальной сохранности, собранном В.Н. Каратаюте-Талимаа в 1980 году на р. Великой (Северный Тиман, Россия) в отложениях ептарминской свиты гребенского горизонта нижнего силура (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2002; Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2007, 2009).

Нами установлено (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2002; Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2007, 2009), что головотуловищный щит *T. kossovoii* очень длинный, консолидированный (табл. IX). Скульптура щита на дорсальной и вентральной стороне

развита различно. На основании изучения разломов экзоскелета и шлифов дорсальной и вентральной сторон щита установлено, что все три слоя экзоскелета хорошо развиты, однако дентиновый слой сплошной только на вентральной стороне щита (Afanassieva, Karatajūte-Talimaa, 2009, фиг. 3). Основная часть экзоскелета дорсальной стороны щита сложена довольно плотным средним слоем и ламинарным базальным слоем, четкая граница между этими слоями не выражена. Вентральная сторона щита блестящая и сглаженная, сходна с поверхностью щита видов рода *Tremataspis*. На дорсальной стороне поверхность щита T. kossovoii покрыта узкими продольными дентиновыми валиками. Этот тип скульптуры относительно редко встречается среди остеостраков (сравни, Aestiaspis viitaensis Janvier, Lelievre, 1994: Афанасьева, 1996; Афанасьева, Мярсс, 1997, 2014; Ilemoraspis kirkinskavae Obruchev 1961: Обручев, 1964; Afanassieva, Janvier, 1985; Sansom, Rodygin, Donoghue, 2008). Нижние части продольных валиков на поверхности щита сложены утолщением среднего слоя (Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009, фиг. 3A, C). По дорсальному гребню проходит ряд удлиненных бугорков. По продольным (дополнительным) ребрам жесткости, расположенным по бокам от дорсального гребня размещены по три ряда сходных бугорков меньшего размера (там же, фиг. 1). Бугорки и валики имеют блестящую поверхность, между ними поверхность щита матовая. Поверхностный (дентиновый) слой хорошо развит в верхних частях бугорков и валиков (там же, фиг. 3A-D). В бугорках дентиновый слой наиболее развит, дентиновые канальцы длинные и тонкие, анастомозы между канальцами относительноредкие, полости одонтоцитов на исследованном намиматериале не обнаружены. Данная ткань у *Timanaspis* сходна по своему строению с ортодентином и имеет наиболее упорядоченную структуру среди дентиноидных тканей у исследованных в этом отношении остеостраков (там же, фиг. 4). В верхних частях продольных валиков поверхностный слой представлен тканью с более разветвленными и короткими трубочками и напоминает типичный мезодентин. Дентиновые трубочки бугорков отходят от сосудистого сплетения (верхнего, по терминологии Денисона: Denison, 1951b), которое может быть представлено на шлифах одной или несколькими узкими пульпарными полостями (Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009, фиг. 3А, С-D).

Средний слой дорсальной стороны щита *Т. kossovoii* сложен относительно плотной тканью, в которой не идентифицированы полости костных клеток. В нем хорошо развита система сосудистых каналов, представленных на шлифах уплощенными дорсовентрально полостями (там же, фиг. 3A, C). Первоначально округлая форма этих полостей, вероятно,

изменена посмертно, что объясняется условиями захоронения ископаемого материала. Никаких следов полигональной модели, перфорированных септ или поровых полей в среднем слое не обнаружено. Базальный слой хорошо развит у исследованных образцов, может достигать толщины более 100 мкм, имеет типичное ламинарное строение, содержит разноразмерные полости.

Вентральная сторона головотуловищного щита *Т. kossovoii* сложена в основном плотной тканью среднего и базального слоев. Поверхностный слой на изученных шлифах относительно тонкий (около 15 мкм, Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009, фиг. 3E-F), непрерывный. Его верхняя часть очень плотная и прозрачная, по-видимому, слагается эмалеподобной тканью (энамелоидом). Под ней располагается более рыхлый слой дентиновых трубочек, которые ветвятся и образуют многочисленные мелкие пучки ("nodules", по Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009) в нижней части поверхностного слоя. По направлению вверх трубочки становятся более тонкими и редкими, открываясь на поверхности перфорациями малого диаметра. Ткань среднего слоя плотная и относительно однородная, типичные полости остеоцитов в ней не были обнаружены. Следы структур базального слоя хорошо видны на шлифах (там же, фиг. 3G), слоистость возникает как результат расположения удлиненных и уплощенных полостей в плоскости параллельной вентральной поверхности щита. Структура базального слоя вентральной стороны щита *T. kossovoii.*

Наружный скелет относительно хорошо представленного в коллекциях Палеонтологического института РАН *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854 неоднократно привлекал внимание исследователей. В первых работах (Eichwald, 1854; Rohon, 1892, 1896) он описан лишь схематично. Изображение вертикального среза экзоскелета этого вида, с хорошо развитым слоем клеточной костной ткани, приведено в работе А.П. Быстрова (Быстров, 1955), на рисунке щлифа которого хорошо видно, что полости остеоцитов имеют типичную форму и образуют многочисленные анастомозы. Более детальное описание экзоскелета этого вида дали Стенше (Stensiö, 1927) и Денисон (Denison, 1951b). Проведенные нами исследования наружного скелета *Thyestes verrucosus* в световом и электронном микроскопах позволили уточнить многие детали его строения, дать подробное описание наружных и внутренних структур его экзоскелета и реконструировать скульптуру дорсальной стороны щита этого вида (Афанасьева, 1985а, 6; 1986, 1991, 2004; Afanassieva,

1995, 2014). Недавние исследования на новом, в том числе, фрагментарном материале, позволили дополнить данные по морфологии экзоскелета *Thyestes*, прежде всего по топографической изменчивости элементов скульптуры головного и туловищного отделов панциря (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Головотуловищный щит Thyestes verrucosus относительно длинный, в основной части консолидированный, в задней части интерзональной составляющей включает несколько более или менее сросшихся сегментов. Экзоскелет развит, все три характерные слоя в нем представлены, однако относительно тонкий и сложен в основном средним слоем (табл. Х). Щит и туловищные чешуи покрыты многочисленными разноразмерными бугорками. Полигональная модель (следы первичной тессерированности) определяется в распределении внешних (бугорки) и внутренних (радиальные каналы) структур. Нами установлен факт присутствия большого количества разноразмерных заостренных бугорков на поверхности дорсальной стороны щита Thyestes (Афанасьева, 1985б, табл. VI, фиг. 1, 2; 1991, табл. XII, фиг. 1, 2). Обнаружение сохранившихся дентиновых кончиков бугорков (крупный бугорок: табл. III, фиг. 1) на панцирях *T. verrucosus* позволило реконструировать внешний вид дорсальной стороны щита у этого вида (рис. 5; Афанасьева, 1985б, рис. 1; 1991, рис. 3). В его скульптуре нами выделены три типа бугорков: упорядоченные в продольных рядах крупные бугорки (диаметр основания около 1 мм), разделяющие их средние (около 0,3 мм) и многочисленные мелкие (0,04-0,13 мм) ребристые бугорки (Афанасьева, 1985а, б; 1991, табл. VI, фиг. 1-3, ВТ, МТ, ST). Поверхностный слой развит только в апикальной части бугорков. У крупных бугорков вершины слегка загнуты назад по продольной оси тела (Афанасьева, 1985б, табл. VI, фиг. 1). У бугорков средней величины тонкие и длинные (относительно основания бугорка) кончики располагаются перпендикулярно к поверхности тела (там же, табл. VI, фиг. 2). Несмотря на то, что в коллекции имеется единственный экземпляр с двумя полностью сохранившимися бугорками средних размеров (экз. ПИН 1628/32), можно предположить, что характеристики апикальной части бугорков этого типа (наличие дентинового кончика, его длина, угол наклона и т. п.) могли варьировать на разных участках панциря (Афанасьева, 1985б). Обнаружение мелкофрагментарных остатков экзоскелета, отнесенных нами к этому виду, с разнонаправленными бугорками подтверждает это предположение (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 30).

Наружный скелет *T. verrucosus* сложен в основном губчатой костной тканью среднего слоя. Полости остеоцитов этого слоя имеют типичную неправильную форму, относительно



Рис. 5. Реконструкция дорсальной стороны головотуловищного щита *Thyestes verru*cosus Eichwld, 1854 (Афанасьева, 1985б, с изменениями).

крупные размеры (5-12 мкм), они более многочисленные, чем у *Tremataspis* (Афанасьева, 1991, табл. VI, фиг. 4, OST). Костная ткань разрыхлена во внутренней части бугорков и уплотняется к наружной поверхности экзоскелета. В ткани бугорков имеется большое число разноразмерных полостей и каналов с относительно неплотными стенками.

На скатах крупных и средних бугорков и на уплощенной поверхности *T. verrucosus* расположены многочисленные мелкие отверстия диаметром 3-5 мкм, размещенные в виде поровых полей (Афанасьева, 1991, табл. VI, фиг. 5, PS, MP). Эти отверстия представляют собой выходы микроканалов, имеющих различную длину (1,5-10 мкм) и сообщающихся с полостями и каналами сплетений в бугорках и нижележащих частях экзоскелета (Афанасьева, 1985б, фиг. 2a). Впервые подобные поровые поля (буквально - решетчатые таблички, "Siebplatten", по Гроссу) были обнаружены у видов этого рода (*T. verrucosus, T.* sp.) Гроссом (Gross, 1968b). У *T. verrucosus* сосудистое сплетение, определяемое как верхнее, присутствует лишь в относительно крупных бугорках с развитым поверхностным слоем. Более глубоко размещенные каналы и полости занимают обычное положение, характерное для нижнего сосудистого сплетения, т. е. находятся в части среднего слоя, граничащей с базальным.

Нами установлено, что в заднебоковых частях дорсального щита некоторых исследованных образцов *T. verrucosus* (ПИН, № 1628/31) присутствуют открытые сверху каналы, размещенные по радиальному типу, и относящиеся, вероятно, к нижнему сосудистому сплетению (Афанасьева, 1991, табл. VI, фиг. 6, RC). Подобные каналы, сходные с радиальными каналами других остеостраков, размещены вокруг бугорков различных размеров и имеют диаметр около 30 мкм. На основании сравнения строения экзоскелета различных образцов, мы пришли к заключению, что экземпляры *T. verrucosus* с открытыми поверхностно радиальными каналами представляют собой находящиеся на более ранней онтогенетической стадии особи, экзоскелет которых еще не завершил своего формирования. Следовательно, для последующей стадии развития характерно замыкание каналов в их верхней части, так что на поверхности экзоскелета остаются лишь микроотверстия поровых полей (Афанасьева, 1991, табл. VII, фиг. 1, MP).

Вследствие относительно слабого развития поверхностного и верхней части среднего слоев экзоскелета, у *T. verrucosus* не обнаружены линейные или полигональные каналы сенсорной системы, характерные для твердых покровов *Tremataspis* или *Dartmuthia*. Мы поддерживаем предположение Стенше (Stensiö, 1927, 1932) и Денисона (Denison,

1951b) о том, что такие каналы, как и большая часть верхнего сосудистого сплетения, типичные для остеостраков, могли быть расположены в мягких тканях, покрывающих панцирь сверху. Вместе с тем, в отличие от Стенше, отрицающего присутствие какихлибо следов полигональных каналов в экзоскелете Thyestes verrucosus (Stensiö, 1927, с. 37, с. 40), мы полагаем, что такие свидетельства безусловно имеются. Так, на расположение каналов боковой линии указывают парные бугорки (табл. III, фиг. 2), размещенные вдоль нее (Афанасьева, 1991, табл. VI, фиг. 6; табл. VII, фиг. 2, SET), что подтверждает наблюдения других авторов (Robertson, 1940; Ørvig, 1972). Рисунок, образованный этими бугорками, чрезвычайно сходен с расположением основных сенсорных линий у других трематаспидоидных остеостраков (инфраорбитальные, посторбитальные, поперечные линии, главная боковая линия). Положение «сенсорных» желобков (у основания бугорков) относительно базального слоя экзоскелета и их ширина не противоречат гипотезе Стенше. Кроме того, в пользу присутствия хорошо развитой сенсорной системы свидетельствует обилие поровых полей, соответствующих перфорированным септам полигональных каналов у вышеописанных видов. Регулярное расположение поровых полей (Афанасьева, 1991, табл. VI, фиг. 1, 3, 5: PS) на поверхности многих частей экзоскелета указывает на возможное присутствие разветвленной сети сенсорных каналов (желобков) или сенсорных ямок в мягких покровах *Thyestes*.

Базальный слой *Thyestes verrucosus* имеет типичное ламинарное строение, развит незначительно, однако составляет существенную часть толщины экзоскелета, прежде всего в его участках, расположенных между бугорками. По данным Денисона (Denison, 1951b), подтвержденным позднее на мелкофрагментарном материале (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 28K), этот слой у *Thyestes* может вмещать большое количество крупных базальных полостей, при этом наиболее крупные полости, как видно на исследованном нами шлифе GIT 502-68 (там же, фиг. 31А), могут быть расположены под относительно крупными бугорками.

Строение экзоскелета *Procephalaspis oeselensis* (Robertson, 1939) впервые исследовано Денисоном (Denison, 1951b), позднее Жанвье (Janvier, 1985c), на головных щитах хорошей сохранности из коллекций Американского музея естественной истории (AMNH). Нами исследованы образцы из указанного музея и Музея геологии Тартуского университета (TUG), а также микрофрагментарный материал, полученный при растворении породы из вмещающих отложений о. Сааремаа (Афанасьева, 1991; Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Головной щит *Procephalaspis oeselensis* умеренной длины, консолидированный. Экзоскелет хорошо развит, в нем представлены все три слоя, однако поверхностный слой представлен только в бугорках (табл. XI). На поверхности наружного скелета размещены многочисленные удлиненные бугорки с округлой вершиной, в верхней части которых развит поверхностный слой. Более крупные из них размещены в центре каждого полигонального поля, образованного относительно широкими бороздками (Janvier, 1985с, фиг. 3, 4). На боковых краях щита, рогах и вентральной стороне щита бугорки более удлиненные и располагаются теснее.

По данным Денисона (Denison, 1951b), поверхностный слой в экзоскелете Р. oeselensis представлен лишь в относительно крупных бугорках, вершины которых почти бесструктурны и пронизаны небольшим количеством трубочек. Подобная плотная ткань, размещенная над большей частью верхних сосудистых каналов, по мнению Денисона, представляет собой часть поверхностного слоя и является модификацией остеодентина (Denison, 1951b, с. 211). Эмалеподобный слой ни на одном из срезов обнаружен не был. По нашим данным, полученным на основании изучения нового материала, мезодентин типичного строения представлен в поверхностном слое бугорков крупных и средних размеров (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 35B, D, E). В ткани мезодентина хорошо развита сеть тонких дентиновых канальцев с редкими полостями одонтоцитов. Средний слой слагает значительную часть экзоскелета, пронизан разноразмерными каналами. Верхнее сосудистое сплетение присутствует лишь в крупных бугорках. Под бугорками располагаются большие синусы, к которым от базального слоя поднимаются восходящие сосудистые каналы. Каналы нижнего сосудистого сплетения, сообщающиеся с синусами, расходятся горизонтально от бугорков и подходят снизу к бороздкам, разделяющим бугорки. Таким образом, нижнее сосудистое сплетение *P. oeselensis* имеет радиальный тип строения, характерный для многих остеостраков.

На поверхности щита *P. oeselensis* между разноразмерными бугорками располагаются желобки, которые, судя по их положению в твердых тканях покровов, могли вмещать сенсорные каналы. Среди них можно различить как циркумареальные, так и интраареальные борозды. Первые сформированы большими желобками, образующими полигоны вокруг бугорковых полей ("tubercle areas", по Денисону: Denison, 1951b). Интраареальные каналы могли размещаться в более узких желобках между разноразмерными бугорками, расположенными вокруг крупных, внутри каждого полигона. Борозды боковой линии у

P. oeselensis, как и у предыдущих видов, образуют характерный рисунок и отличаются от циркумареальных борозд своим линейным расположением. По данным Денисона (Denison, 1951a) в экзоскелете у этого вида имеются инфраорбитальная, посторбитальная, супратемпоральная основные сенсорные линии. Базальный слой имеет характерное ламинарное строение, вмещает базальные камеры среднего размера, по наблюдениям Денисона относительно слабо развит (Denison, 1951b). В этой связи следует отметить, что нами описаны мелкофрагментарные образцы панцирей, отнесенные к *P. oeselensis*, с хорошо развитым базальным слоем экзоскелета, вмещающим камеры средних и крупных размеров (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 35A).

В отличие от большинства вышеописанных видов к настоящему времени известно сравнительно небольшое количество ископаемых остатков *Witaaspis schrenkii* (Pander, 1856), основная часть которых хранится в коллекциях Палеонтологического института РАН. Его экзоскелет был схематично описан до нас лишь Денисоном (Denison, 1951b) на основе материала из коллекции Пэттена (AMNH). Описание наружного скелета *W. schrenkii*, данное Жанвье в монографии по тиестидным остеостракам (Janvier, 1985с, с. 19-20), нельзя считать удачным, поскольку этот автор допустил ряд неточностей в интерпретации деталей его строения (там же, фиг. 8).

Исследование экзоскелета *W. schrenkii* образцов из коллекций ПИН РАН в световом микроскопе и в СЭМ, проведенное нами, позволило дать подробное описание его внешних и внутренних структур (Афанасьева, 1986, 1991, 2004; Afanassieva, 1995б) Дополнительное исследование материалов из коллекции Пэттена АМNH и сравнение их с материалами коллекций ПИН РАН позволило нам уточнить некоторые детали строения этого вида, а также выделить неотип ПИН 3256/521 (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Поверхность головного щита *W. schrenkii* (табл. XII) покрыта большим количеством очень мелких (60-120 мкм) пологих бугорков, разделенных бороздами (шириной 50-80 мкм) на полигональные поля (Афанасьева, 1991, табл. VII, фиг. 3; табл. XII, фиг. 3, 4). Полигоны малого размера (около 0,6 мм), имеют 4-6 сторон. Скульптура щита относительно монотонна. Бугорки *Witaaspis*, имеющие округлую вершину, несколько сходны с таковыми *Saaremaaspis*, однако отличаются от них пологими скатами и наличием множества отверстий на поверхности. Поверхностный слой практически полностью отсутствует в экзоскелете Witaaspis. Предположительно, он может быть развит в относительно более крупных блестящих бугорках, расположенных по краю щита, а также в центральных бугорках полигонов в

задней части интерзональной составляющей щита. Экзоскелет сложен в основном костной тканью среднего слоя. Эта ткань, слагающая бугорки *Witaaspis*, очень сильно разрыхлена. На исследованном нами материале (там же, табл. VII, фиг. 4-6), костная ткань несколько уплотняется к наружным скатам бугорков, так что бугорки имеют относительно тонкие (около 10 мкм) и довольно плотные стенки, прободенные разноразмерными отверстиями диаметром 2-11 мкм. Часто костная ткань еще более разрыхляется к вершине бугорка, его стенки истончаются, так что верхняя часть бугорка представляет собой переплетение костных балок в виде ажурной сети (Афанасьева, 1991, табл. VII, фиг. 5, 6). Следует отметить, что наряду с бугорками подобного типа обнаружены бугорки с более плотными скатами, лишь кое-где прободенными отверстиями. Наличие относительно крупных камер под каждым бугорком, обилие разноразмерных полостей в костной ткани экзоскелета затрудняют идентификацию сосудистых каналов. Можно утверждать, что сплетение сосудов располагалось в камерах и полостях бугорков и сообщалось с сосудами мягких тканей, размещенных как на поверхности экзоскелета, так и под ним. Следует подчеркнуть, что в экзоскелете *W. schrenkii* нами не обнаружено никаких структур, напоминающих перфорированные перегородки или поровые поля. Мы полагаем, что отсутствие указанных структур может быть объяснено слабой минерализацией сравнительно тонкого экзоскелета у этого таксона.

Положение борозд, разбивающих поверхность щита *Witaaspis* на полигональные поля, относительно базального слоя, их ширина, а также непосредственная связь с основными бороздами боковой линии позволили предположить, что они соответствуют каналам, определяемым как цикрумареальные у некоторых других видов остеостраков (Denison, 1951b; Афанасьева, 1986). Это предположение подтверждается наличием относительно крупных примордиальных бугорков в середине каждого полигона в задней части интерзональной составляющей щита и на примыкающих к ней туловищных тессерах на неотипе (Афанасьева, 1991, табл. XIII, фиг. 2; 2004, табл. VIII, фиг. 1; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 36E), что позволяет гомологизировать каждый полигон в экзоскелете *Witaaspis* schrenkii с тессерой. Борозды боковой линии, образующей у этого вида рисунок, сходный стаковым у других эстонских остеостраков, отличается от циркумареальных борозд лишь большей шириной (около 90 мкм) и линейным расположением. Как предположил Денисон (Denison, 1951b), между бугорками внутри каждого полигона могла располагаться сеть узких интраареальных каналов. С нашей точки зрения (Афанасьева, 1986), этому

предположению не противоречат положение бороздок относительно циркумареальных борозд и их ширина (около 20 мкм).

Базальный слой у *Witaaspis* имеет типичное для изопедина ламинарное строение, однако на исследованных нами образцах (Афанасьева, 1986, 1991, 2004) практически не развит. Исследование доступного материала из АМNH подтвердило слабое развитие базального слоя у этого таксона (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Исследование тонкого строения твердых покровов костнопанцирных бесчелюстных на головотуловищных щитах хорошей сохранности у разных видов остеостраков позволило сравнить разноразмерный материал и учредить несколько таксонов, выделенных по мелкофрагментарным остаткам экзоскелета. Впервые в истории изучения остеостраков новый род Septaspis, с типовым видом S. pectinata, был выделен нами в 2000 году на основании изучения относительно мелкого фрагмента экзоскелета (0,5 х 0,5 мм) из силурийских отложений архипелага Северная Земля и отнесен к группе трематаспидных остеостраков (Afanassieva, 2000a). На поверхности экзоскелета Septaspis (табл. XIII, фиг. 5-7) расположены продольные валики (гребни), состоящие из тесно слившихся бугорков с загнутыми кзади вершинами. Экзоскелет очень хорошо развит, в нем представлены все три слоя, в основном он сложен относительно плотным средним слоем. Поскольку таксон был выделен по мелкофрагментарному остатку, форма головотуловищного щита и степень его консолидации не известны. Неправильная форма фрагмента с округлыми краями позволяет предположить, что это изолированная чешуя или ее крупный фрагмент (табл. XII, фиг. 5). Два относительно крупных гребня шириной около 200 мкм проходят вдоль нее. Расстояние между ними составляет около 60-100 мкм между основаниями гребней и около 300 мкм между их вершинами. Бугорки (одонтоды), составляющие их, приблизительно одного размера, имеют широкое основание и резко сужаются к вершине. Вершина каждого бугорка загнута назад (в каудальном направлении) и тесно прилегает к следующему за ним бугорку. Слившиеся бугорки образуют фестончатый гребень, его очертания при малых увеличениях воспринимаются глазом как ребристый узор «елочка» или «гребешок». На средней-верхней частях каждого бугорка размещены узкие продольные валики шириной около 5 мкм, образующие характерный микрорельеф (микроребристость). Следует отметить, что вершины бугорков краевого гребня (табл. XII, фиг. 5, Афанасьева, 2004, табл. VIII, фиг. 5) слились в апикально сглаженную, единую поверхность, что, с нашей точки зрения, свидетельствует о расположении этого гребня на панцире в месте приложения

большей нагрузки по сравнению с соседним гребнем, у которого слияние бугорков менее выражено. Боковые выступы гребня, расположенного ближе к центру чешуи, более широкие и сглаженные (табл. XII, фиг. 6). Боковые выступы краевого гребня более узкие и четко очерченные. Склоны бугорков сложены относительно плотной тканью. Дно широкого желобка, расположенного между гребнями, сложено более рыхлой тканью. На поверхности дна имеются многочисленные отверстия диаметром 10-20 мкм. Многие отверстия прикрыты перфорированными септами, которые закрывают устья каналов, открывающихся между гребнями (табл. XII, фиг. 7). Септа относительно тонкая, ее толщина составляет около 2,5 мкм. Микроотверстия септы круглой или овальной формы распределены в ней относительно равномерно. Величина микроотверстий значительно варьирует (2-4 мкм). Именно присутствие четко идентифицируемых перфорированных септ позволило нам отнести этот таксон к подотряду Tremataspidoidei (Afanassieva, 2000а). Бугорки сложены относительно плотной костной тканью, в которой на сломе просматривается множество мелких полостей. Таким образом, средний слой у этой формы хорошо развит и составляет основную массу экзоскелета. По направлению к вершине бугорка ткань еще более уплотняется, формируя хорошо развитый поверхностный слой. Базальный слой также хорошо развит и формирует значительную часть экзоскелета. В этом слое присутствуют базальные камеры, некоторые из которых открываются с внутренней стороны экзоскелета.

Приведенные ниже данные по экзоскелету недавно учрежденных родов остеостраков *Eldaaspis, Tahulaspis, Meelaidaspis* и *Ohesaareaspis* (Märss, Afanassieva, Blom, 2014) получены на основании изучения мелкофрагментарного материала из силурийских отложений о. Сааремаа.

Поверхность щита у *Eldaaspis miklii* Märss, Afanassieva, Blom покрыта многочисленными ребристыми бугорками разного размера, распределенными относительно равномерно (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Бугорки размещены более или менее тесно, обычно имеют звездообразную форму, их вершины заострены. Экзоскелет очень хорошо развит (табл. XIII) слагающие его слои могут достигать значительной толщины, большая часть экзоскелета сложена относительно плотной костной тканью среднего слоя и ламинарным базальным слоем. Поскольку таксон был выделен по мелкофрагментарным остаткам, форма головотуловищного щита и степень его консолидации не известны. Вместе с тем, изучение имеющегося фрагментарного материала позволяет предположить, что на щите *Eldaaspis* могли присутствовать сросшиеся тессеры (пример сросшихся пластин:

Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 41В). Поверхностный слой представлен в вершинах бугорков, степень его развития зависит от величины бугорка. На исследованном нами шлифе (там же, фиг. 42) в бугорке в относительно плотной ткани мезодентина присутствует сеть канальцев, полости одонтоцитов сравнительно малочисленны. Средний слой хорошо развит, типичного строения, полости остеоцитов имеют размеры 3-5 мкм, характерной формы или овальные. В среднем слое представлена развитая канальная система. На шлифе хорошо идентифицируется перфорированная септа, закрывающая отверстие канала этой системы, открывающихся на поверхности щита между бугорками. Базальный слой имеет характерное строение, очень хорошо развит, на некоторых образцах может достигать значительной толщины (на исследованном шлифе достигает толщины более 150 мкм). Многочисленные поровые поля расположены между бугорками. Радиальной модели в их размещении не отмечено, однако на исследованном материале видно, что поровые поля размещены вокруг относительно крупных звездообразных бугорков. Кроме того, на исследованном шлифе часть каналов нижнего сосудистого сплетения расположена в горизонтальной плоскости, что, с нашей точки зрения, позволяет гомологизировать их с радиальными каналами. Однако, для подтверждения этого предположения требуются дополнительные исследования. Следует особо отметить, что на поверхности экзоскелета *Eldaaspis* в основаниях бугорков и на их склонах обнаружена хорошо сохранившаяся тонкая скульптура в виде сотовидных элементов, переходящая выше в тонкую ребристость (там же, фиг. 41L).

Поверхность экзоскелета у видов рода *Tahulaspis* Märss, Afanassieva, Blom покрыта валиками, удлиненными бугорками или сглажена и пронизана многочисленными порами (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Так как таксон был выделен по мелкофрагментарным остаткам, форма щита и степень его консолидации не известны, однако присутствие относительно крупных фрагментов со сглаженной поверхностью, прободенной порами, может свидетельствовать о наличие консолидированных участков в экзоскелете. Тессерированные элементы в наружном скелете нами не обнаружены. Экзоскелете относительно тонкий, в нем представлены все три слоя, однако степень их развития различна (табл. XIV). Поверхностный слой, представленный типичным мезодентином, хорошо развит в валиках крупного и среднего размера первой генерации дентина. Полости одонтоцитов многочисленны, сеть связывающих их дентиновых трубочек сильно развита ((Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 39D). Последующая генерация дентина покрывает

валики сплошным слоем, при этом поверхность пронизана порами диаметром 10-30 мкм, упорядоченными линейно (*T. ordinata*) или иррегулярно расположенными (*T. praevia*). Поверхностный слой этой генерации дентина прозрачный и плотный, на сделанных нами шлифах дентиновые трубочки слабо идентифицируются (там же, фиг. 39В, Н). Средний слой развит, полости остеоцитов костной ткани имеют типичную форму и размеры. В среднем слое хорошо развито нижнее сосудистое сплетение. Сосудистые каналы шириной 10-20 мкм во многих местах соединены друг с другом более узкими каналами. На некоторых фрагментах экзоскелета (там же, фиг. 37N, О) через наружные поры поверхностного слоя хорошо видны перфорированные септы среднего слоя. На шлифе фрагмента экзоскелета с относительно крупными валиками (там же, фиг. 39D) перфорированная септа закрывает отверстие канала, открывающегося в основании валика. Базальный слой выраженно слоистый, может достигать значительной толщины у зрелых чешуй (до 300 мкм). Базальные камеры и каналы часто многочисленны, на исследованных шлифах их стенки уплотнены или имеют обрывистые края, что свидетельствует о процессах резорбции в базальном слое.

На поверхности экзоскелета у Meelaidaspis gennadii Märss, Afanassieva, Blom размещены многочисленные очень тесно размещенные бугорки или валики разнообразной формы и размера (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Поскольку таксон был выделен по мелкофрагментарным остаткам, форма головотуловищного щита и степень его консолидации не известны. Вместе с тем, существующий ритм (орнамент) в распределении и форме многочисленных тесно размещенных бугорков и разделяющие их относительно более глубокие желобки на фрагменте экзоскелета (там же, фиг. 43Е) позволяют определить, что в головотуловищном щите *M. gennadii* присутствуют сросшиеся тессеры (внешне наблюдаемая очень слабая тессерированность). Экзоскелет хорошо развит, сложен тремя слоями (табл. XV). Поверхностный слой представлен в бугорках и валиках, форма которых изменяется от простой овальной до сложной звездчато-удлиненной. Поверхность бугорков может быть гладкой или она несет тонкие валики микроскульптуры. Между относительно крупных бугорков размещены более мелкие бугорки и валики. Иногда бугорки сходных размеров четко различаются типом микроскульптуры на поверхности. Например, бугорки со сглаженной поверхностью разделены бугорками на которых имеется тонкая исчерченность (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 43М). Данный феномен может быть объяснен принадлежностью бугорков к разным генерациям дентина. Гистологические данные подтверждают, что в экзоскелете *M. gennadii* существуют элементы скульптуры
разного возраста (там же, фиг. 45А, С). В основаниях бугорков имеются камеры или каналы, определяемые как пульпарные, от которых поднимаются вверх дентиновые трубочки. Ткань мезодентина плотная с редкими полостями одонтоцитов, сеть канальцев хорошо развита. В среднем слое обнаружены поровые поля, размещенные между бугорками на поверхности экзоскелета. Гистологические данные подтверждают наличие перфорированных септ, закрывающих отверстия каналов, открывающихся между бугорками (там же, фиг. 45Е, F). Нами предположено, что каналы сенсорной системы могли располагаться между бугорками на поверхности экзоскелета. Сеть сосудистых каналов среднего слоя хорошо развита, диаметр каналов составляет 10-20 мкм в нижней части среднего слоя и менее чем 10 мкм в его верхней части. Каналы нижней части среднего слоя располагаются в плоскости параллельной поверхности, что позволяет, с нашей точки зрения, гомологизировать их с радиальными каналами, однако никакой радиальной модели на поверхности экзоскелета у исследованных фрагментов панциря не просматривается. Стенки сосудистых каналов на исследованных шлифах плотные и гладкие. Базальный слой Meelaidaspis типичного строения, хорошо развит, достигает значительной толщины в зрелых чешуях. У разных фрагментов экзоскелета *M. gennadii* базальные камеры могут иметь крупные размеры или практически полностью отсутствовать, обрывистые края волокон в базальных камерах указывают на возможную резорбцию в этом слое экзоскелета.

Следует особо отметить, что к этому виду нами также отнесен впервые обнаруженный и описанный фрагмент экзоскелета, идентифицированный как супраоральная пластинка (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 44A, B). Для него характерен сильно заостренный передний край, состоящий из уплощенных слившихся бугорков, удлиненные бугорки на поверхности фрагмента распределены упорядоченным образом, образуя концентрические линии. Обнаружение данного фрагмента наружного скелета *Meelaidaspis gennadii* существенно расширяет наши знания о строении элементов экзоскелета и топографической изменчивости скульптуры твердых покровов трематаспидных остеостраков в частности, и костнопанцирных бесчелюстных в целом (табл. XV).

На поверхности экзоскелета у *Ohesaareaspis ponticulata* Märss, Afanassieva, Blom размещены относительно крупные утолщенные бугорки и валики различной длины, которые часто соединены друг с другом короткими мостиками (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 46, 47). Указанные элементы скульптуры расположены не тесно, имеют сглаженную поверхность, их задние части могут быть заострены. Поскольку таксон

был выделен по мелкофрагментарным остаткам, форма головотуловищного щита и степень его консолидации не известны. Однако утолщение скульптурных элементов или субпараллельное расположение длинных валиков на некоторых исследованных фрагментах (там же, фиг. 46C, D, L) может свидетельствовать об их размещении вдоль ребер жесткости (например, по краю щита). Экзоскелет Ohesaareaspis очень хорошо развит, утолщен, в нем представлены три слоя, характерные для остеостраков (табл. XVI). Все слагающие его слои могут достигать значительной толщины (более 200 мкм на исследованных нами шлифах). Поверхностный слой представлен в бугорках и валиках, имеющих широкие основания и округлые вершины, сложенные мезодентином. Сеть дентиновых трубочек очень хорошо развита, полости одонтоцитов относительно редки в приповерхностных частях бугорков и валиков, в более глубоких частях этих элементов мезодентин имеет типичное строение (там же, фиг. 46F). Средний слой сложен клеточной костной тканью, полости костных клеток многочисленные, типичной неправильной формы, размером до 10 мкм. В среднем слое размещены многочисленные каналы сосудистых сплетений различного диаметра, сообщающиеся друг с другом и открывающиеся на поверхности экзоскелета между бугорками или валиками. На исследованных шлифах поровые поля или перфорированные септы, закрывающие отверстия каналов, не обнаружены. Костная ткань среднего слоя может иметь относительно равномерное распределение или может образовывать остеоноподобные структуры вокруг каналов среднего слоя (там же, фиг. 46В). Базальный слой хорошо развит у зрелых чешуй, иногда вмещает разноразмерные базальные камеры, обычно размещенные в его верхней части.

Экзоскелет представителей другой крупной группы костнопанцирных бесчелюстных позвоночных — собственно цефаласпидных остеостраков (цефаласпиды), выделенных нами в подотряд **Cephalaspidoidei** (Афанасьева, 1991) отряда **Cephalaspidiformes** (среди них впервые описанный Л. Агассицем британский остеострак *Cephalaspis lyelli* Agassiz, 1835), изучен очень слабо. Это объясняется спецификой сохранности остеостраков из Европы (Великобритания, Украина: Подолия), при которой редко сохраняются тонкие структуры наружного скелета. Среди известной литературы нам удалось обнаружить редкие данные по строению экзоскелета остеостраков ныне отнесенных к этой группе, а именно, *Mimetaspis hoeli* (Stensiö, 1927) и *Pattenaspis whitei* (Stensiö, 1932) из нижнедевонских отложений Норвегии (Шпицберген) и Великобритании соответственно. Первоначально эти формы были отнесены к роду *Cephalaspis* (Stensiö 1927, 1932). Стенше (Stensiö, 1932) отметил

несовершенную сохранность экзоскелета исследованных образцов, принадлежащих к этим видам, и указал, что для них характерен непрерывный поверхностный слой, пронизанный многочисленными порами полигональной (слизевой, по Стенше) канальной системы, а также развитые интер- и интраареальные каналы, включенные в толщу экзоскелета. На представленных горизонтальных и вертикальном шлифах экзоскелета Mimetaspis hoeli (Stensiö 1927, табл. 67, фиг. 2, табл. 68, фиг. 1-3) хорошо идентифицируется значительное развитие всех слоев в утолщенном вентральном крае щита. Стенше отметил присутствие радиальных каналов и отходящих от них наружных ответвлений в экзоскелете данного вида. У Pattenaspis whitei на поверхности щита, покрытого непрерывным поверхностным слоем, могут присутствовать мелкие округлые бугорки, представляющие собой утолщение поверхностного слоя (Stensiö, 1932). Бугорки расположены на полигонах, центральный бугорок иногда крупнее остальных, полигоны крупные относительно абсолютных размеров щита. Мы должны отметить важную особенность строения — указанные полигоны не просматриваются на неповрежденной поверхности панциря, что свидетельствует о значительном развитие поверхностного слоя экзоскелета у данного таксона. Система полигональных каналов хорошо развита и образует однородное тонкоячеистое сплетение ("uniform fine-meshed plexus", по Stensiö, 1932) так, что сложно различить собственно интра-и интерареальные каналы. Таким образом, сравнивая строение твердых покровов указанных видов с другими, ныне изученными, можно заключить, что экзоскелет Mimetaspis hoeli и Pattenaspis whitei был очень хорошо развит и консолидирован.

Другим важным свидетельством о строении наружного скелета остеостраков рода *Pattenaspis*, являются материалы по остаткам головотуловищных щитов *P. bardenheueri* и *P. woschmidti* Friman, 1986 из более поздних отложений нижнего девона (верхнего лохкова) Рейнской области (Rhineland, Zweifall) Германии. В описаниях этих видов, приведенных Фриманом и Жанвье (Friman, Janvier, 1986), указано, что скульптура и гистологическое строение их экзоскелета сходны. Для скульптуры характерны иррегулярные мелкие бугорки на дорсальной стороне щита и удлиненные складки на корнуальных выростах (рогах). Бугорки экзоскелета сложены мезодентином, при этом слой энамелоида всегда отсутствует (Friman, Janvier, 1986, фиг. 6). Диаметр дентиновых трубочек составляет 2-4 мкм, полости одонтоцитов хорошо идентифицируются. Авторы описаний указали, что на изученном материале в каждом бугорке всегда имеется одна большая пульпарная полость, однако на приведенном рисунке (там же, фиг. 6B-C) хорошо видно присутствие нескольких

сосудистых полостей внутри большинства изображенных бугорков. Губчатый средний слой и ламинарный базальный слой хорошо развиты, полости остеоцитов в них четко просматриваются, при этом в базальном слое они удлиненные. Экзоскелет консолидирован, вместе с тем на вентральной стороне щита у *P. woschmidti с*охранились следы слабой тессерированности по краю орало-бранхиальной камеры (там же, фиг. 7).

Приведенные данные показывают, что наружный скелет собственно цефаласпид был очень хорошо развит и консолидирован, поверхностно сглажен или покрыт мелкими бугорками. В нем представлены все три слоя, при этом твердые покровы могли быть укреплены хорошо развитой тканью мезодентина в поверхностном слое и развитыми тканями губчатого среднего и ламинарного базального слоев.

Длямногихкостнопанцирных, принадлежащих кдругой крупной группеостеостраков, объединенных нами в подотряд Scolenaspidoidei (Афанасьева, 1991), характерен экзоскелет, имеющий относительно простое строение. Для сколенаспидоидных остеостраков типична скульптура, представленная округлыми бугорками генерализованного типа, а также выраженная тессерированность щита с хорошо развитыми радиальными каналами в среднем слое. К сожалению, несовершенная сохранность твердых покровов изученных остеостраков этой группы не позволила сделать описание тонких структур их экзоскелета с помощью современных методик до настоящего времени. Ниже мы приводим описание экзоскелета остеострака рода *Zenaspis* Lankester, 1870, характерного представителя этой подгруппы остеостраков, по материалам, представленным Стенше при описании британских таксонов (Stensiö, 1932).

Проблема идентификации признаков экзоскелета у видов рода Zenaspis связана с несовершенной сохранностью наружных покровов на голотипе типового вида Z. salweyi (Egerton, 1857) и весьма приблизительным их описанием, данным P. Ланкестером почти полтора века назад (Lankester, 1870). В описании Ланкестера указано, что размер и форма бугорков у Z. salweyi может различаться на поверхности разных частей одного щита, однако для щитов большего размера характерны более крупные округлые бугорки (Lankester, 1870, с. 52-55). На изображениях шлифов экзоскелета этого вида, приведенных Ланкестером, хорошо различимы полости костных клеток в среднем слое, развитая система сосудистых каналов в бугорках и радиальные каналы между полигонами (там же, табл. XIV, фиг. 1-5, 7). В последние годы были переописаны некоторые известные виды рода Zenaspis

и выделен новый вид этого рода (Voichyshyn, 2011) из нижнего девона Подолии, однако плохая сохранность экзоскелета остеостраков из этого региона, не позволила дать описание его тонких структур. Мы описываем тонкое строение наружного скелета типового вида *Z. salweyi* из нижнего девона Великобритании на основе материалов по этому виду (фотографий экзоскелета и его шлифов), опубликованных Стенше (Stensiö, 1932).

На поверхности тессерированного щита Z. salweyi размещены разноразмерные бугорки с округлой вершиной (Stensiö, 1932, табл. 32, фиг. 1). Тессеры могут быть слиты из нескольких полигонов, которые имеют малые размеры относительно значительных размеров щита. На каждом полигональном поле размещено от 2 до 14 бугорков. Радиальные каналы хорошо развиты и просматриваются по периферии тессер. Радиальные каналы соединяются с каналами нижнего сосудистого сплетения в основании бугорков в центре полигонов (там же, табл. 58, фиг. 3). На вертикальном шлифе головогрудного щита (там же, табл. 66, фиг. 1) видно, что в экзоскелете развиты все три слоя, однако поверхностный слой представлен только в вершинах бугорков. Многочисленные дентиновые канальцы пронизывают поверхностный слой, образуя многочисленные анастомозы, и соединяются с каналами верхнего сосудистого сплетения в средней части бугорков. Поверхностный слой относительно утолщенный. Радиальные каналы расположены в основании бугорков, хорошо развиты, образуют один-два слоя, сообщаются с сосудистыми каналами, открывающимися на поверхности экзоскелета между бугорками. Твердые ткани, вмещающие радиальные каналы, как и развитый базальный слой, соединяют отдельные полигоны щита. Базальный слой имеет типичное ламинарное строение и составляет значительную часть экзоскелета. На шлифах базального слоя (там же, табл. 66, фиг. 2-3) можно наблюдать явление резорбции волокон стенок вмещающих полостей. Мы полагаем, что ширина и взаимное расположение структур подтверждают предположение Стенше о том, что интерареальные каналы полигональной системы могли быть размещены в углублениях между тессерами, тогда как интраареальные каналы, по-видимому, располагались в мягких тканях между бугорками. Предположение Стенше о том, что в экзоскелете Z. salweyi под подкожным сосудистым сплетением развита система круговых синусов ("sub-cutaneous vascular plexus", "ringsinuces", по Stensiö, 1932, табл. 36, фиг. 1, 2), характерная для этого вида, считается нами ошибочным. Мы полагаем, что круговые структуры (« круговые синусы», по Стенше), принятые этим автором за сосудистые каналы, представляют собой промежутки между полигонами в базальном слое экзоскелета, заполненные плотной породой и обнажившиеся

в результате разрушения окружающих структур экзоскелета и частичного выветривания более рыхлого матрикса.

Тонкое строение наружного скелета остеостраков, объединенных нами в подотряд Benneviaspidoidei (Афанасьева, 1991) отряда Benneviaspidiformes, до настоящего времени было относительно слабо исследовано. Наружный скелет у видов рода *Benneviaspis* был первонаально изучен Стенше на британском материале (Stensiö, 1932), однако, в силу сохранности исследуемых образцов, им было дано лишь общее описание его твердых структур. Позднее Эрвиг в своей статье по девонским позвоночным западного Шпицбергена опубликовал рисованное изображение тангенциального шлифа экзоскелета *B. holtedahli* Stensiö из нижнего девона (диттона, по данным Венгше: Wangsjö, 1952) Шпицбергена (Ørvig, 1969с, фиг. 4А). Мы исследовали строение наружного скелета у *B. zychi* Afanassieva, 1989 описанного нами из отложений хмелевской свиты днестровской серии (нижний прагиен, нижний девон) Подолии, Украина (Афанасьева, 1989, 1991). Полученные материалы позволяют прийти к заключению, что поверхность головотуловищного щита у изученных в этом отношении видов рода *Benneviaspis* сглажена и пронизана многочисленными порами различного диаметра. Экзоскелет умеренной толщины за счет неравномерного развития составляющих его трех слоев. По данным Стенше (Stensiö, 1932) и Эрвига (Ørvig, 1957b, 1969) экзоскелет Benneviaspis относительно слабо развит за счет редукции поверхностного слоя. На представленном Эрвигом шлифе наружного скелета *B. holtedahli* Stensiö, 1927 (нижний девон, Шпицберген, Норвегия), проходящего через среднюю часть рога, основная толщина экзоскелета слагается тканями среднего и базального слоев, в среднем слое представлены радиальные каналы (Ørvig, 1969). Поверхностный слой, по мнению Эрвига, плохо сохранился, однако мы предполагаем, что он был изначально слабо развит. На исследованном нами ядре головотуловищного щита *B. zychi* ПИН № 3592/92 представлены фрагменты экзоскелета и эндоскелета различной степени сохранности. На указанном образце нам удалось обнаружить малые по площади участки экзоскелета, на которых сохранилась неповрежденная поверхность щита. На исследованных фрагментах В. zychi сглаженная блестящая поверхность щита прободена крупными порами разного диаметра, так что поверхностная структура приобретает вид сети (табл. XVIII, фиг. 1). В следствие хрупкости исследуемого материала и малой толщины твердых покровов не удалось сделать шлифы наружного скелета на указанном материале. На сломах экзоскелета, исследованных в СЭМ видна очень плотная структура ткани поверхностной сети, никаких

каналов или полостей клеток не обнаружено. Сделанные наблюдения не позволяют определить принадлежность ткани к определенному типу (дентиноидному или костному), однако высокая плотность ткани, а также гладкая и блестящая поверхность, с нашей точки зрения, косвенно свидетельствуют в пользу дентиноидного типа. При сравнении заметно, что ткань поверхностной сетевидной структуры на исследованном нами фрагменте у В. zychi paзвита сильнее, чем поверхностный слой у B. holtedahli, исследованного Эрвигом (Ørvig, 1969), т.к. слой предполагаемой дентиноидной ткани у *B. zychi* значительно толще. Таким образом, мы полагаем, что у видов рода Benneviaspis редукция поверхностного слоя могла иметь различную степень проявления. Кроме того, можно предположить, что на разных участках панциря *Benneviaspis*, толщина поверхностного слоя могла варьировать. В среднем слое у *B. zychi* хорошо определяются полигоны мелкого размера (0,2-0,4 мм, обычно около 0,3 мм), размещенные по всей площади дорсальной стороны щита. Отдельные тессеры на поверхности экзоскелета не идентифицируются. По данным Стенше (см. диагноз рода *Benneviaspis*: Stensiö, 1932) в экзоскелете видов рода *Benneviaspis* хорошо развиты радиальные каналы. Так, например, эти каналы имеются в задней части интерзональной составляющей щита у некоторых ранних представителей бенневиаспидных остеостраков ("Benneviaspis" lankesteri Stensiö, 1932 и "Benneviaspis" anglica Stensiö, 1932, см. Систематическая часть, Замечания к роду *Benneviaspis*). В монографии по остеостракам Шпицбергена Венгше (Wangsjö, 1952) отметил, что нижний отдел среднего слоя экзоскелета у видов pogoв Benneviaspis, Hoelaspis и Boreaspis Mark-Kurik et Janvier, 1995 очень тонкий за счет слабого развития горизонтальных сосудистых каналов, которые на большей части щита представлены не радиальными каналами, а одним слоем анастомозирующих сосудов, формирующих тонкоячеистую сеть. Наши наблюдения не подтверждают отсутствие радиальных каналов у относительно поздних представителей рода Benneviaspis. Базальный слой экзоскелета у *B. zychi* хорошо развит, мы полагаем, что толщина этого слоя варьировала на разных участках его панциря.

Экзоскелет представителей группы киераспидных остеостраков (отряд **Kiaeraspidiformes**) не был исследован нами непосредственно, т.к. эти относительно редкие костнопанцирные бесчелюстные не представлены в материалах изученных нами коллекций. Для его описания мы использовали данные по остеостракам этой группы, полученные шведскими палеоихтиологами (Stensiö, 1927; Wangsjö, 1952), исследовавшими коллекции киераспидиформных остеостраков из отложений нижнего девона Шпицбергена, Норвегия,

прежде всего, фотографии вертикальных шлифов экзоскелета. Первоначально Стенше, описавший относительно ранний Kiaeraspis auchenaspidoides Stensiö, 1927 из формации Бен Невис серии Ред Бей, отметил несовершенную сохранность его экзоскелета (Stensiö, 1927). Венгше (Wangsjö, 1952) опубликовал уточненную информацию по этому таксону и ввел в диагноз рода *Kiaeraspis* данные по тонкому строению его твердых покровов. Он отметил непрерывность поверхностного слоя, включение в экзоскелет полигональной (слизевой, по Стенше и Венгше: Stensiö, 1927; Wangsjö, 1952) канальной системы и наличие радиальных каналов в его среднем слое. В описании вида K. auchenaspidoides Венгше указал на сглаженную поверхность щита (по крайней мере на его основных частях), однотипную ("uniform") мелкоячеистую сеть канальной системы и наличие радиальных каналов в задней части длинного щита, характерного для этого таксона. Венгше впервые исследовал скульптуру и гистологию наружного скелета более поздних представителей этой группы, а именно, видов Axinaspis whitei, Nectaspis peltata и Acrotomaspis instabilis Wangsjö, 1952 из нижней части формации Kjeldsen (Sigurdf, по Жанвье: Janvier, 1985b), верхней части формации Kjeldsen и формации Lyktan соответственно. На основании представленных им шлифов (Wangsjö, 1952, табл. 116, фиг. 2; табл. 117, фиг. 1; табл. 118) можно охарактеризовать строение экзоскелета у указанных таксонов. Головотуловищный щит у этих остеостраков консолидированный, хорошо развитый. Слои экзоскелета имеют различную степень развития. У Axinaspis u Acrotomaspis поверхностный слой хорошо развит в относительно редких крупных бугорках, размещенных на поверхности щита. Средний слой редуцирован на участках щита между бугорками, однако радиальные каналы развиты очень хорошо, относительно широкие. У Axinaspis узкие трубочки мезодентина образуют многочисленные анастомозы в бугорках и сообщаются с крупными пульпарными полостями (одна — две на представленном шлифе), расположенными в средней-нижней части бугорков (там же, табл. 117, фиг 1). На уровне пульпарных полостей в плоскости параллельной поверхности щита размещены многочисленные каналы, идентифицируемые нами как сосудистые и сенсорные. Относительно узкие каналы, определяемые нами как сосудистые (диаметром около 15 мкм), сообщаются с расположенными ниже радиальными каналами (диаметром около 20 мкм) и открываются отверстиями на поверхности экзоскелета, а именно, на дне каналов/желобков, расположенных между выступами среднего слоя, между бугорками. В некоторых из этих каналов (диаметром около 50 мкм), с нашей точки зрения, могли размещаться сенсорные каналы боковой линии. На представленных шлифах экзоскелета Acrotomaspis хорошо

развитые бугорки вмещают несколько относительно мелких пульпарных полостей (там же, табл. 118, фиг. 1), или более крупные и редкие пульпарные полости (там же, табл. 118, фиг. 2). Венгше отметил непрерывность поверхностного слоя, характерную для всех изученных в этом отношении таксонов группы, и его значительное развитие в относительно крупных (*Acrotomaspis*) или более мелких (*Axinaspis*) бугорках (Wangsjö, 1952). На шлифе наружного скелета *Nectaspis* поверхность щита сглажена, экзоскелет пронизана каналами слизевой (согласно Стенше и Венгше) системы, под которыми залегают радиальные каналы (там же, табл. 118, фиг. 3). Базальный слой очень хорошо развит у всех указанных выше таксонов киераспидных остеостраков, базальные камеры на исследованных шлифах не идентифицируются.

Самые поздние известные остеостраки, обнаруженные в верхнедевонских отложениях лагерштетта Мигуаша (фран, формация Эскуминак, Квебек, Канада), ныне отнесены к родам Levesquaspis Arsenault et Janvier, 1995 и Escuminaspis Ørvig, 1957 (Arsenault, Janvier, 1995). Для них характерно отсутствие латеральных полей (точнее, каких-либо структур, идентифицирующих латеральные поля) на головотуловищном щите. М. Арсено и Ф. Жанвье (Arsenault, Janvier, 1995; Janvier, Arsenault, 1996) дали последнее по времени наиболее полное описание общей морфологии и некоторых деталей строения экзоскелета остеостраков из указанного лагерштетта, хранящихся в американских музеях, и синонимизировали ранее описанные Alaspis rosamundae (Robertson, 1937) и Alaspis macrotuberculata (Ørvig, 1957) с Escuminaspis laticeps (Traquair, 1890). К сожалению, сохранность экзоскелета ископаемых остатков относительно мелкого Levesquaspis не позволяет получить информацию по его тонкому строению. Нами исследованы ископаемые твердые покровы верхнедевонских остеостраков, ныне отнесенные к Escuminaspis laticeps, а именно, образцы MHNM 01-82 (Музей естественной истории Мигуаши, Квебек, Канада) и AMNH 1530 (Американский музей естественной истории, Нью-Йорк, США). Изученный материал хорошей сохранности представляет собой головотуловищные щиты крупных экземпляров Escuminaspis laticeps, наблюдаемые с дорсальной стороны. Для ископаемого материала, отнесенного к указанному роду и виду, характерен большой разброс в абсолютных размерах и относительно слабая оссификация экзо- и эндоскелета, которые, по мнению Эрвига (Ørvig, 1968), вторично редуцированы. Головотуловищный щит *Escuminaspis* широкий, тессерированный. Следует отметить, что тессеры щита разноразмерных экземпляров отделены друг от друга, что может свидетельствовать о продолжавшемся росте экзоскелета (Janvier, Arsenault, 1996).

На полигональных тессерах дорсальной стороны щита *Escuminaspis* расположены крупные округлые бугорки с гладкой вершиной. По данным Жанвье и Арсено (Janvier, Arsenault, 1996) бугорки имеют грибовидную форму, их количество варьирует от 5 до 10 штук на каждой тессере (см. Ørvig, 1968, фиг. 2D). Бугорки на чешуях и отдельные бугорки на туловище и плавниках имеют удлиненную форму, тонкие и заостренные, иногда изогнутые. На экземплярах *Escuminaspis* мелкого и среднего размеров бугорки головотуловищного щита слегка заострены и наклонены кзади, на рогах они крючковидные. По данным М. Бель-Иля, переход между типом скульптуры щита и подвижного туловища (округлые бугорки — тонкие удлиненные шипы: "spines") у *Escuminaspis* отсутствует, лишь некоторые чешуи несут на себе скульптуру обоих типов (Belles-Isles, 1987, неопубл. диссертация, цит. по Janvier, Arsenault, 1996, с. 130). По нашим наблюдениям, на образце МНNM 01-82 (Музей естественной истории Мигуаши, Квебек, Канада) разноразмерные округлые бугорки зарактерны для его интерзональной части.

Верхняя часть бугорков в экзоскелете *Escuminaspis*, по данным Эрвига (Ørvig, 1957а, 1958, 1967, фиг. 21, 22), сложена паллиальным мезодентином, под которым идентифицирован остео-мезодентин, слагающий центральную часть бугорка. Эрвиг отметил также характерную особенность твердых покровов *Alaspis rosamundae* (= *Escuminaspis laticeps*, по Arsenault, Janvier, 1995) — бесклеточную структуру костной ткани его экзоскелета и эндоскелета (Ørvig, 1965, фиг. 1D; 1968, фиг. 1А), которая отличает эту форму от других известных остеостраков и является, по мнению этого автора, продвинутым состоянием.

Нами было проведено гистологическое исследование крупного округлого бугорка с дорсальной стороны головного щита образца МНNМ 01-82 с помощью оптического микроскопа (в том числе, с последовательной обработкой целого бугорка этанолом и канадским бальзамом) и СЭМ. Установлено, что поверхностный слой экзоскелета очень хорошо развит не только апикально, но и по боковым сторонам бугорка, плотный, его толщина на исследованных фрагментах колеблется в пределах 30-50 мкм. Дентиновые трубочки многочисленные, очень тонкие, сильно разветвленные. Их диаметр составляет менее 1 мкм в местах отхождения от сосудистого сплетения, далее по направлению к поверхности они еще более сужаются, сужение происходит постепенно. Расширения дентиновых канальцев, характерные для мезодентина, не идентифицированы, т. е. никаких полостей одонтоцитов на исследованном материале нами не обнаружено. Дентиновые трубочки

отходят от каналов сосудистого сплетения, сильно развитого внутри бугорка. Проведенное нами исследование в световом микроскопе вертикального шлифа фрагмента экзоскелета E. laticeps, показывают значительное развитие сосудистого сплетения в центральной части бугорка у этого вида (табл. XVII, фиг. 2). Сосудистые каналы, пронизывающие центральную часть бугорка, относительно крупные, на исследованных нами участках их диаметр составляет от 10 до 30 мкм, обычно около 20 мкм. По направлению к поверхности, под плотным слоем поверхностного дентина диаметр сосудистых каналов уменьшается. По всей длине сосудистых каналов от них относительно равномерно отходят тонкие сужающиеся к периферии трубочки. На исследованном материале анастомозы канальцев или их расширения, характерные для типичного мезодентина или клеточной костной ткани, не обнаружены, поэтому разделение Эрвигом тканей бугорков на паллиальный мезодентин (плотный наружный слой) и остео-мезодентин (сосудистая центральная часть бугорка) представляется нам обоснованным. Таким образом, современные данные подтверждают, что бугорки сложены тканью двух типов. Подобное строение мезодентина, лишенного расширений клеточных полостей и четко разделенного на две зоны, отличает *Escuminaspis* от более ранних остеостраков.

Таким образом, сравнение полученных данных позволяет установить, что для остеостраков характерна высокая пластичность типичной для них дентиноидной ткани — мезодентина, который может быть представлен как плотной тканью с относительно регулярно расположенными структурами (*Timanaspis, Escuminaspis),* так и разрыхленной тканью с иррегулярно расположенными полостями (*Tremataspis, Dartmuthia*) с практически непрерывным рядом переходных состояний у различных представителей группы.

Следует отметить, что бугорки в скульптуре наружного скелета *Escuminaspis* могут располагаться непосредственно на поверхности слоя, сложенного радиальными каналами, что указывает на слабое развитие типичной костной ткани среднего слоя и подтверждает положение Эрвига о редукции экзоскелета у этой формы. В то же время наши наблюдения не подтверждают того, что сосуды тессер и сосудистые сплетения под тессерами у Escuminaspis анастомозируют в интерарельных промежутках, образуя систему из двух серий каналов (см. реконструкция: Sire, Donoghue, Vickaryous, 2009, фиг. 8F).

Среди костнопанцирных бесчелюстных со сложноорганизованным наружным скелетом, особо выделяются остеостраки из отложений североземельской свиты нижнего

девона (лохков) о. Октябрьской Революции архипелага Северная Земля, относительно недавно учрежденные и описанные нами, а именно, виды родов *Reticulaspis* и *Paraungulaspis* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013 (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, 2013; Афанасьева, 2011, 2014; Afanassieva, 1999).

Первоначально нами было описано тонкое строение фрагментов экзоскелета остеострака *Paraungulaspis arctoa* (Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998), взятых для изучения в СЭМ с целого щита (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998: *Ungulaspis*; 2013: *Paraungulaspis*). При описании голотипа *P. arctoa* (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998; Afanassieva, 1999) было указано, что он 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 P. arctoa, в том числе в СЭМ, нами были взяты мелкие фрагменты экзоскелета, полученные в результате механического препарирования голотипа. На основании полученных данных была сделана реконструкция тонкого строения экзоскелета дорсальной стороны головного щита этого вида (рис. 6*a*; 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, автору данной диссертации была представлена возможность более тщательно исследовать головной щит и чешуи у голотипа *Parangulaspis arctoa*. Дополнительное изучение голотипа позволило установить, что его наружный скелет имеет гораздо более сложное строение (Афанасьева, 2004, 2011; Afanassieva, 2004a, b, 2005, 2011a-c, 2014).

Было установлено, что для *P. arctoa* (табл. XVIII) характерна скульптура генерализованного типа (Афанасьева, 2011, табл. XII, фиг. 1, 2; табл. XVIII, фиг. 1, 2): многочисленные мелкие более или менее удлиненные бугорки на тессерах головного щита и узкие валики на туловищных чешуях (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998; Afanassieva, 1999). Форма бугорков на поверхности экзоскелета меняется с округлой на удлиненную при переходе от головного щита к туловищному отделу. На туловищных чешуях бугорки удлиненной формы могут соединяться анастомозами (Афанасьева, 2004). Удлиненные



Рис. 6. Трехмерная схема строения экзоскелета дорсальной стороны щита *Paraungulaspis arctoa* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998: *a* – стадия развития экзоскелета с генерацией первичных дентиновых бугорков (по: Afanassieva, 1999, с изменениями); *б* – стадия развития экзоскелета со вторичной дентиновой сетью. Обозначения: asc – восходящий сосудистый канал; avc – отверстие сосудистого канала; bc – базальная камера; bl – базальный слой; D₁ – дентин первой генерации; D₂ – дентин последующей генерации; dc – дентиновые канальцы; rad – радиальные каналы; sl – поверхностный слой; t – бугорок на поверхности тессеры; масштаб – 100 мкм (Афанасьева, 2011).

бугорки и валики иногда разветвляются. Исследование в СЭМ показало, что для бугорков характерна тонкая исчерченность поверхности (Afanassieva, 2004b, рис. 1E, F; Афанасьева, 2011, табл. XII, фиг. 3; табл. XVIII, фиг. 2, 3). Бугорки сложены клеточной костной тканью, постепенно переходящей в их верхней части в дентиноидную ткань, пронизанную тонкими канальцами. Между бугорками открываются устья каналов сосудистого сплетения. Поровые поля или перфорированные септы в твердых покровах не обнаружены.

В экзоскелете головного щита *P. arctoa хорошо идентифицируются тессеры, разделенные промежутками, занимаемыми циркумареальными каналами полигональной сети* (Afanassieva, 1999; рис. 2). В некоторых частях щита, приблизительно на границе среднего и базального слоев, сохранились развитые радиальные каналы (Афанасьева, 2011, табл. XII, фиг. 4). На сломе бугорков, в их 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 *P. arctoa* (Afanassieva, 2004a, b, 2005, 2011a-c, 2014; Афанасьева, 2011) позволило нам установить, что на поверхности тессер присутствует сложная дентиновая структура (рис. 6б), имеющая вид объемной сети с относительно крупными порами и залегающая на бугорках первой генерации дентина (табл. XVIII, фиг. 5-8; Афанасьева, 2011, рис. 16, табл. XII, фиг. 5-8; Afanassieva, 2014, рис. 3, табл. Х, фиг. 7, 8). 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 экзоскелета позволило нам предположить, что в наружном скелете этого вида остеостраков присутствуют по крайней мере две генерации дентиновых структур (Afanassieva, 2004a, 2005, 2011a-c; Афанасьева, 2011). Таким образом, для *Paraungulaspis arctoa* доказано существование двух генераций дентина в твердых покровах, т.е. возможность надставочного (суперпозиционного) роста при образовании экзоскелета.

Как было отмечено выше, 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 экзои эндоскелета различной сохранности (Афанасьева, Каратаюте-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 рога), т.е. определить важную для данной группы бесчелюстных принадлежность к подгруппе корнуатных остеостраков (Cornuata, по Janvier, 1996). Для *P. arctoa* характерен своеобразный комплекс признаков, совмещающий как примитивные (выраженная тессерированность головного щита, размытость признаки границ латеральных полей, возможное отсутствие корнуальных выростов), так и продвинутые (крупные абсолютные размеры, относительно малые орбиты, расширенная гипофизная часть назогипофизного отверстия, хорошо развитый дорсомедиальный гребень головного щита) характеристики. Его систематическое положение не определено (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998; Афанасьева, 2004, 2011). Ситуация осложнялась 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 остеострак, являющийся типичным представителем относительно продвинутых корнуатных форм (Афанасьева, 1998).

Новые интересные материалы по экзоскелету нижнедевонских остеостраков Северной Земли, позволившие прояснить ситуацию, в том числе, с *P. arctoa, б*ыли получены нами в результате длительного растворения конкреций из известняка в буферном растворе слабой уксусной кислоты и тонкого механического препарирования скелетных остатков. 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 остеострака средних размеров с хорошо сохранившимся экзоскелетом (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013, рис. 1). Несмотря на деформацию центральной части щита, затронувшую дорсальное поле, пинеальный и назогипофизный отделы, сохранились многие детали строения, так что представляется возможным охарактеризовать значительное число признаков, задействованных у остеостраков в таксономических диагнозах разного ранга (Афанасьева, 1991, 2004).

Важным моментом исследования стало обнаружение у описываемого образца хорошо сохранившегося левого корнуального выроста — рога (табл. XIX, фиг. 1-3; Афанасьева,

Каратаюте-Талимаа, 2013, рис. 1; табл. IX, фиг. 1-3). Данная находка позволяет обоснованно отнести исследуемую форму к подгруппе рогатых остеостраков и подтверждает наше предположение (Афанасьева, 1998) о присутствии корнуатных форм остеостраков в отложениях этого возраста архипелага Северная Земля.

Практически открывшаяся вся дорсальная поверхность исследованного головотуловищного щита покрыта блестящим дентиновым слоем, пронизанным многочисленными порами, организованным таким способом, что образуется мелкоячеистая сеть (табл. ХІХ, фиг. 4; Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013, табл. IX, фиг. 4; табл. Х, фиг. 1). 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. XIX, фиг. 3, 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: там же, 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. XIX, фиг. 7, 8). Исследованная форма, на основании необычного сочетания признаков экзо- и эндоскелета, выделена нами в особый род *Reticulaspis* с типовым видом *R. menneri* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013. Следует отметить, что *Reticulaspis* (табл. XIX, XX) характеризуется прежде всего значительным развитием наружного скелета (сплошная дентиновая сеть на поверхности щита, преорбитальные возвышения, хорошо развитый дорсомедиальный гребень, массивные широкие рога) при сравнительно небольших абсолютных размерах головотуловищного щита.

При исследовании в СЭМ мелких фрагментов экзоскелета *Reticulaspis menneri* на некоторых сколах под дентиновой сетью или бугорками нами обнаружены бугорки первичной генерации дентина (табл. XX, фиг. 2-4; Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013, табл. II, фиг. 2-4;). Таким образом, для *R. menneri* было установлено существование суперпозиционного роста экзоскелета, сходного с подробно описанным у *Paraungulaspis arctoa* (Афанасьева, 2011, обзор работ по остеостракам со сходной скульптурой см. там же). Описанный нами ранее *Paraungulaspis arctoa* имеет 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 (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013). На поверхности дентиновой сети и бугорков хорошо просматривается микрорельеф в виде тонкой исчерченности, характерный для этой группы древних бесчелюстных (табл. ХХ, фиг. 1, 2, 4). На некоторых фрагментах дентиновой сети сохранились заостренные края и шипики (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013, табл. II, фиг. 1). Расположение этих структур, закладывающихся 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 R. menneri не обнаружено. Между первичными бугорками на поверхности экзоскелета просматриваются только относительно широкие устья каналов (диаметром 15—40 мкм), идентифицируемых нами как сосудистые (там же, табл. II, фиг. 2, 4). Поры дентиновой сети (там же, табл. II, 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 слизевой 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 костнопанцирным бесчелюстным архипелага Северная Земля (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998), нами было отмечено присутствие остатков очень мелкого остеострака (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 остеострака, представляющее собой естественный слепок ротожаберной полости с фрагментами эндо- и экзоскелета, и частично сохранившийся туловищный отдел. Препарирование выявило наличие следов хорошо развитого корнуального выроста. Плохая сохранность экзоскелета и основных органов головотуловищного щита сделало невозможным точное определение данного материала на этом этапе изучения.

Проведенное нами препарирование и исследование указанного образца в сканирующем электронном микроскопе позволили получить новую информацию (табл. ХХ, фиг. 5-8) по этому материалу (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013). Сравнение с полученными за прошедшие годы новыми данными по другим формам остеостраков (в том числе ювенильным и предположительно ювенильным: Janvier, 1985b; Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008), позволило сделать заключение о том, что он принадлежит к новому виду остеостраков. Для него 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 (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013, рис. 2; табл. II, фиг. 5-8). Подобный комплекс признаков не встречается ни у одного из описанных ранее остеостраков. Исходя из этого, мы выделили новый род *Nucleaspis* с типовым видом N. unica Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013. Пропорции щита и подвижной части тела этого остеострака и, прежде всего, их соотношение, крупные размеры туловищных чешуй относительно размеров тела, позволили предположить, что перед нами остатки ювенильной особи. Обнаруженные в СЭМ структуры (там же, табл. II, фиг. 5-8) на поверхности щита (следы регулярных мелких бугорков и, возможно, фрагментов сети) могут быть трактованы как первичные элементы экзоскелета.

Как было нами установлено, на поверхности щита у *Reticulaspis menneri* расположена объемная сеть вторичной генерации дентина (D_2 , здесь и далее: D – генерация дентина; 1, 2, ..., $n, n + 1 - нумерация последовательных генераций), размещенная на бугорках первой генерации дентина (<math>D_1$) (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013; табл. X, фиг. 3, 4). При дальнейшем исследовании топографической изменчивости скульптуры экзоскелета *R. menneri* было обнаружено присутствие последующих генераций дентиновых структур в его разных частях (рис. 7; Афанасьева, 2016, рис. 1). Кроме того, при изучении гистологических срезов фрагментов экзоскелета нами было установлено, что в некоторых частях щита дентиновая сеть размещена не на бугорках, а непосредственно на поверхности экзоскелета, т.е. она могла закладываться не только на предшествующей генерации дентина, но и первично (рис. 8). Этот факт подтверждает наше предположение о том, что дентиновая сеть могла развиваться в экзоскелете остеостраков уже на ранних стадиях онтогенеза, возникшее в связи с обнаружением следов подобной сети у ювенильного экземпляра





Рис. 7. Фрагмент экзоскелета головотуловищного щита *Reticulaspis menneri* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013 (экз. ПИН 4766/52): a – скульптура с разломами экзоскелета, маштаб – 100 мкм; δ – разлом сети (D_{n+1}) на бугорке предыдущей генерации (D_n) (маштаб – 30 мкм) (Афанасьева, 2016).



Рис. 8. Вертикальный шлиф экзоскелета щита *Reticulaspis menneri* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa через дентиновую сеть (экз. ПИН 4766/30-2); асштаб – 10 мкм (Афанасьева, 2016).

Nucleaspis unica из одновозрастного местонахождения (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013). Важно отметить, что отдельные сетчатые элементы чётко идентифицируются и на поверхности центральной части каждой тессеры в экзоскелете UALVP 19371, рогатого остеострака неопределенной систематической принадлежности из нижнего девона Канады (Adrain, Wilson, 1994). Таким образом, нами впервые установлено (Афанасьева, 2016), что у остеостраков дентиновые структуры различных типов (бугорки, валики, сети) могли закладываться на поверхности панциря как первично (D_1), так и при последующих генерациях (D_{n+1}) при росте экзоскелета.

Приведенные выше детальные костнопанцирных описания экзоскелетов бесчелюстных различных видов, сделанные наоснове оригинальных и литературных данных, свидетельствуют о еще большем разнообразии структурных типов наружных покровов, свойственных этой группе позвоночных (Афанасьева, 2012, 2016), чем предполагалось ранее. Экзоскелет остеостраков хорошо развит и сложно устроен, скульптурные элементы на его поверхности (как макро-, так и микрорельеф) имеют разнообразное строение. Исследование тонкого строения и гистологии экзоскелета у разных таксонов остеостраков, в том числе и вновь описанных, показало, что разнообразие в строении наружного скелета достигалось за счет различной степени развития слагающих его слоев (поверхностного дентинового слоя, среднего губчатого слоя и базального ламинарного слоя), комбинации альтернативных признаков, характеризующих экзоскелет (наличие или отсутствие перфорированных септ, поровых полей, радиальных каналов, сенсорных пор, сосудистых отверстий на поверхности экзоскелета и т.д.) при пластичности гистохарактеристик тканей, слагающих твердые покровы (длина, диаметр, плотность дентиновых канальцев, форма, размеры, концентрация полостей одонтоцитов/остеоцитов и др.).

Глава 3. Развитие наружного скелета остеостраков в онтогенезе

В последние десятилетия наблюдается значительный прогресс в изучении процессов формирования твердых покровов у ранних позвоночных. Получены новые материалы, позволившие определить способы формирования экзоскелета у основных групп первичноводных позвоночных, в том числе древнейших (Elliot, 1983; Janvier, 1996; Greeniaus, Wilson, 2003 и др.). Вместе с тем, до недавнего времени остеостраки оставались «единственной крупной группой позвоночных, у которой не описаны способы оссификации» дермального скелета, поскольку у них не были обнаружены ископаемые остатки ювенильных особей с сохранившимся экзоскелетом (Greeniaus, Wilson, 2003: р. 487). Считалось, что у форм со слитным (консолидированным) головогрудным щитом панцирь формировался только по достижении особью дефинитивных размеров. Как было предположено, в отличие от них, тессерированные формы росли за счет нарастания мягких тканей между отдельными тессерами и постепенной оссификации самих тессер (Denison, 1952; Wängsjö, 1952; Ørvig, 1968; Dineley, Loeffler, 1976; Janvier, 1996; Otto, Lauren, 1999).

Ископаемые остатки организма всегда представляют собой фиксированную стадию его развития. Исходя из этого, мы полагаем (Afanassieva, 2014), что для понимания процессов формирования твердых покровов у остеостраков, необходимо детальное изучение особенностей строения экзоскелета у максимально доступного количества образцов одного вида для выявления особей, находящихся на различных этапах формирования наружного скелета. При отсутствии (точнее, крайней редкости) информации о ювенильных стадиях развития в этой группе бесчелюстных, доказательства роста у остеостраков необходимо искать прежде всего в тонких деталях строения панцирей хорошей сохранности.

Для выявления закономерностей формирования экзоскелета в онтогенезе нами были исследованы микростроение и скульптура ископаемых остатков наружного скелета у особей ряда видов остеостраков, принадлежащих к различным подгруппам костнопанцирных бесчелюстных. Как целые щиты, так и изолированные фрагменты твердых покровов лучшей сохранности изучались с помощью оптических микроскопов, СЭМ и посредством изготовления шлифов.

Нами были изучены панцири (целые щиты и разноразмерные фрагменты экзоскелета) *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854 из отложений роотсикюласского горизонта нижнего

силура о. Сааремаа, Эстония. К настоящему времени тонкая структура экзоскелета *T. verrucosus* является одной из наиболее изученных среди других остеостраков (Denison, 1951b; Janvier, 1985c; Афанасьева, 1985a, б, 1986, 1991, 2004; Afanassieva, 1995, 2002, 2004b, 2014; Märss, Afanassieva, Blom, 2014), что существенно для выявления необходимых нам характеристик. Важно также отметить, что в коллекциях Палеонтологического института РАН (колл. ПИН № 1628, 3256) этот вид представлен несколькими десятками экземпляров целых щитов, что составляет значительную выборку для данной группы ранних позвоночных.

Как было отмечено выше (глава «Морфология экзоскелета остеостраков»), в скульптуре дорсальной стороны головотуловищного щита *T. verrucosus* (рис. 5; табл. III, фиг. 1; табл. XXVI) мы выделяем бугорки трех типов: упорядоченные в продольных рядах крупные, разделяющие их средние и многочисленные мелкие ребристые, разбросанные по всей поверхности (Афанасьева, 1985а, б). На основании изучения щита T. verrucosus с неполно сформированным экзоскелетом нами впервые был предложен возможный способ развития его твердых покровов в онтогенезе (Afanassieva, 2002, 2004b). Установлено, что на поверхности сформированного щита *T. verrucosus* ни тессеры, ни полигональная модель строения не идентифицируются. На склонах крупных бугорков поровые поля размещены линейно (рис. 96) вдоль закрытых радиальных каналов (Afanassieva, 2002, фиг. 1; 2004б, фиг. 2D). На поверхности щита у экземпляров с неполно сформированным экзоскелетом (рис. 9*a*) дистальные части радиальных каналов открыты (табл. XXVI, фиг. 6; Afanassieva, 2004б, фиг. 2C), определяя приблизительные границы «тессер» и образуя типичную для остеостраков полигональную модель (рис. 10*a*). В отличие от обычных тессер, «тессеры», определяемые у *Т. verrucosus* на этой стадии развития, не имеют четких геометрических границ. Нами было предположено (Afanassieva, 2002, 2004б), что в онтогенезе T. verrucosus первыми возникали ряды крупных бугорков, расположенные вдоль основных ребер жесткости щита. Формирование экзоскелета начиналось с образования заостренных дентиновых кончиков бугорков, минерализация бугорков происходила в базально-латеральном направлении. По мере роста особи, между крупными бугорками закладывались средние бугорки с тонкими вершинами. Последними появлялись мелкие ребристые бугорки, расположенные на склонах более крупных бугорков.

Таким образом, экзоскелет *T. verrucosus* мог развиваться относительно быстро, однако медленнее, чем у видов рода *Tremataspis*, для которых характерен длинный



Рис. 9. Скульптура на поверхности дорсальной стороны щита *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854: *а* – открытые радиальные каналы на поверхности экзоскелета (Afanassieva, 2014), *б* – поровые поля, расположенные линейно вдоль радиальных каналов на поверхности большого бугорка (Afanassieva, 2002).



Рис. 10. Скульптура на поверхности дорсальной стороны щита *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854: а – крупный бугорок в окружении радиальных каналов; *б* – крупный бугорок в окружении первого кольца мелких бугорков (Afanassieva, 2014).

консолидированный щит с гладкой дентиновой поверхностью. Поскольку образование панциря материало- и, соответственно, энергозатратно, пролонгация связанных с этим процессов распределяла нагрузку на организм во времени. Существование системы единиц («тессер»), постепенно увеличивавшихся в размерах, позволяло животному продолжать свой рост в течение более длительного периода времени вплоть до образования консолидированного щита (Afanassieva, 2002, 2004б).

Впервые возрастные стадии костнопанцирных бесчелюстных были описаны канадскими исследователями лишь в 2008 году для тессерированного остеострака Superciliaspis gabrielsei (Dineley, Loeffler, 1976) из отложений нижнего девона Канады, Северо-Западные Территории, местонахождение МОТН (Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008). Было установлено, что процессы оссификации покровов у этого вида начинались до того, как животное достигало 20% размера взрослой особи. У самой мелкой обнаруженной ювенильной особи Superciliaspis (там же, фиг. 1В) уже были развиты пластины краевого ободка головного щита, орбитальные пластины, рога (cornua), дорсальный шип и вентролатеральные гребни туловища. Было выяснено, что, в отличие от ювенильных гетеростраков (Greeniaus, Wilson, 2003), у Superciliaspis первыми в онтогенезе оссифицировались чешуи вентролатеральных гребней туловища, а также парные элементы головного щита. Формирование твердых наружных покровов ("bones", по Хоторн, Уилсон, Фэлкенберг: Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008) происходило за счет возникновения элементов (тессер и пластин), их дальнейшего краевого роста и слияния в более крупные составляющие наружного скелета. По мере роста индивидуума, между уже существующими тессерами формировались новые тессеры. Оссификация тессеры (рис. 11; Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008, фиг. 7) начиналась с возникновения центрального (примордиального) бугорка в центре будущей тессеры. Затем формировалась собственно многоугольная базальная пластина, при этом на данной стадии развития тессеры уже соприкасались друг с другом. Далее происходило образование первого кольца периферических бугорков вокруг центрального бугорка, затем формировались последующие кольца бугорков. Последними, уже у взрослых особей, формировались костные концентрические ростовые кольца, лишенные бугорков. Следует отметить, что предлагаемая канадскими авторами модель развития экзоскелета у Superciliaspis с центральным бугорком на каждой тессере, опирается на модель развития дермоскелета для тессерированных гетеростраков, предложенную Холстедом Тарло более чем полвека назад (Halstead Tarlo, 1967).



Рис. 11. Скульптура экзоскелета *Superciliaspis gabrielsei* (Dineley et Loeffler, 1976), тессеры головогрудного щита: *а* – центральный бугорок; *б* – центральный бугорок и границы тессеры в начальной стадии образования; *в* – кольцо туберкул, окружающих центральный бугорок; *с* – крупный центральный бугорок, окруженный кольцами бугорков (Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008).

Исследования, проведенные на *Superciliaspis gabrielsei*, подтвердили правильность выводов о формировании щита у *Thyestes verrucosus*, сделанных нами ранее (Afanassieva, 2002, 2004b).

Сравнение данных по развитию панциря у *Thyestes* и *Superciliaspis*, а также дополнительное изучение материала по *Thyestes verrucosus*, позволили выявить новые особенности развития экзоскелета в онтогенезе у этого вида (Afanassieva, 2011а-с, 2014).

Было установлено, что крупные бугорки, появляющиеся в онтогенезе *T. verrucosus* первыми, формировались не только вдоль ребер жесткости щита на его интерзональной составляющей, но и вокруг орбитальных отверстий, назогипофизного углубления и дорсального поля (Afanassieva, 2014). Формирование крупных бугорков с острыми вершинами служило дополнительной защитой этих жизненно важных органов. Помимо этого, бугорки среднего размера формировались кнаружи от латеральных полей, защищая их с внешней стороны дорсального щита и укрепляя указанные части конструкции.

Мелкие бугорки, появляющиеся в онтогенезе *Thyestes verrucosus* позднее крупных и формирующиеся на их склонах, сгруппированы в виде концентрических колец по периферии каждой «тессеры» (рис. 10б; Afanassieva, 2014, рис. 2). Таким образом, на поверхности слитного щита *Thyestes* определяются структуры, развивавшиеся по типу, характерному для отдельных тессер *Superciliaspis*. Однако у *S. gabrielsei* концентрически расположенные мелкие бугорки образуют на поверхности каждой тессеры полигональную модель, свидетельствующую о том, что тессеры контактировали друг с другом уже на ранних этапах формирования (Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008). Для *T. verrucosus* характерна циркулярная модель расположения бугорков, подтверждающая наше предположение о том, что при образовании кольца мелких бугорков контакта между твердыми участками образующихся соседних тессер еще не существовало.

Мелкие бугорки *T. verrucosus*, образовывались не только на склонах более крупных бугорков (Afanassieva, 2014, табл. Х, фиг. 5), но и между ними и независимо от них (там же, табл. Х, фиг. 6). При этом такой бугорок находился в центре индивидуальной «тессеры» малого размера, сформированной дистальными концами радиальных каналов, и служил центром ее формирования. Подобные «тессеры» могли постепенно увеличиваться в размерах по мере роста особи.

Важно отметить, что у *T. verrucosus* слияние всех формирующихся составляющих

экзоскелета в консолидированный щит, в силу особенностей строения, не происходило одномоментно, а было пролонгировано во времени. Процессы оссификации не завершались полностью с образованием слитной конструкции, а продолжались ограниченными перестройками на небольших участках щита, что подтверждается, по нашим наблюдениям, наличием малых по площади участков с открытыми радиальными каналами у некоторых экземпляров.

Таким образом, на головотуловищном щите *Thyestes verrucosus* выявлена специфическая модель роста, сходная с тессерированным *Superciliaspis gabrielsei*, но обладающая особенностями, характерными для консолидированных щитов остеостраков. Данный тип панциря мы относим к частично консолидированным.

Возвращаясь особенностям формирования головотуловищных К ЩИТОВ тессерированного типа необходимо отметить следующее. Накопленные к настоящему времени данные по строению наружного скелета представителей рода Ateleaspis позволяют предположить следующую модель формирования экзоскелета тессерированного щита такого типа в онтогенезе. Мы полагаем, что на поверхности каждой тессеры первыми закладывались несколько относительно крупных дентиновых бугорков, что подтверждается их приблизительно одинаковыми размерами на ископаемом материале. Между этими первичными бугорками и вокруг них, по мере роста индивидуума, развивались более мелкие. То, что эти события были разделены незначительным промежутком времени, с нашей точки зрения, подтверждается, небольшой разницей в размерах крупных бугорков и окружающих их более мелких бугорков, а также, косвенно, отсутствием структуры, маркирующей последующий цикл развития (например, ростовой линии, желобка и т. п.) в экзоскелете тессеры. Наличие самых мелких бугорков между более крупных, описанных выше, на исследованном нами материале (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 5A, 1-3), с нашей точки зрения, свидетельствует о продолжающемся росте индивидуума. Таким образом, начало процессов минерализации интегумента у тессерированных остеостраков могло быть сопряжено как с единственным примордиальным бугорком, расположенным в центре каждой растущей тессеры (Superciliaspis), так и с одновременной множественной закладкой бугорков на ее поверхности (Ateleaspis). Недавние исследования (Keating, Sansom, Purnell, 2012) британских остеостраков из нижнедевонских отложений (лохков) карьера Wayne Herbert, Херефордшир, также подтверждают возможность закладки множества недифференцированных мелких бугорков в центре тессеры у рогатого остеострака

неизвестной систематической принадлежности (Cornuata gen. indet. sp. B). Вместе с тем, у этого представителя костнопанцирных, тип формирования тессеры отличается от описанного выше у *Ateleaspis, п*оскольку мелкие бугорки образуют в этом случае четкие однорядные кольца вокруг первичных бугорков в процессе оссификации (там же, фиг. 8B). Для выделенного в указанной работе нового таксона зенаспидид *Diademaspis janvieri* Keating, Sansom, Purnell, 2012, отмечено наличие от двух до семи примордиальных бугорков на каждой тессере, вокруг которых образуются ряды мелких вторичных бугорков, при этом тессеры могут оставаться отдельными или происходит их дальнейшее срастание и закладка вторичных бугорков вокруг вновь образованных элементов экзоскелета (там же, фиг. 8C).

Следует отметить, что некоторые исследователи (Heintz, 1939) полагали, что строение хорошо развитого панциря некоторых тессерированных ателеаспидоформных остеостраков (*Aceraspis*) указывает на то, что они не могли продолжать свой рост, т. е. их экзоскелет формировался только при завершении роста индивидуума. Согласно нашему предположению экзоскелет у *Aceraspis robusta* закладывался первично лишь в центральной слитной части головотуловищного щита (там же, табл. I), и мог увеличивать свои размеры за счет роста тессер на его периферии. В настоящее время гистология экзоскелета этого таксона слабо изучена, поэтому для проверки этого предположения необходимы новые исследования с применением современных методик.

Другой способ формирования твердых покровов относительно недавно был описан нами у *Paraungulaspis arctoa* (Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998) и *Reticulaspis menneri* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013 из отложений североземельской свиты нижнего девона о. Октябрьской Революции архипелага Северная Земля, Россия (Афанасьева, 2011, 2016; Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013; Afanassieva, 2004a, 2005, 2011a-с, 2013, 2014, 2015). Как было установлено, поверхность щита у этих остеостраков покрыта дентиновой сетью, под которой размещены структуры предыдущих генераций дентина (бугорки, валики или сети). Подобное строение твердых покровов, впервые (Afanassieva, 2004a) выявленное в экзоскелете североземельских форм у *Paraungulaspis arctoa*, указывает на то, что при формировании его наружного скелета мелкие бугорки образовывались первыми (дентин первой генерации), позднее над ними закладывалась дентиновая сеть (дентин второй генерации). Таким образом, для *P. arctoa* нами было доказано существование двух генераций дентина в твердых покровах, т.е. возможность надставочного (суперпозиционного) роста при образовании экзоскелета. Следует отметить, что впервые существование феномена суперпозиционного роста в твердых покровах остеостраков было зафиксировано Т. Эрвигом (Ørvig, 1951) на материале, происходящем из нижнего девона Шпицбергена. Эрвиг привел изображение шлифа вертикального сечения экзоскелета остеострака, определенного им как *Cephalaspis* sp. (там же, рис. 11В), с характерным вертикальным расположением двух генераций бугорков. В своей работе Эрвиг отметил, что периодическое образование новых твердых тканей на внешней поверхности экзоскелетных элементов обнаружено у многих остракодерм и рыб. В этой связи, также, важно уточнить, что позднее Жанвье, поместив фрагмент указанного рисунка из публикации Эрвига (Ørvig, 1951) в сводку по ранним позвоночным (Janvier, 1996, фиг. 4.17А: *Procephalaspis*), ошибочно отнес этот материал к трематаспидным остеостракам, которые, насколько известно, до настоящего времени в палеозойских отложениях Шпицбергена не обнаружены.

Г. Венгше в своей монографии по остеостракам Шпицбергена (Wängsjö, 1952) специально останавливается на проблеме вторичного роста экзоскелета у остеостраков и, в частности, обсуждает существование надставочного способа формирования сложных (составных) дентиновых бугорков у *Tegaspis kolleri* (Stensiö,1927) из нижнего девона (лохков) Норвегии. Венгше впервые описал тонкое строение наружного скелета у *Tegaspis*, зафиксировав сильное развитие ткани мезодентина в крупных бугорках и значительную васкуляризацию среднего слоя его экзоскелета (там же, табл. 116, фиг. 1). При описании вертикального шлифа экзоскелета *Tegaspis им было особо отмечено, что составной* ("composite") по его терминологии, бугорок не отличим от обычного при наблюдении панциря снаружи. Он пришел к выводу, что суперпозиционный рост бугорков («appositional growth», по Венгше), а, следовательно, и экзоскелета в целом, очень редок в этой группе древних позвоночных (Osteostraci).

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): Janvier, 1985b]. 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. Фергоссеном (Vergoossen, 2002, 2004) из верхнего силура Швеции. Фергоссен отнес часть описанных фрагментов к *Hemicyclaspis sp. indet. (hemicyclaspid), другую часть - к Zenaspis* ? sp. indet. (zenaspid? sensu Gross, 1961). Важно подчеркнуть, что в случае с *Paraungulaspis arctoa* и *Reticulaspis menneri* впервые мелкие фрагменты хорошо сохранившегося экзоскелета (микроматериал) данного типа строения были взяты нами на исследование с головотуловищного щита (макроматериал) остеостраков определенной родовой и видовой принадлежности.

Существование дентиновых структур различного типа — дискретных бугорков и слитной сети, в экзоскелете Paraungulaspis arctoa, а также их взаимное расположение, как мы полагаем, свидетельствуют о том, что образование его твердых покровов могло происходить следующим образом (Афанасьева, 2011). 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, 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 *P. arctoa* посредством такой сети, первоначально оставался 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 (Афанасьева, 2011).

Ответить на этот вопрос позволила новая информация по экзоскелету остеостраков, полученная при исследовании уникальных материалов из отложений нижнего девона Северной Земли (Афанасьева, Каратаюта-Талимаа, 2013). На основании данных по тонкому строению экзоскелета головотуловищного щита *Reticulaspis menneri* хорошей сохранности (глава «Морфология экзоскелета остеостраков») было предположено, что у этого вида

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 (Afanassieva, 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.

Изучение топографической изменчивости скульптуры панциря у *Reticulaspis* menneri позволило нам обнаружить присутствие нескольких генераций дентиновых структур экзоскелета в разных частях головотуловищного щита (Афанасьева, 2016). Таким образом, было установлено, что развитие генераций дентина происходило в онтогенезе исследованной формы неоднократно. Нами было показано (там же, рис. 1), что на поверхности панциря остеостраков новые генерации дентина могли закладываться многократно, в зависимости от потребностей функционирующего организма. Как и у других ранних позвоночных (Обручев, 1964; Новицкая, 1965; Johanson, Smith M. M., Kearsley et al., 2013), способность интегумента к образованию последующих генераций дентина могла быть использована при репаративной регенерации тканей панциря, например, залечивании повреждений, нанесенных животному хищниками или паразитами (пример взаимного размещения тканей экзоскелета при возможной травме у *Tremataspis milleri* Patten (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). В то же время, способность тканей интегумента остеостраков к суперпозиционному

росту могла быть востребована при построении щита разнообразной (в том числе сложной) конфигурации.

Изучение процессов формообразования в наружном скелете разных видов костнопанцирных бесчелюстных позволило нам выделить два типа вертикального роста (утолщения) твердых покровов — <u>униполярный и биполярный рост</u>экзоскелета (Afanassieva, 2004a). При <u>униполярном росте</u> первыми в онтогенезе остеостраков закладывались дентиновые структуры поверхностного слоя с дальнейшим развитием экзоскелета в базальном направлении. При <u>биполярном росте</u> утолщение щита происходило в двух противоположных направлениях за счет формирования последующих генераций дентина в апикальном направлении и нарастания костных тканей ламинарного слоя базально. Поскольку явление суперпозиционного роста (в данном случае, существование нескольких погруженных генераций бугорков) хорошо известно в некоторых других группах древних бесчелюстных (гетеростраки) и челюстноротых (артродиры, кроссоптеригии) (Новицкая, 1965, 1971, 2004, Воробьева, 2004), понятие полярности вертикального роста твердых наружных покровов вполне приложимо к морфогенезам экзоскелета у различных групп первичноводных позвоночных (Афанасьева, 2011).

Следует особо отметить, что, в отличие от других групп позвоночных (например, гетеростраки: Новицкая, 1965, рис. 205, 207, 209), в экзоскелете остеостраков не обнаружены достоверные следы резорбции погруженных дентиновых структур. Выявленные к настоящему времени проявления резорбции у остеостраков обычно затрагивают базальный слой экзоскелета. Возможным примером частично резорбированных дентиновых структур следует считать расположение слоев ткани мезодентина в верхней части крупного бугорка у силурийского остеострака неопределенной родовой и видовой принадлежности из химмистеских слоев паадлаского горизонта нижнего лудлова о. Сааремаа (табл. XVI, фиг. 12; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 47G, H). Распределение дентиновых трубочек и сосудистых каналов на вертикальном срезе фрагмента его экзоскелета, как мы полагаем, указывает на возможность существования по крайней мере двух генераций дентина в твердых покровах этой формы и частичную резорбцию погруженной (предшествующей) генерации дентиновой ткани бугорка. Именно наличие вертикальных генераций дентина, наряду со сходством в тонком строении экзоскелета, позволило, с нашей точки зрения, отнести этот таксон к цефаласпидиформным остеостракам (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Таким образом, при сравнение панцирей Thyestes verrucosus, находящихся на различных стадиях развития выявлено последовательное формирование разноразмерных бугорков на поверхности экзоскелета в горизонтальной плоскости с постепенным утолщением экзоскелета в базальном направлении за счет развития его костных слоев, т.е. униполярный рост наружных покровов, характерный, например, для трематаспидных остеостраков (подотряд Tremataspidoidei, по Афанасьевой, 1991). Так, для видов рода Tremataspis или Dartmuthia gemmifera Patten, 1931 типично развитие экзоскелета в базальном направлении (утолщение) на всей или большей части поверхности консолидированного щита. Для Paraungulaspis arctoa и Reticulaspis menneri, как было показано выше, характерен суперпозиционный рост экзоскелета, утолщение панциря у них происходило по биполярному типу. Наши исследования (Афанасьева, 2011; Afanassieva, 2014) показали, что последний способ образования экзоскелета был гораздо более широко распространен у остеостраков, чем это предполагалось ранее. Мы полагаем, что, при всем разнообразии скульптуры наружного скелета, встречающемся в этой группе панцирных бесчелюстных, в каждой филетической линии остеостраков реализовался преимущественно один конкретный тип морфогенеза экзоскелета (в данном контексте, уни- или биполярный способ вертикального роста). Комплекс морфологических признаков, типичный для Thyestes verrucosus, характеризует его как представителя трематаспидоидных остеостраков. Имеющаяся в настоящее время информация по Paraungulaspis arctoa и Reticulaspis menneri не позволяет отнести их к какой-либо известной подгруппе остеостраков. Полученные данные по тонкому строению экзоскелета у Thyestes verrucosus, а также у Paraungulaspis arctoa и Reticulaspis menneri, свидетельствуют в пользу того, что эти таксоны являются представителями различных филетических ветвей остеостраков, для каждой из которых характерен особый способ формирования твердых покровов.

Новые недавно полученные данные по тонкому строению экзоскелета видов рода *Tremataspis* (Märss, Afanassieva, Blom, 2014), позволяют автору с бо́льшей достоверностью реконструировать процесс образования панциря у остеостраков со слитным (консолидированным) головотуловищным щитом. В отличие от щитов *Paraungulaspis arctoa и Reticulaspis menneri*, приобретающих консолидированность вторично на продвинутых стадиях онтогенеза, щит у видов рода *Tremataspis* закладывался консолидированным изначально (первично). На исследованном автором материале по *Tremataspis*, представляющем уникальную выборку остатков ранних позвоночных

(изучены десятки экземпляров из различных музеев мира, прежде всего коллекции GIT и ПИН РАН, просмотрены сотни щитов из коллекций AMNH, которые в совокупности составляет около двух тысяч экземпляров *Tremataspis, т. е.* бо́льшую часть всех хранящихся в музеях макроматериалов по остеостракам), преобладающее большинство экземпляров различных видов этого рода имеет гладкую блестящую поверхность головотуловищного щита, прободенную порами полигональной системы, что свидетельствует об однократной синхронной закладке дентина на поверхности экзоскелета. Таким образом, для видов рода *Tremataspis* был характерен униполярный способ роста экзоскелета, т. е. по всей поверхности покровов происходила однократная закладка дентина при достижении особью размеров, близких к характерным для данного вида остеостраков. Далее экзоскелет развивался вертикально в базальном направлении за счет формирования твердых тканей дентинового (поверхностного) слоя и костных (среднего и базального) слоев. Этот процесс может быть проиллюстрирован состоянием ископаемых тканей среднего и базального костных слоев на вертикальных шлифах экзоскелета у экземпляров (особей), находящихся на разных этапах формирования щита (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: фиг. 9G – относительно ранняя стадия развития, 9I – более поздняя стадия развития). Для ранней стадии характерно концентрическое расположение костной ткани вокруг полостей и каналов в среднем слое и неполное развитие ламинарной ткани базального слоя экзоскелета. Лишь очень редкие экземпляры Tremataspis имеют отклонения в строении экзоскелета, выраженные в наличие концентрических «ростовых линий» или вытянутых открытых каналов, имеющих радиальное расположение, наблюдаемых на поверхности головотуловищных щитов. Денисон, изучивший коллекции Пэттена в АМNH, пришел к выводу, что указанные экземпляры либо демонстрируют редкие ранние стадии морфогенеза экзоскелета, формирующегося относительно быстро, либо несут следы отклонений в развитии панциря (Denison, 1947, фиг. 12, 13). Материал по трематасписам Эстонии, изученный и описанный нами с применением тонких методик (Märss, Afanassieva, Blom, 2014), подтверждает выводы, сделанные Денисоном. Следует особо отметить, что исследованные остатки экзоскелета остеостраков, принадлежащего к выделенному нами новому виду этого рода, а именно, Tremataspis perforata Märss, Afanassieva, Blom, 2014, имеют особенности строения, отличающие его от других видов этого рода. Для этого вида характерны очень крупные размеры наружных пор, при этом на некоторых участках экзоскелета поры сливаются друг с другом таким образом, что пористая поверхность более или менее постепенно сменяется
отдельными бугорками (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 10А-С, Е, F). На краевых участках некоторых фрагментов экзоскелета *T. perforata*, определяемых как туловищные чешуи, размещены как отдельные бугорки, так и группы бугорков со слившейся поверхностью (там же, фиг. 10В). На исследованном материале расшлифованные нами фрагменты экзоскелета этого вида характеризуются униполярным типом формообразования (там же, фиг. 10N-P). Среди исследованных фрагментов экзоскелета видов рода *Tremataspis* редкое исключение представляет фрагмент панциря *T. milleri* GIT 502-269, демонстрирующий предположительно суперпозиционный рост дентина над первичными бугорками вследствие возможного повреждения покровов (там же, фиг. 7K, L). Данный пример иллюстрирует возможность локального использования феномена биполярного роста при репаративной регенерации наружного скелета у таксонов остеостраков с преимущественно униполярным ростом экзоскелета.

Как было отмечено выше (глава «Морфология экзоскелета остеотраков»), на исследованных нами шлифах экзоскелета различных остеостраков отчетливо видно, что пласты базального слоя могут состоять из отдельных параллельных волокон или волокна сливаются в единый пласт так, что между волокнами остаются узкие веретенообразные полости, обычно интерпретируемые как полости костных клеток. Мы полагаем, что подобное увеличение диаметра волокон и их дальнейшее слияние происходило в онтогенезе при формировании панциря остеостраков. Как было показано выше, для базального слоя их экзоскелета характерно присутствие разноразмерных полостей, по краям которых на шлифах иногда имеются свидетельства частичного нарушения целостности пластов базального слоя (примеры, Aestiaspis: табл. VIII, фиг. 9-10, Procephalaspis: табл. XI, фиг. 11). Резко ограниченные («рваные») края волокон, как мы полагаем, свидетельствуют о процессах резорбции в данном слое экзоскелета, что подтверждает наблюдения Денисона (Denison, 1952) и Гросса (Gross, 1956) на базальном слое наружного скелета у Tremataspis. Таким образом, у остеостраков большая величина базальных камер с подобными краями обычно объясняется явлением резорбции, тогда как увеличение общей толщины базального слоя связывают с вертикальным ростом панциря в онтогенезе (пример «зрелой» чешуи у Tremataspis milleri: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 9C).

Новые данные по тонкому строению и гистологии экзоскелета, полученные нами при исследовании наружных покровов верхнесилурийского остеострака *Timanaspis kossovoii* (Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009), показали, что для этой формы был характерен

особый набор признаков, отличающий ее от других трематаспидид. В экзоскелете *Timanaspis* (табл. I, IX) нами выявлено значительное разнообразие дентиновых элементов (бугорки и узкие валики на дорсальной стороне щита — сглаженная поверхность на его вентральной стороне), а также отсутствие типичных полостей остеоцитов в костной ткани среднего слоя. При этом в крупных бугорках мезодентин поверхностного слоя может быть представлен утолщенной плотной тканью с относительно упорядоченными канальцами (табл. IX, фиг. 3, 6), мезодентин валиков обычно имеет менее регулярное строение и меньшую степень развития (табл. I, фиг. 4), а мезодентин непрерывного поверхностного слоя вентральной стороны щита представлен относительно тонким плотным слоем ткани с более редкими дентиновыми канальцами (табл. IX, фиг. 5, 7-8). Полученные данные по взаимному размещению и гистохарактеристикам структур экзоскелета T. kossovoii позволяют предположить, что его минерализация начиналась с появления относительно крупных бугорков, расположенных по ребрам жесткости на медиальной оси щита (дорсальный гребень) и трем парным боковым гребням (Афанасьева, 2012). Эти бугорки закладывались точечно по линиям указанных ребер жесткости, что не препятствовало дальнейшему росту участков щита, расположенных между ними. Бугорки росли в базальном направлении (униполярно) за счет постепенного формирования дентиновой ткани поверхностного слоя, а также костной ткани губчатого среднего и ламинарного базального слоев. Различие в размерах таких бугорков и их взаимное расположение указывают на возможность горизонтального вставочного роста за счет появления новых бугорков меньшего размера. На отпрепарированном нами материале четко видно (табл. IX, фиг. 1), что продольные валики, размещенные на дорсальной стороне щита, состоят из слившихся бугорков (одонтодов) сходных размеров. Можно предположить, что подобная жесткая структура (валик) могла появляться только у особи, близкой к дефинитивной стадии развития, при достижении животным размеров, характерных для данного вида, поскольку она ограничивала возможность дальнейшего горизонтального роста. Проведенное нами тонкое препарирование участков, расположенных между бугорками и валиками, выявило присутствие многочисленных мелких выступов неправильной формы, иногда образующих анастомозы. Вертикальные шлифы через подобные участки дорсального щита (табл. І, фиг. 4) не выявили присутствия дентиноидной ткани в исследованных выступах, однако их плотная, местами блестящая, поверхность, с нашей точки зрения, косвенно свидетельствует о возможном присутствие поверхностного слоя в верхних частях этих структур. Мы

полагаем, что данные структуры могут быть сложены относительно плотной костной тканью среднего слоя, лишенной полостей остеоцитов, которая еще более уплотняется к поверхности. Вместе с тем наиболее развитые (крупные) выступы дорсальной стороны экзоскелета у этого таксона могут нести на своей поверхности относительно тонкий дентиновый поверхностный слой. Подобные мелкие выступы, с нашей точки зрения, представляют собой бугорки неправильной формы (сравни, Oeselaspis), которые могли формироваться уже на относительно поздней стадии онтогенеза за счет вставочного роста между более крупными бугорками и продольными валиками. Сглаженная вентральная сторона щита *Timanaspis* с очень плотным и относительно тонким поверхностным слоем имеет строение уникальное для этой группы ранних позвоночных и характеризуется отсутствием как собственно полигональной системы в толще экзоскелета, так и связанных с ней регулярных отверстий на его поверхности. Отмеченные особенности строения позволяют предположить, что консолидированная вентральная сторона щита у этого остеострака формировалась относительно быстро при достижении особью дефинитивных размеров. Минерализация начиналась с синхронной закладки поверхностного слоя, твердые покровы продолжали развиваться униполярно в базальном направлении за счет развития костных тканей среднего и базального слоев экзоскелета, утолщенных у зрелых особей.

Чрезвычайно информативным и полезным для выявления закономерностей морфогенеза твердых покровов, с нашей точки зрения, является материал по наружному скелету видов верхнесилурийского рода *Dartmuthia*. Он позволяет проследить переходные состояния между скульптурными элементами в наружном скелете у одной особи одного вида вследствие существования скульптуры различного типа как на дорсальной, так и на вентральной сторонах щита и большого разнообразия имеющихся скульптурных элементов на дорсальной стороне щита (табл. V, фиг. 1-3). Как было показано выше (глава «Морфология экзоскелета остеостраков»), на дорсальной стороне удлиненного и безрогого головотуловищного щита *Dartmuthia gemmifera* развиты относительно крупные бугорки, расположенные линейно вдоль дорсального гребня. По бокам от дорсального гребня размещены три парных ряда бугорков приблизительно того же размера. Между ними расположены уплощенные тессеры, обычно лишенные дентина и целиком состоящие из костной ткани среднего слоя. Среди них разбросаны дентиновые бугорки, размеры которых варьируют от мелких до относительно крупных. Крупные примыкающие друг к другу бугорки, толщина поверхностного слоя в которых может превышать 100 мкм,

размещены вдоль бокового края щита *D. gemmifera* (табл. V, фиг. 4; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 13D), образуя мощное боковое ребро жесткости конструкции. Таким образом, на поверхности дорсальной стороны щита одной особи этого вида можно найти скульптурные элементы, представляющие собой переходный ряд от гладкой уплощенной тессеры, полностью лишенной поверхностного дентинового слоя, до крупного бугорка с хорошо развитой тканью мезодентина и энамелоида. Далее, на вентральной стороне щита крупный краевой бугорок сменяется уплощенными удлиненными бугорками с фестончатыми краями и, затем, уплощенной дентиновой поверхностью, разделенной на участки каналами полигональной системы. Этот феномен показывает, что в данной группе ранних позвоночных существовали механизмы морфогенеза, позволяющие не только успешно конструировать различные типы панцирей, но и тонко моделировать конкретную форму щита, проявляя конструктивные возможности за счет изменения формы элементов и пластичности гистохарактеристик экзоскелета при построении панциря определенного типа в пределах одной особи одного вида.

Расположение структур в экзоскелете D. gemmifera позволяет предположить, что в онтогенезе у этого вида первыми закладывались самые крупные дентиновые бугорки, размещенные по боковому краю щита и по ребрам жесткости дорсальной стороны щита. По мере роста индивидуума между первичными бугорками дорсальной стороны возникали следующие генерации относительно более мелких дентиновых бугорков. Последними в онтогенезе появлялись уплощенные костные тессеры, оссификация которых проходила внутри мягких тканей покровов, в которых они прижизненно находились. Относительная однородность строения полигонов вентральной сторон указывает на возможную синхронность возникновения этих элементов (при этом важно отсутствие у них краевых зон роста). Можно предположить, что на уплощенной вентральной стороне шита полигональные элементы закладывались одновременно при относительно полном развитии панциря, тогда как удлиненные и относительно утолщенные бугорки по краям вентральной стороны щита могли закладываться на гораздо более ранней стадии онтогенетического развития. Бугорки, тессеры и полигоны продолжали свой вертикальный рост в онтогенезе в базальном направлении за счет развития костной ткани среднего и базального слоев, при этом дорсальная сторона щита и латеральные части его вентральной стороны могли развиваться горизонтально за счет вставочного роста элементов (появления и развития

удлиненных бугорков) до минерализации полигональных элементов вентральной стороны щита.

Исследования твердых покровов костнопанцирных бесчелюстных показывают, что для видов с тессерированным экзоскелетом характерна значительная разница в абсолютных размерах (до 200% в одной популяции Zenaspis, по данным: White, Toombs, 1983), в то время как таксоны со слитным щитом демонстрируют относительную размерную стабильность (виды Tremataspis, по: Denison, 1947; Boreaspididae, по: Janvier, 1996). Эти данные позволили предположить, что для тессерированных остеостраков был возможен неограниченный (пролонгированный) рост, тогда как рост остеостраков с консолидированным (слитным) панцирем был детерминированным (Denison, 1947; Dineley, Loeffler, 1976; 1996; Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008). Полученные новые данные по экзоскелету различных видов остеостраков подтверждают эти предположения, а также указывают на возможность ограниченного роста и регенерации панцирей у остеостраков с частично консолидированным (*Thyestes*) и вторично консолидированным щитом (Paraungulaspis, Reticulaspis) (Афанасьева, 2014; 2016). Таким образом, нами установлено, что детерминированность и неограниченность роста у остеостраков относительны, поскольку процессы, связанные с формированием и перестройкой панциря, могли продолжаться перманентно в течение всего онтогенетического цикла, однако проходили с разной степенью интенсивности. Если, по достижении размеров, характерных для взрослой стадии данного вида, у детерминированных форм их интенсивность резко падала, то у форм с неограниченным типом роста, по-видимому, замедлялась. Следует отметить, что для остеостраков с консолидированным щитом (Tremataspis, Dartmuthia, Timanaspis) и частично консолидированным щитом (Thyestes) часто были характерны относительно мелкие размеры. Относительная миниатюризация, была типична, также, для характеризующихся консолидированным щитом бореаспидид (Boreaspis, Belonaspis) и большинства киераспидных остеостраков (Wängsjö, 1952; Janvier, 1985b).

Таким образом, анализ полученных данных по тонкому строению твердых покровов остеостраков позволяет выявить более существенное, чем предполагалось ранее, разнообразие не только в скелетных структурах, но и в типах гистогенезов экзоскелета остеостраков. Подобное разнообразие не позволяет, с нашей точки зрения, согласиться с утверждением, что минерализация тканей покровов у ранних позвоночных проходила однотипно, а также непосредственно проецировать данные по развитию дермальной

составляющей панцирей конкретных рецентных таксонов позвоночных (например, черепах: Ivanov, Cherepanov, 1994; Donoghue et at., 2006, Vickaryous, Sire, 2009) на морфогенез экзоскелета всех представителей исследуемой группы вымерших бесчелюстных (Osteostraci). Вместе с тем, исследования морфогенеза твердых покровов (в том числе, панцирей) ископаемых и рецентных форм позвоночных (Francillon-Vieillot, Buffrenil, Castanet et al., 1990; Ivanov, Pavlov, Cherepanov, 1992; Черепанов, 2005) показали, что распределение кровеносных сосудов в формирующемся интегументе имеет определяющее значение для положения полостей и каналов в костных тканях дермы, направляя рост костной ткани, т. е. система кровеносных каналов ("vasculature") преформирует структуру (архитектуру) костных элементов. Накопленные к настоящему моменту свидетельства по строению наружного скелета остеостраков позволяют предположить, что в данной группе ранних позвоночных положение и структура экзоскелетных элементов панциря (как костных, так и дентиновых) были преформированы распределением составляющих не только сосудистой, но и полигональной (в том числе, сенсорной) систем интегумента. Таким образом, сложность строения наружного скелета остеостраков определяется, в значительной степени, взаимодействием нескольких сложно организованных, иерархически структурированных систем органов. Мы полагаем, что разнообразное и относительно сложное строение интегумента костнопанцирных бесчелюстных, сформировалось в условиях тесно скоординированного развития сосудистой, собственно сенсорной и полигональной систем, при различной степени развития слоев тканей, слагающих экзоскелет, и значительном разнообразии морфологических особенностей строения каждого слоя экзоскелета.

Таким образом, анализ данных, как литературных, так и оригинальных, по морфологии экзоскелета остеостраков показывает, что для таксонов с тессерированным головотуловищным щитом был характерен практически неограниченный рост (*Ateleaspis, Escuminaspis*), у меньшего количества таксонов с консолидированным щитом (*Tremataspis, Timanaspis*) рост был детерминированным. Полученные нами новые данные по экзоскелету различных видов остеостраков указывают на возможность ограниченного роста и регенерации панцирей у остеостраков с частично консолидированным (*Thyestes*) и вторично консолидированным щитом (*Paraungulaspis, Reticulaspis*). Детерминированность и неограниченность роста у остеостраков относительны, поскольку процессы, связанные с формированием и перестройкой панциря, перманентно продолжались в течении всего онтогенетического цикла (всей жизни организма), однако проходили с разной степенью

интенсивности (по достижении размеров, характерных для взрослой стадии данного вида, у детерминированных форм их интенсивность резко падала, у тессерированных — значительно снижалась). На указанных примерах детерминированность роста связана с миниатюризацией. При формировании наружного скелета остеостраков сложность и разнообразие его строения достигались посредством тесной координации развития жестких и мягких структур покровов, прежде всего, полигональной, собственно сенсорной и сосудистой систем интегумента.

Глава 4. Развитие экзоскелета остеостраков в филогенезе

Наиболее древние остатки предполагаемых позвоночных (Vertebrata) известны из раннего кембрия, однако первые достоверные сведения о вертебратах с минерализованным наружным скелетом получены из ордовикских отложений (Иванов, Черепанов, 2004; Sansom, Davies, Coates et al., 2012; Zigaite, Blieck, 2013; Sansom, Randle, Donoghue, 2015). В ордовике и силуре среди ранних позвоночных доминируют бесчелюстные, при этом ордовикские таксоны распространены в прибрежно-морских фациях, тогда как силурийские характерны для морских эпиконтинентальных шельфов, являясь полезными биостратиграфическими индикаторами и надежными маркерами палеоконтинентальных окраин (Zigaite, Blieck, 2013). Наружный скелет ранних позвоночных имеет разнообразное строение и слагается как из мелких составляющих (чешуи, тессеры), так и макроэлементов (пластины, щиты). В ордовике находки позвоночных редки, и, как правило, представлены мелкими фрагментами. Этот факт можно объяснить отсутствием (или редкостью) крупных минерализованных элементов в экзоскелете ранних таксонов (Обручев, 1964; Sansom, 2009b; Janvier, 2015). Кроме того, скудость находок относительно крупных фрагментов наружного скелета позвоночных в ордовикских отложениях, по всей вероятности, объясняется (наряду с другими причинами) слабой консолидированностью микро- или мезомерного экзоскелета древнейших форм. Следует особо отметить, что в последнее время накапливается все больше информации по остаткам беспанцирных ранних позвоночных и современным им группам хордовых (обзор см. Janvier, 2015).

Структуризация метаболических процессов, связанных с образованием наружного скелета у ранних позвоночных, уходит своими корнями в начало кембрия и, возможно, в еще более раннее время. Она происходила параллельно с подобными процессами у других групп организмов скелетной фауны раннего палеозоя в условиях, характерных для указанного времени. Развитие биоты было непосредственно связано с оксигенизацией атмосферы планеты и в значительной степени определялось количеством кислорода в воде (Рожнов, 2013). Так, усиление метаболизма и двигательной активности, характерные для первых челюстноротых, маркируют вероятное повышение уровня кислорода до 10-12% в силуре (Qu, Zhu, Zhao, 2010). Увеличение кислородной составляющей в атмосфере

Земли обусловило не только резкий рост разнообразия водных организмов, но, также, саму возможность конструирования наружных скелетов у ранних позвоночных.

В течение раннего палеозоя основными группами древних позвоночных (в их числе, панцирными бесчелюстными) были «опробованы» различные типы экзоскелетов, от микромерных (чешуи телодонтов) и мезомерных (туловищные пластины гетеростраков, анаспид) до макромерных (панцири гетеростраков) (классификация размерности элементов наружных скелетов дана по Эрвигу: Ørvig, 1951). Особо отметим, что в экзоскелете костнопанцирных бесчелюстных (Ostestraci) представлены элементы всех размерных классов, а именно, микромерные (мелкие чешуи гибкой части плавников и ротожаберной области), мезомерные (чешуи туловища и пластины ротожаберной области) и макромерные (головотуловишные щиты), которые несут на своей поверхности разнообразную скульптуру и имеют различное гистологическое строение. Подобное разнообразие, как в размерах элементов, так и в характерной для них скульптуре и гистохарактеристиках, позволяет, с нашей точки зрения, проследить тенденции развития наружного скелета в отдельных ветвях данной группы ранних позвоночных.

В настоящее время общепринято, что остеостраки представляют собой монофилетическую группу ранних вертебрат. В пользу одного исходного ствола свидетельствует, прежде всего, единый и очень своеобразный план строения, отличающий остеостраков от других групп бесчелюстных и рыб: наличие триады специфических органов (дорсальные медиальное и латеральные поля), взаимное расположение и строение органов орбито-назогипофизного комплекса, наличие многих пар жаберных отверстий и их расположение и др. (Афанасьева, 1991, 2004). Монофилию остеостраков подтверждает также глубина параллелизмов (Татаринов, 1987), приводящих к формированию сходно адаптированных форм в явно различных филетических линиях (*Cephalaspis и Thyestes, Benneviaspis и Parameteoraspis, Tremataspis и Tannuaspis*).

Костнопанцирные бесчелюстные представляют собой группу древних позвоночных, своеобразная морфология которых свидетельствует об особом пути в реализации «агнатного» уровня организации (Афанасьева, 2004). Изучение особенностей строения остеостраков является необходимым для понимания процессов становления разнообразных морфологических и физиологических адаптаций в эволюции первичноводных позвоночных. Данные по остеостракам активно привлекаются для исследования проблемы

происхождения челюстноротых и связанной с ней проблемы морфологических перестроек «агнатного» уровня организации в «гнатостомный», а именно, вопросов возникновения челюстей и связанного с ними озубления, появления парных плавников, жаберных мешков эктодермального происхождения и др. (Новицкая, 1983, 1998, 2004; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986; Mallat, 1981; Reif, 1982; Janvier, 1985b, 1996).

В настоящее время данные об исходной группе остеостраков чрезвычайно малочисленны. Так, следует отметить обнаруженные около столетия назад в ордовикских отложениях Harding Sandstone (Колорадо, США) мелкофрагментарные остатки экзоскелета позвоночного, определенного Денисоном как "Vertebrate Indeterminate A." (Denison, 1967). Эти фрагменты, микростроение которых детально описано М.М. Смит (Smith, 1991), на основании присутствия эмалеподобной ткани, мезодентина и костной ткани в экзоскелете первоначально были отнесены к остеостракам (Sansom, M.P. Smith, M.M. Smith et al., 1995; M.M. Smith, Sansom, M.P. Smith, 1995). Подобная идентификация носит условный характер, поскольку не известна ни одна макрохарактеристика животного, которому принадлежат эти фрагменты. Однако именно для остеостраков среди других бесчелюстных (как и для некоторых челюстноротых позвоночных) характерно наличие мезодентина в поверхностном слое экзоскелета и присутствие костной ткани в его подлежащих частях. В дальнейшем, на основании исследования нового материала и его сравнения с материалом Денисона, ископаемые остатки были переописаны М.М. Смит и И. Сэнсомом, с выделением нового рода Skiichthys с типовым видом S. halsteadi Smith et Sansom, 1997. На основании анализа комплекса гистологических признаков, Skiichthys был отнесен ими, предположительно, к базальным челюстноротым (возможно, плакодермам: Placodermi, акантодам: Acanthodii или к неизвестной группе) (М.М. Smith, Sansom, 1997).

Среди остеостраков группой с наибольшим количеством плезиоморных признаков, которая может расцениваться как ближайшая к анцестральной, в настоящее время следует считать безрогих тессерированных остеостраков, объединенных нами (Афанасьева, 2004) в подотряд **Ateleaspidoidei** отряда Ateleaspidiformes Tarlo, 1967. До недавнего времени архаичный *Ateleaspis* был известен только из раннего венлока Шотландии и венлока - раннего лудлова Oslo Region, Норвегии, силур (Traquair, 1899; Ritchie, 1967; Heintz, 1969; Robertson, 1989; Märss, Ritchi, 1998). В конце девяностых годов двадцатого века остатки представителя этого рода были описаны нами также из лохкова (ранний девон) архипелага Северная Земля (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998), где он представляет собой реликт среди

типичных девонских форм бесчелюстных и рыб. Для него характерны слабо обособленные от туловища грудные плавники, имеющие вид плавниковой складки, относительно слабая консолидированность головотуловищного щита, на всей поверхности которого четко различимы тессеры, а также генерализованный тип скульптуры (мелкие простые бугорки на щите и узкие ребрышки на туловищных чешуях). Другие представители этого подотряда (*Aceraspis, Hirella*) имеют несколько более обособленные от туловища и развитые грудные плавники, а также более консолидированный головотуловищный щит.

Чрезвычайно важным для понимании филогенеза остеостраков стало обнаружение в маазиских слоях яагарахуского горизонта (нижний венлок) о. Сааремаа Эстонии фрагмента экзоскелета остеострака, отнесенного нами (Märss, Afanassieva, Blom, 2014) к роду Ateleaspis, а именно Ateleaspis cf. Ateleaspis tessellata Traquair, 1899. Таким образом, в настоящее время Ateleaspis является наиболее древним обнаруженным (к моменту написания работы) остеостраком. Относительно слабо специализированные безрогие ателеасписподобные формы признаются большинством исследователей наиболее примитивными в группе остеостраков. Для них типичны признаки, определяемые как плезиоморфные для костнопанцирных бесчелюстных, а именно, развитые грудные плавники, длинное туловище с относительно коротким щитом, широко расставленные (не сближенные) орбиты, два дорсальных плавника. У ранних форм экзоскелет был уже хорошо развит, а на поверхности тессерированного щита размещены генерализованные округлые бугорки. К группе безрогих остеостраков также относят более поздний род *Hemicyclaspis*, для которого типичен консолидированный щит с гладкой поверхностью. Для продвинутых безрогих форм, принадлежащих к этому роду, было характерно сильное развитие экзоскелета и консолидация головотуловищного щита за счет хорошо развитого непрерывного поверхностного слоя. Состояние экзоскелета головотуловищного щита у Aceraspis, с его центральной частью, консолидированной вокруг жизненно важных органов (орбит, назогипофизного отверстия и медиального дорсального поля), можно признать переходным состоянием между развитием экзоскелета у Ateleaspis и Hemicyclaspis. Изложенные факты свидетельствуют о том, что в филогенезе данной подгруппы костнопанцирных бесчелюстных происходило дальнейшее усложнение строения экзоскелета, за счет развития поверхностного слоя, включения интер- и интраареальных каналов полигональной системы в твердые ткани покровов, консолидации головотуловищного щита и общего утолщения экзоскелета. В то же время форма головотуловищного щита оставалась относительно постоянной, а именно, для

таксонов этой подгруппы был характерен полуовальный щит с низким дорсомедиальным гребнем.

Одними из самых древних среди костнопанцирных бесчелюстных являются также остеостраки из отложений нижнего силура (верхний венлок) Эстонии. Это шесть родов: *Tremataspis, Saaremaaspis, Oeselaspis, Aestiaspis, Thyestes, Witaaspis,* описанных по целым щитам, а также недавно учрежденные нами по мелкофрагментарным остаткам панцирей *Eldaaspis u Meelaidaspis* (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Головотуловищные щиты остеостраков, принадлежащих к указанным выше шести родам и описанным по макроостаткам, имеют различные очертания и длину, у них развиты или отсутствуют рога, имеется различное количество латеральных полей, значительные различия наблюдаются также в строении наружного скелета (типе скульптуры, степени развития слоев экзоскелета и консолидации экзоскелетных пластинок), т. е. эти таксоны уже имеют черты разнонаправленной специализации. Обнаружение костнопанцирных бесчелюстных с разнообразной морфологией уже в нижнем силуре подтверждает предположения о том, что исходная группа остеостраков могла существовать по крайней мере в ордовике (Обручев, 1964; Афанасьева, 1991, 2004; Sansom, Randle, Donoghue, 2015) и иметь слабоконсолидированный микро- и мезомерный наружный скелет.

В филогенезе остеостраков можно наметить несколько основных линий. Согласно Жанвье (Janvier, 1981, 1985а,b,c), им соответствуют большие монофилетические подгруппы неопределенного таксономического ранга: Thyestidians, Cephalaspidians, Kiaeraspidians, Benneviaspidians и Scolenaspidians. Эти линии были выделены нами в качестве подотрядов: (Афанасьева, 1991, рис. 5). Так, практически все эстонские остеостраки, а также, *Timanaspis* и *Dobraspis* (Россия), *Tyriaspis* (Норвегия) и, вероятно, британский *Sclerodus*, объединены в подотряд **Tremataspidoidei**. Остеостраки этой подгруппы разделяют набор специфических признаков, таких как сходная модель расположения инфраорбитального канала боковой линии (ifc), место разветвления канала sel₁ около латерального поля, наличие пинеальной пластинки, тесно сближенное расположение орбит и органов назогипофизного комплекса, небольшие по площади, узкие дорсальное и латеральные поля. Сравнительно небольшое число таких признаков как длина, форма щита, наличие и степень развития рогов (т.е. во многом носящих адаптивный характер), которые могут быть выделены для характеристики всего подотряда, по-видимому, являются результатом быстрой эволюции Tremataspidoidei (как

и в эволюции всей группы Osteostraci: Обручев, 1964) прослеживаются два основных направления, приводящие к формированию двух, выделенных нами, основных морфоэкологических типов строения: трематаспис-подобного (представители семейства Tremataspididae, Timanaspididae) и цефаласпис-подобного (другие семейства этой подгруппы) (Афанасьева, 1991, 2004; Afanassieva, 1992). С нашей точки зрения, важно отметить мелкие абсолютные размеры практически всех трематаспидоидных остеостраков, резко отличающие их от архаичных ателеаспидоидных форм.

Следует согласиться с Д.В. Обручевым (Обручев, 1964) в том, что, несмотря на архаичный вид Tremataspididae, они не могут быть признаны исходной группой для других остеостраков, поскольку все эти формы (в том числе и *Tremataspis*) были уже достаточно специализированы. Освоение придонно-донных экологических ниш представителями семейства Tremataspididae и их относительно малоподвижный образ жизни обусловили необходимость развития длинного и сравнительно тяжелого панциря, уменьшили значение дорсального и латеральных полей как органов, связанных с сенсорной системой, определили мелкие размеры животных. Очевидно, что Tremataspididae (особенно Tremataspis) являются наиболее примитивными среди остеостраков в гидродинамическом отношении (длинный двояковыпуклый щит, отсутствие грудных плавников и боковых несущих плоскостей (рогов), относительно короткий хвостовой отдел, покрытый утолщенной чешуей, и другие). С другой стороны, такие формы как *Thyestes*, *Procephalaspis* и *Witaaspis*, представляющие иную (или иные) филетическую ветвь (ветви) внутри Tremataspidoidei, имели более совершенную гидродинамическую форму: относительно короткий облегченный щит, более уплощенную вентральную сторону щита, относительно развитые рога (кроме *Witaaspis*) и, возможно (по предположению Жанвье: Janvier, 1984, 1985d), грудные плавники. Эти роды отнесены к различным семействам (Thyestidae Rohon, 1892; Procephalaspididae Stensiö, 1958 и Witaaspididae Afanassieva, 1991) на основании того, что для них характерны особенности строения, таксономическая значимость которых обычно оценивается (Берг, 1940; Stensiö, 1958, Афанасьева, 1991, 2004) на уровне семейства (различающиеся признаки: наличие и степень развития рогов, длина и число пар латеральных полей, степень консолидации щита, приблизительная длина щита и толщина экзоскелета и др.).

Анализ накопленного к настоящему времени материала показывает, что для силурийского пика разнообразия костнопанцирных бесчелюстных, представленных в это время в основном трематаспидоидными остеостраками, характерна значительная вариабельность в строении экзоскелета (в скульптуре и гистологии, толщине панциря), а также уменьшение абсолютных размеров (миниатюризация) в большинстве подгрупп (Tremataspididae, Thyestidae, Witaaspididae). Форма головотуловищного щита оставалась при этом относительно стабильной, для большинства остеостраков был характерен полуовальный (*Procephalaspis, Thyestes, Witaaspis*) или овальный щит (*Tremataspis, Dartmuthia, Aestiaspis* и др.).

Следует отметить, что наряду с подотрядом Tremataspidoidei (рис. 12) нами выделен подотряд **Таппиаspidoidei**, объединенный с первым в отряд Tremataspidiformes Berg, 1937 (Афанасьева, 1991, 2004). В подотряд Tannuaspidoidei входит одно семейство Tannuaspididae Obruchev, 1964 с родом *Tannuaspis* (и, возможно, *Tuvaspis*). Представители этого подотряда четко отличаются от Tremataspidoidei отсутствием пинеальной пластинки, удаленным от орбит назогипофизным отверстием, значительно более широкими латеральными полями. Подобное объединение двух названных групп в один отряд (Д.В. Обручев, подчеркнув аберрантность *Tannuaspis*, объединил семейства Tremataspididae и Tannuaspididae в отряде Tremataspidida: Обручев, 1964) проводится в основном на основе внешнего сходства в форме щита и является, по-видимому, искусственным (и, следовательно, временным). Отмеченное сходство может носить адаптивный характер и являться результатом параллельной эволюции этих групп (Afanassieva, Janvier, 1985). Однако для выяснения этих вопросов необходимы новые данные о строении таннуаспидид, прежде всего об их внутреннем строении и о неизвестных в настоящее время гистохарактеристиках твердых покровов.

Таким образом, в отряд Tremataspidiformes традиционно объединены формы с длинным туловищным щитом и обычно не развитыми рогами и грудными плавниками. Анализ материала показал, что для них характерны также крупные размеры пластинок, покрывающих оралобранхиальную камеру с вентральной стороны щита, небольшие размеры дорсального и латеральных полей, хорошо развитый экзоскелет с разнообразной скульптурой щита (при этом у большинства форм скульптура представлена бугорками различных размеров и формы).

Наиболее совершенными гидродинамическими характеристиками среди остеостраков обладают относительно поздние (нижнедевонские) формы, сходные по типу строения с *Cephalaspis lyelli* Agassiz: виды родов *Cephalaspis* Agassiz, *Mimetaspis* Stensiö, *Pattenaspis* Stensiö, *Parameteoraspis* (Janvier), *Hildenaspis* Janvier. Эти остеостраки



Рис. 12. Схема филогенетических отношений подотрядов костнопанцирных бесчелюстных (Osteostraci).

характеризуются таким набором признаков, как относительно короткий, заостренный по краям щит с уплощенной вентральной стороной, хорошо развитые рога и грудные плавники, единственная пара очень длинных латеральных полей, часто достигающих дистальных частей рогов и не заходящая на интерзональную часть щита, крупная ротожаберная полость, развитая мускулатура длинного туловища, сглаженная скульптура щита (мелкие бугорки или гладкая поверхность щита) и, по-видимому, представляют особую филогенетическую ветвь. Эта ветвь была объединена в отдельную подгруппу остеостраков, которой мы придаем ранг отряда Cephalaspidiformes Berg, 1937, включающего в себя единственный подотряд **Cephalaspidoidei** (Афанасьева, 1991. 2004), характеризующийся ветвящимися у орбит каналами sel₁, отсутствием или слабым развитием пинеальной пластинки, относительно удаленными друг от друга орбитами, обычно узкими латеральными полями, олигобранхиатным типом строения оралобранхиальной камеры. Канал ifc боковой линии известен пока у немногих таксонов цефаласпидоид, но там, где обнаружен, он огибает латерально орбиты, не доходя до назогипофизного отверстия (*Cephalaspis lyelli*).

Среди таксонов, относящихся к этому подотряду, выделяются своими морфологическими особенностями представители рода Parameteoraspis, объединившего около полутора десятков видов. Объединение стольких видов в единственный род, с нашей точки зрения, является искусственным, поскольку некоторые из них различаются такими таксономически значимыми признаками как место расположение отверстий эндолимфатических протоков, ширина интерзональной части щита и другие. Для Parameteoraspis характерен чрезвычайно широкий уплощенный щит полукруглой формы и широкое дорсальное поле, что придает им некоторое сходство с остеостраками рода *Benneviaspis*. Виды этого рода не только характеризовались сходными признаками, таксономический вес которых соответствует уровню семейства, но и, по-видимому, занимали отличные от семейства Cephalaspididae экологические ниши (Афанасьева, 1991, 2004). Эти различия подтверждают точку зрения Э. Майра, отметившего, что «каждое семейство обычно имеет определенный общий облик, различимый с первого взгляда, и все его виды занимают сходные ниши в характерных для них сообществах» (Майр, 1971, с. 117). Таким образом, мы считаем обоснованным выделение нами видов этого рода в особое семейство Parameteoraspididae (Афанасьева, 1991, 2004). К семейству Cephalaspididae отнесен род Cephalaspis (C. lyelli и близкие к нему виды), и, в настоящее время условно, Pattenaspis Stensiö, Hildenaspis Janvier, Mimetaspis Stensiö (у последнего рода, по противоречивым

данным Жанвье: канал sel₁ ветвится на половине пути между орбитой и латеральным полем (Janvier, 1985a), канал sel₁ ветвится рядом с орбитой (Janvier, 1985b); *Pattenaspis* и *Hildenaspis* относительно слабо изучены). Род *Cephalaspis*, в настоящее время по литературным данным объединяющий большое число недостаточно изученных видов, является сборным и нуждается в срочной ревизии.

Мы придерживаемся точки зрения Р. Денисона (Denison, 1951a), полагая, что эта группа остеостраков (*Cephalaspis* и близкие к нему роды, выделенные позднее, в том числе *Parameteoraspis*) объединяет относительно продвинутые формы (Афанасьева, 1991, 2004). Таксономический вес признаков, характерных для остеостраков этой группы, оправдывает ее выделение в отдельный отряд Cephalaspidiformes (длина щита, уплощенность его вентральной стороны, небольшая величина пластинок, покрывающих ротожаберную область, наличие рогов и грудных плавников, форма и протяженность латеральных полей), который, таким образом, включает один подотряд с семействами Cephalaspididae Agassiz, 1843; Parameteoraspididae Afanassieva, 1991, а также, возможно, Pattenaspididae Stensiö, 1958.

В настоящее время имеется сравнительно небольшое количество данных о строении наружного скелета остеостраков группы Cephalaspidoidei. Анализ информации, полученной по их экзоскелету в предшествующие годы (Stensiö, 1927, 1932; Friman, Janvier, 1986) показывает, что для этой группы характерен хорошо развитый консолидированный экзоскелет, имеющий типичное для остеостраков строение. У описанных форм мезодентин поверхностного дентинового слоя слагает отдельные бугорки или сплошную сглаженную поверхность щита, костные средний и базальный слои составляют подлежащие пласты экзоскелета. В экзоскелете хорошо развита система полигональных каналов, представленных интерареальными и интраареальными составляющими, так что у Mimetaspis hoeli и Pattenaspis whitei они образуют единую мелкоячеистую сеть. Сравнение абсолютных размеров выявляет их увеличение в филогенезе параметеораспидид (Parameteoraspis: мелкий *P. dobrovlensis* из лохкова Подолии, Украина — очень крупные *P. gigas* и *P. lata из* прагиена Шпицбергена, Норвегия) и относительную стабильность размерову цефаласпидид. Форма головотуловищного щита при этом остается относительно стабильной (широкий полукруглый щит: Parameteoraspis; полукруглый - узкий полукруглый щит: Cephalaspis, Pattenaspis, Mimetaspis).

В отряд Benneviaspidiformes нами объединены две большие группы девонских остеостраков – Benneviaspidoidei и Scolenaspidoidei, соответствующие двум крупным филогенетическим ветвям (Афанасьева, 1991, 2004). Для остеостраков этого отряда характерны головотуловищные щиты большой площади, различная длина щита (обычно значительная у поздних форм), уплощенная вентральная сторона щита, развитые рога и грудные плавники, большие по площади латеральные поля, часто образующие выступы и лопасти, канал ifc, подходящий к латеральным полям и далеко отстоящий от назогипофизной области.

Линия развития остеостраков, выделенная в подотряд Benneviaspidoidei, привела к появлению в раннем девоне таких высоко специализированных родов, как *Benneviaspis* Stensiö, Boreaspis Stensiö, Hoelaspis Stensiö, Boreaspis Stensiö, Citharaspis Afanassieva, a также, возможно, *Tauraspis* Mark-Kurik et Janvier, *Hapilaspis* Mark-Kurik et Janvier и *Severaspis* Mark-Kurik et Janvier. Для них характерен сильно уплощенный дорсовентрально короткий щит с развитыми грудными плавниками, обширные, часто имеющие сложную форму дорсальное и латеральные поля, хорошо развитый рострум (Boreaspis, Hoelaspis) и рога (вторично утрачены у Citharaspis и, возможно, Hapilaspis), сглаженная скульптура щита, по-видимому, хорошо развитая мускулатура туловища. По некоторым из этих признаков (развитые рога и плавники, сглаженная скульптура щита) они сходны с некоторыми цефаласпидиформными остеостраками, однако резко отличаются от них такими таксономически весомыми признаками, как место ветвления канала sel, расположение канала ifc боковой линии, размеры и форма латеральных полей, образующих развитые заднебоковые лопасти. Собственно бенневиаспидиды отличаются от цефаласпидиформ также наличием крупных пор на сглаженной поверхности головотуловищного щита. Наиболее специализированы поздние представители Benneviaspididae, характеризующиеся чрезвычайно обширными полями (Benneviaspis maxima (Wängsjö, 1952), B. zychi Afanassieva, 1989, B. urvantsevi Mark-Kurik et Janvier, 1995). Известные представители семейства Boreaspididae имели малые абсолютные размеры (длина щита 1-2 см), в то время как сосуществовавшие с ними Benneviaspididae приобрели размеры, близкие к максимальным для этой группы бесчелюстных (Benneviaspis maxima, нижний прагиен, длина щита 12,5 см, ширина щита 30 см). Представители рода *Citharaspis*, входящие в последнее семейство, по многим характеристикам сходны с *Benneviaspis* (в том числе по основным пропорциям щита). Утрата рогов у *Citharaspis* представляет собой, с нашей точки зрения, вторичное явление (Афанасьева, 1991, 2004).

Таким образом, в подотряд Benneviaspidoidei включены сильно уплощенные дорсовентрально формы с обычно не развитой пинеальной пластинкой, с каналом sel, ветвящимся на полпути к латеральному полю или рядом с ним, имеющие ортобранхиатный тип строения оралобранхиальной камеры, с равными по величине гипофизной и назальной частями назогипофизного отверстия, с гладкой поверхностью щита. В этот подотряд объединены три семейства: Benneviaspididae Denison, 1951; Boreaspididae Stensiö, 1958; Hoelaspididae Stensiö, 1958, признаваемые современными палеоихтиологами (Janvier, 1977, 1985b, Афанасьева, 1991, 2004) и различающиеся такими признаками, как наличие или отсутствие ростра, степень развития рогов, ширина дорсального поля, форма латеральных полей, степень развития перихондрального окостенения. Выделенные семейства, по-видимому, соответствуют трем филогенетическим ветвям Benneviaspidoidei, существовавшим одновременно в раннем девоне. На территории Украины, в Подолии, семейство Benneviaspididae представлено родами Benneviaspis и Citharaspis. К этому семейству, по-видимому, также относятся ранние британские виды, ранее причислявшиеся к роду Benneviaspis: "B." anglica Stensiö, 1932; "B." lankesteri Stensiö, 1932; "B." platessa Wängsjö, 1952. У перечисленных видов, по данным Стеншё и Жанвье, в среднем слое экзоскелета присутствуют радиальные каналы (Stensiö, 1932; Janvier, 1985b), кроме того, у "B." lankesteri имеется пинеальная пластинка. Согласно Жанвье (Janvier, 1985b), в эволюции этой группы наблюдается тенденция к исчезновению радиальных каналов и пинеальной пластинки, поскольку развитая пинеальная пластинка и наличие радиальных каналов, по мнению этого автора – плезиоморфные признаки для остеостраков.

Проведенное нами исследование строения бенневиаспидоидей на примере относительно позднего вида *Benneviaspis zychi* Afanassieva, 1989 (верхний прагиен, Подолия) и сравнение его с другими бенневиаспидидами показало, что для поздних представителей группы характерно увеличение абсолютных размеров головотуловищного щита и его дальнейшая консолидация (отсутствие отдельной пинеальной пластинки и радиальных каналов, представленных у ранних таксонов), увеличение площади дорсального и латеральных полей, относительное разнообразие в размерах и направленности корнуальных выростов (вплоть до их полного отсутствия у видов рода *Citharaspis)*. Вместе с тем, в целом для всей группы бенневиаспидоидных остеостраков (п/отр. *Benneviaspidoidei)* типично большое разнообразие в форме и размерах головотуловищных щитов. Так, если для представителей семейства бенневиаспидид (Benneviaspididae) были характерны крупные

абсолютные размеры и широкие щиты с закругленным передним краем, то для бореаспидид (Boreaspididae) были типичны мелкие абсолютные размеры и узкие головотуловищные щиты с развитым рострумом; и у тех, и у других экзоскелет был относительно редуцирован, при этом у бореаспидид его малая толщина, по-видимому, была компенсирована значительной толщиной хорошо развитого эндоскелета. Для аберрантных *Tauraspis, Severaspis* и *Hapilaspis* Mark-Kurik et Janvier, 1995 характерны чрезвычайно разнообразные очертания щита (парные передние отростки, одинарный рострум, закругленный передний край, соответственно; корнуальные выросты различной длины и направленности, вплоть до их практически полного отсутствия у *Hapilaspis*) и относительно мелкие размеры, данные о тонком строении экзоскелета этих таксонов в настоящее время отсутствуют.

В филогенезе остеостраков многочисленные ответвления дала еще одна из рассматриваемых здесь групп, выделенная нами в подотряд **Scolenaspidoidei** (Афанасьева, 1991). Для этих остеостраков характерен массивный, выпуклый дорсально щит, развитые рога (обычно неширокие и утолщенные) и грудные плавники, развитая пинеальная пластинка, крупный дорсомедиальный гребень, бугорки средних - крупных размеров. К этой группе отнесены многие подольские формы: достигавшие значительных размеров *Tegaspis* Wängsjö и *Diademaspis* Janvier (длина щита – до 25 см), среднеразмерный *Ukrainaspis* Sansom (длина щита — около 10 см), и сравнительно некрупные *Victoraspis* Carlsson et Blom, *Stensiopelta* Denison и *Zychaspis* Janvier (последний несколько сходен формой щита и сравнительно большой длиной латеральных полей с остеостраками подотряда Cephalaspididoidei).

Таким образом, подотряд Scolenaspidoidei объединяет формы с выпуклым дорсально щитом, обычно с развитой пинеальной пластинкой, с ветвящимся на половине пути к латеральному полю каналом sel₁, имеющие ротожаберную камеру олигобранхиатного типа строения. По данным Жанвье (Janvier, 1985b), для остеостраков этой группы характерно назогипофизное отверстие, гипофизная часть которого по величине превышает назальную, выступающий дорсомедиальный гребень (или отросток), несколько расширенные в своих передних частях латеральные поля, скульптура в виде крупных ребристых бугорков. В этот подотряд входят выделенное Стеншё (Stensiö, 1958) семейство Zenaspididae, включающее роды *Zenaspis* Lankester, 1870; *Diademaspis* Janvier, 1985 и, возможно, *Tegaspis* Wängsjö, 1952, и выделенное нами семейство Scolenaspididae Afanassieva, 1991, объединяющее роды *Scolenaspis* Jarvik, 1954, *Stensiopelta* Denison, 1951, *Machairaspis* Janvier, 1985, *Zychaspis* Janvier, 1985, *Ukrainaspis* Sansom, 2009, и *Victoraspis* Carlsson et Blom, 2008.

Сравнение имеющихся данных показывает, что для представителей семейства Scolenaspididaeв филогенезе характерна относительная стабильность в абсолютных размерах головотуловищного щита (средний размерный класс) при увеличении разнообразия в форме и длине корнуальных выростов (рогов). Так, среднеразмерный *Victoraspis* из верхнего прагиена Подолии демонстрирует наиболее длинные корнуальные выросты, известные среди остеостраков. Для представителей семейства Zenaspididae характерно увеличение абсолютных размеров щита при сохранении относительного разнообразия в форме и длине рогов. Для родов зенаспидид, известных из лохкова (Tegaspis, Diademaspis), характерны средние-крупные размеры головотуловищного щита, у поздних представителей рода Zenaspis (Z. major, Z. podolica) из верхнего прагиена Подолии щит достигает наиболее крупных абсолютных размеров в данной подгруппе остеостраков. Анализ имеющихся данных по экзоскелету Scolenaspidoidei показывает, что и для ранних, и для поздних родов остеостраков этой группы характерна скульптура, представленная разноразмерными (обычно сравнительно крупными) бугорками, и тессерированность головотуловищного щита, выраженная у различных таксонов в разной степени. У таксонов со сглаженной поверхностью панциря и мелкими бугорками (например, Zychaspis) тессерированность может проявляться лишь в полигональности среднего слоя экзоскелета.

О тонком строении экзоскелета остеостраков, принадлежащих к группе Scolenaspidoidei, известно сравнительно немного. Данные по гистологии твердых покровов нижнедевонских *Zenaspis* из Великобритании и *Tegaspis* из Норвегии свидетельствуют об умеренном развитии их наружного скелета, сложенного в основном костными тканями среднего и базального слоев. Вместе с тем, следует отметить, что их экзоскелет укреплен многочисленными массивными бугорками, размещенными на поверхности головотуловищного щита и сложенными хорошо развитой мезодентиновой тканью. Отсутствие данных по тонкому строению наружного скелета у более поздних форм зенаспидоид не позволяет провести сравнение на данном этапе изучения группы, однако сильное развитие ребер жесткости головотуловищного щита (его утолщенных краев и рогов, дорсомедиального гребня) свидетельствует о сохранении тенденции на дальнейшее укрепление конструкции щита в филогенезе.

Аналих имеющихся данных показывает, что на протяжении своей эволюционной истории остеостраки по крайней мере дважды достигали наибольшего разнообразия — в середине силура (Tremataspidoidei) и начале девона (Benneviaspidoidei, Scolenaspidoidei).

Наибольшее количество разнообразных по строению силурийских форм описано из соответствующих отложений о. Сааремаа, Эстония. Всего к настоящему времени описано 18 видов эстонских остеостраков, принадлежащих к 12 родам, (кроме того, один род и один вид в открытой номенклатуре) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Из отложений роотсикюлаского горизонта (гомериан, нижний силур) известно 8 родов: Tremataspis, Thyestes, Saaremaaspis, Oeselaspis, Witaaspis, Aestiaspis, Eldaaspis, Meelaidaspis. Эти формы характеризуются разнообразной морфологией. Среди них имеются роды с длинным консолидированным головотуловищным щитом (Tremataspis, Saaremaaspis, Oeselaspis) и укороченным слитным (Witaaspis), часть родов характеризуется щитом переходного типа со слившимися чешуями, идентифицируемыми по всему щиту (Aestiaspis) или только в его задней части (Thyestes). Из отложений паадлаского горизонта (верхний силур) происходят остатки остеостраков, принадлежащих к следующим 8 родам: Tremataspis, Thyestes, Saaremaaspis, Oeselaspis, Procephalaspis, Dartmuthia, Eldaaspis, Tahulaspis. В отложениях куресаареского горизонта и каугатумаского горизонта обнаружены Tahulaspis и Dartmuthia, в последнем горизонте к ним присоединяется Ohesaareaspis. Из отложений охесаареского горизонта происходит самый поздний известный (на момент написания работы) эстонский остеострак, отнесенный нами к новому роду Ohesaareaspis, учрежденному на мелкофрагментарном материале. Следует также отметить, что мелкофрагментарные остатки остеостраков неизвестной видовой и родовой принадлежности обнаружены в отложениях всех горизонтов от низов роотсикюлаского горизонта до верхов охесаареского горизонта (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Как было отмечено нами выше, для трематаспидоидных остеостраков характерен уход в мелкий размерный класс и строение тела, типичное для донных форм, а именно, размещенные дорсально сближенные орбиты и сглаженная вентральная поверхность щита. У наиболее специализированных форм (*Tremataspis*, *Dartmuthia*, *Timanaspis*) очень длинный овальный щит был лишен парных плавников.

Чрезвычайно интересным набором признаков характеризуется *Aestiaspis viitaensis*, представляющий собой один из наиболее древних видов остеостраков, остатки которого встречаются в нижне- и верхнесилурийских отложениях, начиная с вийтаских слоев роотсикюлаского горизонта в верхнем венлоке о. Сааремаа. Жанвье и Лельевр в кратком диагнозе этого вида и рода отметили его в качестве очень мелкого и примитивного представителя семейства ("a very small primitive Tremataspididae": Janvier, Lelievre, 1994,

с. 123). Мы полагаем, что наружный скелет A. viitaensis представляет собой пример редкого в этой группе позвоночных переходного состояния экзоскелета от дискретных чешуй к консолидированному щиту. Удлиненный щит A. viitaensis с дорсальной стороны консолидирован в своей цефалической части. Следы поперечной сегментации хорошо различимы в постцефалической части щита. Сегменты представлены рядами сросшихся чешуй, при этом сегментация становится более выраженной по направлению к туловищной части щита. По ребрам жесткости щита проходят гребни, укрепленные группами относительно крупных удлиненных бугорков (обычно одним центральным и парой боковых), расположенных в виде чешуй. Все пространство между ними заполнено более мелкими удлиненными бугорками, местами также сгруппированными в виде отдельных чешуй. Именно эти чешуи маркируют места расположения сросшихся пластинок щита. На гистологическом уровне это подтверждается типом расположения каналов, гомологичных, с нашей точки зрения, радиальным. Таким образом, строение панциря Aestiaspis чрезвычайно интересно и позволяет сделать выводы о возможных путях развития экзоскелета в филогенезе как собственно трематаспидид, так и остеостраков в целом, подтверждая положение Обручева (1964) о том, что панцири древнейших позвоночных были образованы путем слияния мелких первичных элементов (Афанасьева, Мярсс, 2014).

Недавно проведенное нами исследование другого силурийского остеострака, *Timanaspis kossovoii* из верхнесилурийских отложений Северного Тимана (Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009), выявило значительные отличия этой формы от типичных трематаспидид на гистологическом уровне. Для него характерен экзоскелет, сложенный плотной костной тканью, в которой не обнаружены типичные полости костных клеток, особый тип мезодентина, отсутствие поровых полей или перфорированных септ в среднем слое, отсутствие следов полигональной системы в распределении тканей экзоскелета. Эти данные подтверждают точку зрения Д.В. Обручева (Коссовой, Обручев, 1962) об особом положении этого рода среди трематаспидид (подсемейство Timanaspidinae Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962) и позволяют обосновать выделение его в отдельное семейство Timanaspididae. В отличие от *Timanaspis,* остеостраки рода *Aestiaspis* демонстрируют комплекс признаков, характерных для экзоскелета трематаспидоидных форм с длинным консолидированным щитом: наличие поровых полей, хорошо развитой канальной системы, типичного мезодентина и клеточной костной ткани, и являются представителями семейства Tremataspididae. В месте с тем, такие признаки как очень малые абсолютные размеры,

одна пара латеральных полей, сегментированность головотуловищного щита, выпуклая вентральная сторона щита, особый тип скульптуры, с нашей точки зрения, позволяют выделять их в отдельное подсемейство Aestiaspidinae Afanassieva, 1996 внутри семейства трематаспидид.

Для наиболее ранних известных остеостраков (Ateleaspis) происходящих из нижнего силура (нижний венлок, яагарахуский горизонт) о. Сааремаа и Шотландии, и для наиболее поздних (Escuminaspis Ørvig, 1957; Levesquaspis Arsenault et Janvier, 1995) — из верхнедевонских отложений лагерштетта Мигуаша (фран, формация Эскуминак) Квебек, Канада (Arsenault, Janvier, 1995) характерен хорошо развитый экзоскелет, выраженная тессерированность головотуловищного щита, наличие скульптуры из бугорков (у *Levesquaspis* скульптура плохо сохранилась, отмечено вероятное присутствие мелких бугорков на вентральной стороне щита, по Janvier, Arsenault, 1996). Однако отмеченное сходство носит поверхностный характер, а сравнение гистоструктур выявляет принципиальное различие в строении наружного скелета. У Ateleaspis все три слоя, слагающие экзоскелет, хорошо развиты. Поверхностный слой представлен мезодентином, имеющим типичное строение, средний слой слагается костной тканью, включающей в себя полости остеоцитов (клеточная костная ткань), радиальные каналы в экзоскелете присутствуют, но развиты умеренно, базальный слой у дефинитивных особей хорошо развит. У *Escuminaspis* три слоя, слагающие экзоскелет, имеют различную степень развития. Поверхностный слой хорощо развит в бугорках, сложен мезодентином двух типов строения — поверхностным паллиальным и внутренним остео-мезодентином (по Эрвигу: Ørvig, 1958, 1967), т.е. в приповерхностных отделах бугорков имеет строение близкое к ортодентину, а в центральных — к остеодентину. Клеточная костная ткань среднего слоя не развита, под бугорками расположены мощные многослойные радиальные каналы, организующие ткани которых слагают основную толщину тессер щита. Базальный слой экзоскелета развит сравнительно слабо. Таким образом, состояние наружного скелета *Escuminaspis* не является рекапитуляцией предшествующего состояния экзоскелета у Ateleaspis, а конечный результат (а именно, хорошо развитый наружный скелет, представленный тессерированным щитом, покрытым бугорками) у этих двух форм достигается различным образом, с помощью разной степени развития слоев экзоскелета, наличия или отсутствия его конкретных структур, а также тканей, имеющих различные гистохарактеристики.

Для остеостраков характерны продвинутые черты строения, сближающие их с челюстноротыми, а именно, наличие развитых парных грудных плавников, относительно развитого мозга (в том числе, наличие мозжечка, вероятно, скоррелированное с предыдущим признаком), клеточной костной ткани. Вместе с тем, наличие характерной для остеостраков синапоморфии, а именно, дорсальных (медиального и латеральных) полей, тесно связанных с мозгом, а также всего уникального комплекса признаков, с нашей точки зрения, выводит их из числа возможных предков челюстноротых. Остеостраки «выбрали» максимум, возможный для морфогенетического уровня бесчелюстных, развивая заложенный в них потенциал позвоночных, что позволило им успешно конкурировать с другими организмами (в том числе, другими группами первичноводных позвоночных) в течение миллионов лет. Можно предположить, что именно отсутствие главной морфогенетической способности в эволюции позвоночных этого времени (в процессе гнатостоматизации), а именно способности (и возможности) сконструировать челюсти, позволяющие активно захватывать пищу, поставило их в разряд эволюционных аутсайдеров и, под давлением естественного отбора, привело к полному вымиранию группы.

Известно, что систематика остеостраков базируется как на морфологии наружного скелета (общая морфология, строение экзоскелета), так и на строении внутренних органов, доступных для изучения вследствие наличия развитых перихондральных окостенений (эндоскелет). Однако на палеонтологическом материале степень сохранности экзо- и эндоскелета у разных форм обычно различна (например, эстонские и подольские остеостраки), что затрудняет сопоставление форм и осложняет решение систематических проблем. Кроме того, таксономический вес признаков оценивается исследователями (а иногда одним и тем же автором в разное время) неодинаково. Иногда для всей группы абсолютизируется единственный признак или группа признаков. Это приводит к появлению резко различающихся классификаций (например, классификации Стеншё 1927 и 1958 годов, классификации Денисона, Обручева, Жанвье и Р. Сэнсома, представляющая собой развитие взглядов Жанвье: Stensiö, 1927, 1958; Denison, 1951а; Обручев, 1964; Janvier, 1981, 1985b, с, 1996; Sansom, 2008, 2009а). Помимо этого, к расхождению во взглядах приводит отсутствие данных об исходной группе остеостраков и выживших потомках (рецентных формах).

В обобщающих работах последних лет (в том числе, с проведением обширного кладистического анализ группы: Sansom, 2009a; Keating, Sansom, Purnell, 2012), отмечено существование значительного количества переходных состояний (форм) между подгруппами

остеостраков, что, по мнению исследователей, осложняет в значительной степени систематизацию группы. Действительно, для костнопанцирных бесчелюстных характерна большая пластичность морфогенеза, проявляющаяся, в том числе, в существовании различных конфигураций щитов и переходных форм между ними. В этой связи, с нашей точки зрения, особенно важное значение для этой группы ранних позвоночных приобретает использование в систематических целях более полного набора признаков, связанных с экзоскелетом остеостраков, касающихся, в том числе его, морфогенеза, который не был учтен в работах предшественников. Так, на основании проведенных нами исследований, можно заключить, что, несмотря на существующее разнообразие скульптуры и гистологического строения, у остеостраков каждая крупная филетическая ветвь развивала единый морфогенетический тип (тренд) строения экзоскелета (например, уни- или биполярную модель вертикального роста), который, в свою очередь, мог реализоваться определенным набором (спектром) проявлений.

Ранеенамибылопредложенонаиболеецелесообразнымдляостеостраковиспользовать в диагнозах таксонов разного ранга относительно полный комплекс признаков, касающихся как внешней, так и внутренней морфологии, на разных уровнях обобщения (Афанасьева, 1991, 2004). Таким образом, связи между подгруппами реконструируются не на основе отдельных (иногда редко сохраняющихся) деталей строения, а на комплексах признаков **экзо- и эндоскелета**, дающих относительно полную информацию о строении животного. Кроме того, в данные комплексы введены гистохарактеристики, отражающие особенности микростроения экзоскелета конкретных форм. Это делает возможным сопоставление и определение разноразмерного ископаемого материала. Опыт исследований показывает, что данные комплексы признаков успешно используются при определении материала по мелкофрагментарным остаткам скелета ранних бесчелюстных позвоночных (Афанасьева, Мярсс, 1997, 2014; Afanassieva, 2000а; Maärss, Afanassieva, Blom, 2014).

Исторически сложилось, что наиболее крупные группы среди остеостраков выделяются по общей форме панциря и наличию или отсутствию рогов и плавников (например, Cephalaspides, по Агассиц (Agassiz, 1835): короткий подковообразный щит, наличие рогов и плавников; Tremataspides: длинный овальный щит, отсутствие рогов и плавников). Позже деление усложнилось, поскольку были подключены такие признаки, как количество и длина латеральных полей (Берг, 1940), количество подходящих к ним каналов, относительная длина различных частей щита (Denison, 1951a), строение ротожаберной

полости (Stensiö, 1958), место ветвления канала sel₁ (Janvier, 1981, 1985а,b). Изучение остеостраков, найденных на территории России и сопредельных стран (Афанасьева, 1991, 2004), позволило нам прийти к заключению, что для выделения таксонов в ранге отряда наиболее целесообразно использование следующего комплекса признаков: общая длина головотуловищного щита, уплощенность его вентральной стороны, величина пластинок, покрывающих ротожаберную область, наличие грудных плавников и рогов, число пар латеральных полей, их общая длина и расположение, число пар каналов, подходящих к латеральным полям, характер развития скульптуры (хорошо развитый – слабо развитый), общий тип скульптуры. Таким образом, для выделения таксонов высокого таксономического ранга используются комплексы признаков (общая морфология, экзо- и эндоскелет), часть которых сравнительно устойчива, т.е. характеризуется относительно малым темпом эволюции.

В диагнозах таксонов ниже отрядного уровня уточняются характеристики, указанные для отрядов, и вводятся признаки, отражающие эволюционные процессы, характерные для конкретных подгрупп. Так, диагнозы подотрядов включают признаки, отражающие эволюционные тенденции, характерные для отдельных крупных филогенетических ветвей остеостраков. Например, для Benneviaspidoidei характерна значительная дорсовентральная уплощенность щита, широкие рога и сглаженная поверхность наружного скелета, а для Scolenaspidoidei – выпуклый дорсально щит, утолщенные узкие рога и края щита, обычно хорошо развитый дорсомедиальный гребень, наличие множества бугорков на поверхности экзоскелета. Вместе с тем, для всех подотрядов выделены такие относительно устойчивые признаки, как расположение инфраорбитального канала боковой линии, место ветвления канала sel₁, наличие и степень развития пинеальной пластинки, относительные размеры гипофизной и назальной частей назогипофизного отверстия, наличие дорсомедиального гребня, тип строения ротожаберной полости и другие.

В диагнозах семейств и подсемейств конкретизируются диагностические признаки подотрядного уровня, определяется состояние альтернативных характеристик (рога развиты/ не развиты), вводятся приблизительные размеры головотуловищных щитов, пропорции щита и его составляющих (рис. 1), указывается определенный тип скульптуры (размерный класс и расположение бугорков), уточняется характер развития экзоскелета (наличие и степень развития трех слоев), вводятся новые признаки (боковая кайма, рострум и т.д.), типичные для этой подгруппы. В диагнозах родов и видов особенно важное значение

приобретают характеристики экзоскелета. В диагнозах родов приводятся данные по развитию отдельных слоев экзоскелета, четко определяется конкретный тип скульптуры, наличие перфорированных перегородок, поровых полей, радиальных каналов и сосудистых сплетений. В диагнозах видов уточняются детали строения экзоскелета и скульптуры щита (размер бугорков, характер размещения поверхностных пор и их размерный класс, расположения микроотверстий в перфорированных септах, особенности микрорельефа).

Очевидно, что в различных подгруппах остеостраков в диагнозах таксонов будут значимы различные признаки (комплексы признаков). Так, морфологические характеристики, отражающие разнообразие строения экзоскелета у трематаспидных остеостраков, не могут быть задействованы в диагнозах подгрупп с более монотонным строением наружных покровов (Cephalaspidoidei, Benneviaspidoidei).

Появление новых данных по уже описанным формам и открытие новых форм неизбежно приводят к изменениям в комплексах признаков. Таким образом, система остеостраков, являясь составной частью классификационной системы ископаемых и нынеживущих организмов, представляет собой изменяющуюся и постоянно развивающуюся структуру.

С учетом вышеизложенного на территории России и сопредельных стран нами установлено присутствие следующих таксонов костнопанцирных бесчелюстных позвоночных, монографическое описание которых приведено в Систематической части (см. Приложение) данной работы:

Подкласс Osteostraci

Отряд Ateleaspidiformes

Подотряд Ateleaspididoidei Семейство Ateleaspididae Traquair, 1899 Род Ateleaspis Traquair, 1899 Ateleaspis cf. Ateleaspis tessellata Traquair, 1899 Ateleaspis sp.

Отряд Tremataspidiformes

Подотряд Tremataspidoidei

Семейство Tremataspididae Woodward, 1891

Подсемейство Tremataspidinae Woodward, 1891

Род Tremataspis Schmidt, 1866

T. schmidti Rohon, 1892

T. mammillata Patten, 1931a T. milleri Patten, 1931a T. rohoni Robertson, 1938a T. obruchevi Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998 T. perforata Märss, Afanassieva, Blom, 2014 Tremataspis sp. Подсемейство Dartmuthiinae Robertson, 1935 Род Dartmuthia Patten, 1931a D. gemmifera Patten, 1931a D. procera Märss, Afanassieva, Blom, 2014 *Dartmuthia* sp. Род Saaremaaspis Robertson, 1938a S. mickwitzi (Rohon, 1892) Saaremaaspis aff. S. mickwitzi (Rohon, 1892) Род Oeselaspis Robertson, 1935a O. pustulata (Patten, 1931a) Oeselaspis sp. Подсемейство Aestiaspidinae Afanassieva, 1996 Род Aestiaspis Janvier et Leliévre, 1994 A. viitaensis Janvier et Leliévre, 1994 Aestiaspis aff. A. viitaensis Janvier et Leliévre, 1994 ? Aestiaspis viitaensis Janvier et Leliévre, 1994 ? Aestiaspis sp. Подсемейство incertae sedis Род Dobraspis Mark-Kurik et Janvier, 1997 D. uralensis Mark-Kurik et Janvier, 1997 Семейство Timanaspididae Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962 Род Timanaspis Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962 T. kossovoii Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962 Семейство Thyestidae Rohon, 1892 Род Thyestes Eichwald, 1854 T. verrucosus Eichwald, 1854 Thyestes sp. Семейство Procephalaspididae Stensiö, 1958 Род Procephalaspis Denison, 1951a P. oeselensis (Robertson, 1939a) Procephalaspis aff. P. oeselensis (Robertson, 1939)

? Procephalaspis oeselensis (Robertson, 1939) Семейство Witaaspididae Afanassieva, 1991 Род Witaaspis Robertson, 1939b W. schrenkii (Pander, 1856) Семейство incertae sedis Род Septaspis Afanassieva, 2000 S. pectinata Afanassieva, 2000 Род Tahulaspis Märss, Afanassieva, Blom, 2014 T. ordinata Märss, Afanassieva, Blom, 2014 T. praevia Märss, Afanassieva, Blom, 2014 Род Eldaaspis Märss, Afanassieva, Blom, 2014 E. miklii Märss, Afanassieva, Blom, 2014 Подотряд Tannuaspidoidei Семейство Tannuaspididae Obruchev, 1964 Род Tannuaspis Obruchev, 1956 T. levenkoi Obruchev, 1956 Tannuaspis cf. T. levenkoi Obruchev, 1956 Род *Tuvaspis* Obruchev, 1956 T. margaritae Obruchev, 1956 Отряд Cephalaspidiformes Подотряд Cephalaspidoidei Семейство Cephalaspididae Agassiz, 1843 Род Mimetaspis Stensiö, 1958 M. glazewskii Janvier, 1985 M. concordis Voichyshyn, 1994 Род Pattenaspis Stensiö, 1958 P. rogalai (Balabai, 1962) Семейство Parameteoraspididae Afanassieva, 1991 Род Parameteoraspis (Janvier, 1981) P. dobrovlensis Afanassieva, 1991 Order ?Cephalaspidiformes Семейство incertae sedis Род Meelaidaspis Märss, Afanassieva, Blom, 2014 M. gennadii Märss, Afanassieva, Blom, 2014 Род Ohesaareaspis Märss, Afanassieva, Blom, 2014 O. ponticulata Märss, Afanassieva, Blom, 2014 Отряд Benneviaspidiformes

Подотряд Benneviaspidoidei

Семейство Benneviaspididae Denison, 1951

Род Benneviaspis Stensiö, 1927

B. whitei Belles-Isles et Janvier, 1984

B. zychi Afanassieva, 1989

B. talimaae Afanassieva, 1990

B. urvantsevi Mark-Kurik et Janvier, 1995

Род Citharaspis Afanassieva, 1989

C. polonica (Belles-Isles et Janvier, 1984)

C. junia Afanassieva, 1989

Род Tauraspis Mark-Kurik et Janvier, 1995

T. rara Mark-Kurik et Janvier, 1995

Род Hapilaspis Mark-Kurik et Janvier, 1995

H. apheles Mark-Kurik et Janvier, 1995

Род Severaspis Mark-Kurik et Janvier, 1995

S. rostralis Mark-Kurik et Janvier, 1995

Подотряд Scolenaspidoidei

Семейство Scolenaspididae Afanassieva, 1991

Род Zychaspis Janvier, 1985

Z. siemiradzkii Janvier, 1985

Z. granulata Voichyshyn, 1998

Z. concinna Voichyshyn et Solodkyi, 2004

Z. elegans (Balabai, 1962)

Zychaspis sp. 1

Род Ukrainaspis Sansom, 2009

U. kozlowskii (Zych, 1937)

Род Stensiopelta Denison, 1951

S. pustulata Janvier, 1985

Род Victoraspis Carlsson et Blom, 2008

V. longicornualis Carlsson et Blom, 2008

Scolenaspididae incertae genus

"Cephalaspis" microlepidota Balabai, 1962

"Cephalaspis" djurinensis Balabai, 1962

Семейство Zenaspididae Stensiö, 1958

Род Zenaspis Lankester, 1870

Z. podolica (Balabai, 1962)

Z. major (Balabai, 1962)

Z. dzieduszyckii Voichyshyn, 2006

Z. kasymyri Voichyshyn, 2011

Род Diademaspis Janvier,1985

D. stensioei Afanassieva, 1989

Род Tegaspis Wängsjö, 1952

T. waengsjoei Belles-Isles et Janvier, 1984

Osteostraci incertae sedis

Род *Ilemoraspis* Obruchev, 1961

I. kirkinskayae Obruchev, 1961

Род Reticulaspis Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013

R. menneri Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013

Род *Paraungulaspis* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013 *P. arctoa* (Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998)

Род Nucleaspis Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013

N. unica Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013

Род Balticaspis Lyarskaya, 1981

B. latvica Lyarskaya, 1981

Род Afanassiaspis Otto et Laurin, 2001

A. porata Otto et Laurin, 2001

Глава 5. Маркирование морфогенетических процессов в интегументе остеостраков и основные закономерности формирования экзоскелета у ранних позвоночных

При исследовании гистологического строения экзоскелета остеостраков разных видов нами были выявлены различия в форме и положении полостей клеток одонтоцитов и размещении дентиновых канальцев в ткани мезодентина твердых структур интегумента, а именно, в бугорках и в фрагментах объемной сети, размещенных на поверхности головотуловищных щитов (Афанасьева, 2016).

В б у г о р к а х типичного строения полости клеток и соединяющие их канальцы имеют форму и расположение, характерное для ткани мезодентина в структурах подобного типа (см. главу «Морфология экзоскелета остеостраков»). У исследованного нами *Reticulaspis menneri* верхняя часть бугорков головотуловищного щита пронизана сетью трубочек с редкими полостями одонтоцитов. В относительно крупных бугорках экзоскелета у этого вида (рис. 13*a*) дентиновые трубочки отходят от полостей каналов сосудистого сплетения, расположенного в центре бугорка, и расходятся центробежно к поверхности бугорка, т.е. размещены радиально (рис. 14*a*). Полости одонтоцитов более многочисленны в центральных частях бугорка и редки в его приповерхностных отделах. Дентиновые канальцы образуют многочисленные анастомозы и становятся более узкими в приповерхностных частях, где образуют тонкую сеть, которая открывается на поверхности бугорка микроотверстиями.

Для о бъем н о й с е т и, расположенной на поверхности головотуловищного щита *R. menneri*, характерна удлиненная форма полостей клеток и их размещение вдоль продольной оси трубчатого элемента сети (рис. 13*б*). Соединяющие их дентиновые трубочки размещены так же продольно, их диаметр и расположение становятся сходным с таковыми в типичных бугорках лишь у самой поверхности исследуемого элемента сети. Подобное положение и форма полостей и трубочек свидетельствуют о существовании механических сил натяжения в пласте мягких тканей, формировавших жесткие структуры покровов (в данном случае, объемную дентиновую сеть поверхностного слоя) в процессе онтогенеза. Необходимо учитывать, что некоторые полости внутри исследованного элемента могли быть вторично изменены в результате деятельности паразитов при инвазии исследуемого ископаемого материала. Однако даже в этом случае, с нашей точки зрения, произошло лишь изменение размеров полостей (предположительное увеличение), в то время как взаимная



Рис. 13. Вертикальные шлифы экзоскелета щита *Reticulaspis menneri* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa: *a* – через бугорок (экз. ПИН 4766/30-1) (масштаб – 10 мкм); *б* – через трубчатый фрагмент сети (экз. ПИН 4766/30-3) (Афанасьева, 2016) (масштаб – 5 мкм).



Рис. 14. Схемы расположения полостей одонтоцитов в скульптурных элементах экзоскелета остеостраков: *a* – в бугорке, *б* – в трубчатом фрагменте сети (Афанасьева, 2016).

ориентация и приблизительная форма полостей и трубочек сохранились, что позволяет с уверенностью судить о прижизненных напряжениях внутри тканей (рис. 14*б*).

В некоторых, относительно редких для данной группы бесчелюстных позвоночных (Osteostraci) случаях (Witaaspis, Saaremaaspis), дентиновая ткань на поверхности экзоскелета практически не развита (не закладывается). Экзоскелет у этих таксонов бывает сложен в основном костной тканью среднего и базального слоев. Однако, даже в этих случаях, по основным ребрам жесткости панциря (прежде всего по краю головотуловищного щита) проходит укрепляющий ряд (ряды) дентиновых бугорков или валиков, сложенных гиперминерализованной твердой тканью поверхностного слоя, кроме того, край щита укреплен утолщенным слоем костной ткани среднего и базального слоев. Укрепление конструкции щита по ребрам жесткости также происходит и у таксонов с хорошо развитым экзоскелетом. Так, утолщенный боковой край головотуловищного щита хорошо виден на вертикальных шлифах экзоскелета Dartmuthia gemmifera (Wängsjö, 1944, табл. VI, фиг. 1; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 13D). Взаимное расположение тканей среднего и базального слоев, а также распределение полостей костных клеток отличаются в этом случае от такового в обычных бугорках на поверхности экзоскелета (там же, фиг. 13В, Е), что позволяет не только идентифицировать прижизненные натяжения в мягких тканях, формирующих край головотуловищного щита, но и определить расположение фрагмента твердых покровов на ребре жесткости щита в случае определения мелкофрагментарного материала.

Как было отмечено нами ранее (см. главы «Морфология экзоскелета остеостраков», «Развитие экзоскелета остеостраков в онтогенезе»), на поверхности экзоскелета многих остеостраков размещен тонкий рельеф (тонкая ребристость, по Афанасьевой: Afanassieva, 2004b; longitudinal striation, по Мярсс: Märss, 2006). Именно он позволил идентифицировать присутствие структур разных генераций на разломах экзоскелета в интегументе исследованных нами *Reticulaspis menneri* и *Paraungulaspis arctoa* (Афанасьева, 2004, 2011, 2016; Afanassieva, 2004a, b). Для наружного скелета этих остеостраков характерны округлые или продолговатые бугорки первой генерации, сложенные относительно плотной тканью поверхностного и среднего слоев и не перфорированные. На поверхности таких бугорков у *Paraungulaspis arctoa* размещены узкие валики, образующие характерный микрорельеф тонкой ребристости (Afanassieva, 1999, табл. 1, фиг. 1; 2004b, фиг. 1E, F). Следует отметить, что расстояние между такими валиками, у исследованных нами остеостраков различных

таксонов, обычно составляет около 5 микрон. Валики соединяются на вершине округлых бугорков или в апикальной части (гребне) продолговатых бугорков. Сходная тонкая ребристость обнаружена также на поверхности относительно крупных (около 1 мм) удлиненных бугорков, расположенных на переднем и боковых краях головного щита Paraungulaspis arctoa (Afanassieva, 1999, табл. 1, фиг. 4, 5). Детальное изучение фрагментов головотуловищного щита в СЭМ у Reticulaspis menneri также выявило присутствие тонкого рельефа на поверхности экзоскелета (Афанасьева Каратаюте-Талимаа, 2013). На поверхности дентиновой сети и бугорков первичной генерации хорошо просматривается микрорельеф в виде тонкой исчерченности, характерный для этой группы древних бесчелюстных (табл. ХХ, фиг. 1, 2, 4). На некоторых фрагментах дентиновой сети сохранились однонаправленные структуры (заостренные края, шипики: табл. ХХ, фиг. 1). Расположение этих структур, закладывающихся 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. Форма и расположение элементов такого микрорельефа свидетельствуют о силах натяжения, существовавших в мягких тканях, формирующих поверхностные жесткие структуры экзоскелета животного. Данные структуры также отнесены нами к *маркирующим* (Афанасьева, 2016).

Ранее (см. главу «Морфология экзоскелета остеостраков») нами было показано, что взаимное расположение элементов сенсорной системы в интегументе *Thyestes verrucosus* подтверждает предположение о том, что экзоскелеты подобного типа были покрыты мягкими тканями. В этой связи важно отметить наличие тонкой ребристости на поверхности экзоскелетных структур, которые были погружены в мягкие ткани (мелкие бугорки, нижние части бугорков среднего размера и краевых уплощенные бугорков) у *T. verrucosus* (Афанасьева, 1985, 1986, 1991, табл. VI, фиг. 3; Afanassieva, 1995, табл. I, фиг. 8). Подобный микрорельеф был обнаружен также на бугорках при исследовании экзоскелета *Aestiaspis* (Афанасьева, 1996; Афанасьева, Мярсс, 1997, табл. VI, фиг. 6), *Ateleaspis* (Afanassieva, 1999, табл. 1, фиг. 8) и *Septaspis* (Afanassieva, 2000, табл. 2, фиг. 3b, d, f), а позднее у *Dartmuthia*, *Procephalaspis, Tahulaspis, Meelaidaspis и Ohesaareaspis* (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 12P, фиг. 33A, B, фиг. 38B, M, фиг. 43P, фиг. 44P, фиг. 46H). Можно предположить, что тонкая ребристость на поверхности экзоскелета остеостраков была необходима для увеличения площади поверхности указанных выше элементов панциря и служила для оптимизации сцепления между твердыми и мягкими тканями интегумента животного. В этой связи
интересно отметить недавние исследования костного рельефа остеодерм, сложенного гребнями и углублениями, у Crocodylia (Clarac, Souter, Cornette, Cubo, Buffrénil, 2015). Данные исследования, проведенные с использованием трехмерного сканера, выявили значительное (до 40%) увеличение площади поверхности орнаментированных костей у взрослых особей по сравнению с ювенильными. Мы полагаем, что, выявленный у остеостраков, тонкий рельеф в виде многочисленных узких жестких валиков, субпараллельных друг другу или сходящихся на вершине, размещенных на поверхности твердой структуры (бугорка, валика, сетки) не только увеличивал площадь ее поверхности, но и служил для укрепления этой структуры, выполняя роль ребер жесткости конкретной микроконструкции.

Как было отмечено paнee (Robertson, 1938; Denison, 1947, 1951a, b; Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998), поверхность головотуловищного щита у видов рода Tremataspis обычно гладкая и блестящая (за исключением поверхности щита у T. perforata, покрытой бугорками и перфорированной крупными тесно расположенными порами: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 10). У всех исследованных в этом отношении видов *Tremataspis* на поверхности экзоскелета имеется лишь несколько (4 - около 20) относительно невысоких бугорков, размещенных за центральным дорсальным полем в интерзональной части дорсальной стороны щита. Поверхностный слой в этих бугорках сильно утолщен, мезодентин очень хорошо развит, гиперминерализованная ткань в приповерхностных частях бугорков представлена энамелоидом. Стенки и вершины таких бугорков всегда гладкие и не перфорированные. Подобные бугорки не бывают развиты на туловищных чешуях Tremataspis, которые обычно имеют гладкую поверхность, однако нами описан образец (Tremataspis sp., ПИН 4765/20) из верхнего силура архипелага Северная Земля, представляющий собой туловищную чешую, на поверхности экзоскелета которой были обнаружены углубления, образующие очень мелкие иррегулярные полигоны, напоминающие по форме соты (Afanassieva, 2004b, фиг. 1B, C). Диаметр полигонов составляет около 10 мкм. Сходный микрорельеф имеется на поверхности экзоскелета некоторых головотуловищных щитов и чешуй видов рода Tremataspis из силурийских отложений о. Caapemaa (там же, фиг. 1D). Мы полагаем, что данный микрорельеф, впервые описанный нами у остеостраков (Afanassieva, 2004b), представляет собой отпечатки эпидермальных клеток на поверхности формирующегося экзоскелета, т. е. также маркирует морфогенетические процессы в онтогенезе наружного скелета этих бесчелюстных.

В этой связи, большой интерес для перспективных исследований процессов формообразования экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных представляет основная аутапоморфия трематаспидоидных остеостраков, а именно, наличие перфорированных септ или поровых полей в их твердых покровах. Данные структуры присутствуют в среднем слое экзоскелета у всех трематспидоид с хорошо развитым панцирем и всегда сопряжены с его полигональной системой. До настоящего времени перфорированные септы и поровые поля не обнаружены только в наружном скелете *Witaaspis*, что вероятно, связано со слабым развитием вмещающих твердых тканей экзоскелета у этого таксона. Тесная связь перфорированных структур с полигональной системой у трематаспидоид позволяет, с нашей точки зрения, получить информацию о ее развитии при исследовании ископаемых остатков особей, находящихся на разных стадиях формирования панциря.

Предварительный анализ вариантов микрорельефа на поверхности экзоскелета у остеостраков, а также его значения, был впервые сделан нами (Afanassieva, 2004b). Аналитический обзор типов микрорельефа поверхности экзоскелета, обнаруженных у различных групп ранних позвоночных (бесчелюстные: Thelodonti, Heterostraci, Osteostraci, Anaspida и челюстноротые: Acanthodii, Chondrichthyes, Osteichthyes), дан в работе Т. Мярсс (Märss, 2006). К этому времени использование сканирующей электронной микроскопии позволило получить интересные данные по тонкой структуре экзоскелета основных групп древних первичноводных, в том числе по его микрорельефу (Smith, 1977; Schultze, 1977; Deryck, Chancogne-Weber, 1995; Märss, 2002; Beznosov, 2003, обзор см. Märss, 2006). Мярсс выделяет семь основных типов микрорельефа (ультраскульптуры, по Märss, 2004, 2006). Так, для телодонтов ею описаны V-образные щели, микронодулы, продольная исчерченность, поперечные ламеллы, иррегулярные полигоны, разделенные межклеточными желобками; таким образом, у телодонтов выявлен наиболее разнообразный микрорельеф экзоскелета (пять из семи выделенных типов плюс гладкая поверхность) среди указанных групп ранних вертебрат. Микробугорки (microtubercles), по данным Мярсс, характерны для поверхности экзоскелета акантод и костных рыб (Gnathostomata). Сделан вывод о том, что гладкая поверхность, возможно, была примитивным состоянием для чешуй ранних позвоночных (обнаружен у некоторых ордовикских таксонов, сандивииформных и логанелииформных телодонтов, анаспид и плакодерм). Показано, что у телодонтов наличие типов микрорельефа отражает деление этой группы бесчелюстных на четыре таксономические подгруппы высокого ранга и может указывать на полифилию телодонтов. Для остеостраков

признается существование двух типов микрорельефа, а именно, полигоны, разделенные узкими стенками ("polygons separated by wallsfine": Märss, 2006), ранее описанные нами у *Tremataspis* (Afanassieva, 2004b), и тонкая исчерченность ("longitudinal striation": Märss, 2006), ранее зафиксированная и описанная нами у *Thyestes, Ateleaspis, Septaspis и Paraungulaspis (Афанасьева, 1991;* Afanassieva, 1999, 2000, 2004b).

Микрорельеф у костнопанцирных бесчелюстных еще недостаточно изучен, так как многие формы, вследствие несовершенной сохранности экзоскелета, не исследованы в этом отношении. Однако, с нашей точки зрения, имеющаяся информация по наружному скелету ранних позвоночных свидетельствует о том, что микрорельеф тесно связан с процессами формообразования панциря, и, вероятно, тип микрорельефа может быть сопряжен со способом формирования поверхности экзоскелета и/или стадией ее формирования. Так, при описании мелкофрагментарных остатков экзоскелета из силурийских отложений о. Сааремаа были обнаружены образцы с необычной микроскульптурой, отнесенные нами к *Eldaaspis miklii* и *Saaremaaspis* aff. *S. mickwitzi* (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). На этих образцах (там же, *Saaremaaspis* aff. *S. mickwitzi*: фиг. 18E, F; *Eldaaspis miklii*: фиг. 41L) на основаниях некоторых бугорков присутствует микрорельеф в виде полигонов, разделенных узкими валиками. Мы полагаем, что наличие подобного микрорельефа на твердых структурах наружного скелета, прижизненно покрытых мягкими тканями, его форма и расположение, свидетельствуют об активной фазе морфогенеза наружных покровов, маркированного скульптурой определенного типа у исследованных индивидуумов.

Изучение ископаемых остатков интегумента костнопанцирных бесчелюстных показывает, что скульптура их экзоскелета (как макроскульптура, так и микрорельеф) отражает процессы формирования твердых покровов, фиксируя особенности конкретного морфогенеза. С другой стороны, микрорельеф различных типов (тонкая ребристость, гексагональные структуры, микротуберкулы, микроотверстия, сгруппированные в поля или септы, и др.) был задействован при осуществлении метаболических процессов в тканях покровов у ранних позвоночных и связан с функциональными особенностями, ответственными за адаптацию организма к окружающей среде (Afanassieva, 2004b).

Таким образом, описанные выше элементы экзоскелета представляют собой *структуры-маркеры*, т.е. жесткие структуры, обозначающие наличие сил механического натяжения и их направление в тканях формирующегося экзоскелета или в сформированном

панцире организма. Анализ полученных данных, как собственных, так и литературных, показывает, что изучение маркирующих структур позволяет выявить особенности развития и регенерации тканей и может быть успешно использовано для реконструкции морфогенеза экзоскелета ископаемого организма.

Развитие панциря позвоночного животного в онтогенезе означает, что закладка и формирование его твердых составляющих происходит в растущих (увеличивающихся) областях. При этом различные области тела индивидуума (в нашем случае, области головотуловищного щита) имеют различную скорость роста при формировании конкретной конфигурации. Формирование характерной конфигурации при реализации определенной генетической программы через натяжение тканей влияет в значительной степени на гистохарактеристики экзоскелета организма, способы взаимного размещения тканей, тип скульптуры и микрорельеф поверхности (в пределах возможностей данной группы). Совокупность напряжений в твердых и мягких тканях интегумента остеостраков представляла собой позиционную информацию (Савельев, 1993), необходимую для встраивания новых элементов в уже существующую систему твердых структур при формообразовании экзоскелета в онтогенезе. Повреждение интегумента и, как следствие, изменение механических натяжений в тканях покровов, вызывало активизацию образования последующих генераций (дентина) в затронутых областях при репаративной регенерации панциря (Афанасьева, 2016).

Выявленные факты свидетельствуют о том, что наружные покровы костнопанцирных бесчелюстных позвоночных представляли собой подвижную (постоянно меняющуюся и развивающуюся) систему с обратными связями, тонко реагирующую на изменения внешних и внутренних условий. Строение наружного скелета ранних позвоночных показывает, что он был активно задействован в сложных метаболических процессах, при этом инновационные свойства, характерные для интегумента вертебрат, позволяли конструировать экзоскелеты различных типов (тессерированные, частично консолидированные, слитные) в условиях палеозойского времени.

Анализ имеющейся информации, накопленной к настоящему времени (прежде всего собственные исследования, а также литературные данные), позволяет предположить, что многообразие в строении наружного скелета остеостраков, как и возможность построения панцирей различного типа (в том числе и слитных), достигались в этой группе древних

бесчелюстных прежде всего за счет комбинирования типов тканевых закладок дентиновой и костной ткани и способов их развития (Афанасьева, 2012). Известно, что образование дентина у позвоночных приурочено к границе эпидермиса и дермы (кориума). Дентиновые структуры образуются в верхнем кориуме центростремительно от эпидермиса по направлению к формирующимся костным тканям. Для понимания процессов формирования твердых покровов у древнейших панцирных бесчелюстных воспользуемся такими геометрическими понятиями как точка, линия и плоскость. Представим зачатки дентиновых структур у остеостраков в виде точки (будущий бугорок), линии (соответственно, валик) или плоскости (гладкая поверхность) (рис. 15). Для рассмотрения процессов формообразования в трехмерном пространстве введем параметр времени.

Тогда, <u>одновременная закладка</u> (рис. 16*a*) определенного количества одинаковых точек приведет к формированию скульптуры, состоящей из одноразмерных дентиновых бугорков, закладка определенного количества линий — к формированию валиков, а закладка плоскости — к формированию гладкой дентиновой поверхности. Кроме рассмотренных простых случаев, точки и линии могут размещаться на плоскости с различной плотностью, равномерно или группами, упорядоченно или неупорядоченно. <u>Последовательная закладка</u> дентина позволяет осуществлять горизонтальный рост (увеличение абсолютных размеров особи) и вертикальный рост (утолщение панциря) экзоскелета в онтогенезе.

Г о р и з о н т а л ь н ы й р о с т (рис. 17*а*). Размещение точечных зачатков дентина в мягких тканях на плоскости вокруг первичного бугорка ведет к постепенному горизонтальному нарастанию твердых тканей покровов радиально, в отдельных направлениях или циркулярно (радиальный или ареальный рост). Появление новых линейных зачатков дентиновых структур между первичными валиками позволяет наращивать наружный скелет в одном или двух противоположных направлениях между валиками (фронтальный рост). Плоскостная закладка дентиновой ткани в мягких покровах вокруг первичной гладкой твердой поверхности (пластины) обеспечивает возможность краевого роста крупных составляющих панциря (циркумзональный рост).

В ертикальный рост (рис. 176). Последовательное вертикальное размещение генераций дентина на поверхности щита у остеостраков (надставочный или суперпозиционный рост) позволяет наращивать толщину экзоскелета в онтогенезе не только в базальном направлении за счет развития костных слоев (униполярный рост панциря), но



Рис. 15. Схема базовых элементов построения (Афанасьева, 2012).



Рис. 16. Схема основных (а) и промежуточных (б) вариантов плоскостной организации базовых элементов построения при одновременной закладке дентиновых структур (Афанасьева, 2012).



Рис. 17. Способы развития твердых покровов; *а* – при горизонтальном росте: ареальный (I), фронтальный (II), циркумзональный (III) рост; *б* – при вертикальном росте: I – биполярный рост, первая генерация дентина – бугорки, вторая генерация дентина – сеть, II – униполярный рост (Афанасьева, 2012).

и в апикальном направлении, то есть осуществлять биполярный рост твердых покровов, за счет наращивания как костных, так и дентиноидных тканей (Афанасьева, 2012).

Кроме основных типов в форме закладок дентина, у остеостраков определяются их промежуточные состояния (рис. 16б). Так, отрезок (переходное состояние «точка - линия = отрезок») позволяет в перспективе образовать удлиненные дентиновые бугорки или разноразмерные дентиновые валики. Сеть (переходное состояние «линия - плоскость = сеть») в перспективе - пористая поверхность дентинового слоя экзоскелета или объемная дентиновая сеть на поверхности панциря. Пластина («точка - плоскость = фрагмент плоскости или пластина»), соответственно, - более или менее широкая сглаженная поверхность дентиновых бугорков или гладкая поверхность тессеры и чешуи, покрытая дентином.

Сочетание указанных выше вариантов закладок тканей и типов их развития дает возможность построения разнообразных конструкций и объясняет существование всех описанных в настоящее время рельефов на поверхности экзоскелета остеостраков.

С нашей точки зрения, экзоскелет остеостраков является хорошей моделью для демонстрации закономерностей морфогенеза твердых покровов различных типов у позвоночных животных. Отдельные варианты предложенной схемы были неоднократно зарегистрированы в предшествующих исследованиях в виде описаний твердых структур покровов и их развития в онтогенезе, однако в целостном виде подобная схема способов формирования твердых покровов приведена нами впервые (Афанасьева, 2012). Подобный системный подход дополняет и развивает существующие теории развития покровов, а именно, лепидомориевую теорию, принцип деляминации, концепцию одонтода, теорию одонтодной регуляции (Holmgren, 1940, Jarvik, 1959, Stensiö, 1961, Ørvig 1967, 1977, Reif, 1982) и облегчает восприятие потока информации по древним и современным покровным структурам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. На основании собственных исследований и литературных данных изучено и описано строение наружного скелета остеостраков, принадлежащих к основным подгруппам костнопанцирных бесчелюстных (около 40 видов, 27 родов, 14 семейств, 6 подотрядов, 5 отрядов). Применение тонких методик (электронная микроскопия, гистологические срезы) позволило дать описание деталей строения экзоскелета у многих таксонов, проверить литературные данные и выявить новые гистохарактеристики.

Доказано, что в экзоскелете некоторых остеостраков присутствуют генерации дентина, т.е. для них характерен *суперпозиционный рост* наружного скелета, описанный в других группах ранних позвоночных. Вопреки мнению предшественников, полагающему чрезвычайную редкость этого феномена у остеостраков, показано его ординарное присутствие в ряде филетических линий. Впервые установлено, что у остеостраков дентиновые структуры различных типов (бугорки, валики, сети) могли закладываться на поверхности панциря как первично (D₁), так и при последующих генерациях (D_{n+1}) при росте и регенерации экзоскелета.

Впервые для костнопанцирных описаны отпечатки эпидермальных клеток на поверхности экзоскелета (*Tremataspis* sp., лудлов, верхний силур, о. Октябрьской революции, арх. Северная Земля), а также характерный микрорельеф в виде субпараллельных или сходящихся валиков (*Thyestes*, *Paraungulaspis*, *Reticulaspis*).

Установлено, что для остеостраков характерна высокая пластичность типичной для них дентиноидной ткани — мезодентина, который может быть представлен как плотной тканью с относительно регулярно расположенными структурами (*Timanaspis*, *Escuminaspis*), так и разрыхленной тканью с иррегулярно расположенными полостями (*Tremataspis*, *Dartmuthia*) с практически непрерывным рядом переходных состояний у различных представителей группы.

Детальные описания экзоскелетов костнопанцирных бесчелюстных различных видов, сделанные на основе оригинальных и литературных данных, свидетельствуют о еще большем разнообразии структурных типов наружных покровов, свойственных этой группе позвоночных, чем предполагалось ранее. Экзоскелет остеостраков хорошо развит и сложно устроен, скульптурные элементы на его поверхности (как макро-, так и микрорельеф)

имеют разнообразное строение. Исследование тонкого строения и гистологии экзоскелета у разных таксонов остеостраков, в том числе и вновь описанных, показало, что разнообразие в строении наружного скелета достигалось за счет различной степени развития слагающих его слоев (поверхностного дентинового слоя, среднего губчатого слоя и базального ламинарного слоя), комбинации альтернативных признаков, характеризующих экзоскелет (наличие или отсутствие перфорированных септ, поровых полей, радиальных каналов, сенсорных пор, сосудистых отверстий на поверхности экзоскелета и т.д.) при пластичности гистохарактеристик тканей, слагающих твердые покровы (длина, диаметр, плотность дентиновых трубочек, форма, размеры, концентрация полостей одонтоцитов/остеоцитов и др.).

2. Показано, что у остеостраков, при отсутствии информации о ювенильных стадиях развития, доказательства роста экзоскелета необходимо искать прежде всего в тонких деталях строения панцирей хорошей сохранности. Для понимания процессов формирования твердых покровов, проведено детальное изучение особенностей строения экзоскелета у максимально доступного количества образцов одного вида для выявления особей, находящихся на различных этапах формирования наружного скелета. Полученные данные по тонкому строению экзоскелета позволили предложить ряд наименее противоречивых *моделей формирования панцирей* различных типов (тессерированые, частично консолидированные, консолидированные) на конкретных примерах (*Thyestes, Timanaspis, Reticulaspis*).

Предложено выделение двух типов вертикального роста (утолщения) твердых покровов у низших позвоночных — униполярный и биполярный рост экзоскелета. При униполярном росте первыми в онтогенезе остеостраков закладывались дентиновые структуры поверхностного слоя с дальнейшим развитием экзоскелета в базальном направлении. При биполярном росте утолщение цита происходило в двух противоположных направлениях за счет формирования последующих генераций дентина в апикальном направлении и нарастания костных тканей ламинарного слоя базально. Поскольку явление суперпозиционного роста (в данном случае, существование нескольких погруженных генераций бугорков) хорошо известно в некоторых группах древних бесчелюстных (гетеростраки) и челюстноротых (артродиры, кроссоптеригии), понятие полярности вертикального роста твердых наружных покровов приложимо к морфогенезам экзоскелета в различных группах первичноводных позвоночных.

На основании анализа данных по строению экзоскелета различных таксонов остеостраков выявлено, что при формировании панциря сложность и разнообразие его строения достигались посредством тесной координации развития жестких и мягких структур покровов, прежде всего, полигональной, собственно сенсорной и сосудистой систем интегумента.

3. Чрезвычайно важным для понимании филогенеза остеостраков стало обнаружение в маазиских слоих яагарахуского горизонта (нижний венлок) о. Сааремаа фрагмента экзоскелета остеострака, отнесенного нами (Märss, Afanassieva, Blom, 2014) к роду *Ateleaspis* Traquair. Таким образом, в настоящее время *Ateleaspis* известен из нижнего венлока (силур) Шотландии и Эстонии и является наиболее древним обнаруженным (к моменту написания) остеостраком. Относительно слабо специализированные безрогие ателаспис-подобные формы признаются большинством исследователей наиболее примитивными в группе остеостраков. Для них характерны хорошо развитые грудные плавники, длинное туловище с относительно коротким щитом, широко расставленные (несближенные) орбиты, два дорсальных плавника. Их экзоскелет хорошо развит, на поверхности тессерированного щита размещены генерализованные округлые бугорки, на туловищных чешуях расположены удлиненные и заостренные валики.

В результате изучения новых материалов установлено, что для наиболее ранних остеостраков был характерен тессерированный щит, покрытый разноразмерными бугорками генерализованного типа (Ateleaspididae), это состояние признается исходным в филогенезе группы. На протяжении своей эволюционной истории остеостраки по крайней мере дважды достигали наибольшего разнообразия— в середине силура (Tremataspidoidei) и начале девона (Benneviaspidoidei, Scolenaspidoidei). Для силурийского пика разнообразия было характерно большое многообразие в строении экзоскелета (скульптура и гистология, толщина панциря), уменьшение абсолютных размеров в некоторых подгруппах (Tremataspididae, Thyestidae, Witaaspididae). Форма головотуловищного щита остается относительно стабильной (щит полуовальный с небольшими рогами — овальный безрогий). Для раннедевонского пика характерны относительная стабильность в типе скульптуры и гистологии при многообразии форм щита, увеличение абсолютных размеров в некоторых филумах (Benneviaspididae, Zenaspididae). Форма головотуловищного щита чрезвычайно разнообразна (парные передние отростки и непарные ростнумы различной длины, корнуальные выступы различной длины и направленности, вторичное отсутствие корнуальных выступов). Последние представители

группы из верхнего девона (Escuminaspididae) характеризуются тессерированным щитом, покрытым бугорками разных размеров, однако сходство с ранними ателеаспидными формами имеет внешний характер. Показано, что строение экзоскелета у этих форм значительно различается на гистологическом уровне, бугорки у этих форм слагаются разными типами тканей. Уменьшение толщины экзоскелета у поздних эскуминаспидид происходило за счет редукции поверхностного и среднего слоев.

На основании анализа исследованного материала разработан комплекс признаков, содержащий характеристики экзо- и эндоскелета остеостраков на разных уровнях обобщения. В настоящей работе данные по результатам исследований введены в диагнозы таксонов различного ранга (Систематическая часть). Новые данные, касающиеся индивидуального и исторического развития экзоскелета остеостраков, должны быть учтены в будущих ревизиях этой группы.

4. Показано, что скульптура наружного скелета остеостраков (как макроскульптура, так и микрорельеф), с одной стороны, маркирует процессы формообразования твердых покровов, с другой стороны, адаптирована к внешней среде (через ее прямое воздействие на ткани экзоскелета). Различные типы микроскульптуры (тонкая ребристость, микробугорки, ямки, микроотверстия) связаны с функциональными особенностями рельефообразующих слоев экзоскелета (поверхностного дентинового и среднего костного) и задействованы в осуществлении общих метаболических процессов в тканях покровов у ранних позвоночных.

Выявлены различия в форме и положении полостей клеток одонтоцитов и размещении дентиновых канальцев в бугорках (одонтодах) типичного строения и в фрагментах объемной дентиновой сети, размещенных на поверхности головотуловищного щита некоторых остеостраков. В бугорках полости клеток и соединяющие их канальцы имеют строение и расположение, характерное для ткани мезодентина в структурах подобного типа. Для объемной дентиновой сети, расположенной на поверхности щита, характерна удлиненная форма полостей клеток и их размещение вдоль продольной оси трубчатого элемента сети. Соединяющие их дентиновые канальцы размещены так же продольно, их диаметр и расположение становятся сходным с таковыми в типичных бугорках лишь у самой поверхности исследуемого элемента сети. Подобное положение и форма полостей и трубочек свидетельствуют о существовании механических сил натяжения в пласте мягких тканей, формировавших жесткие структуры покровов (в данном случае, объемную

дентиновую сеть поверхностного слоя), в процессе онтогенеза. Таким образом, форма и взаимная ориентация полостей и трубочек в твердых структурах интегумента позволяет с уверенностью судить о прижизненных напряжениях внутри тканей.

Развитие панциря позвоночного животного в онтогенезе означает, что закладка и формирование его твердых составляющих происходит в растущих (увеличивающихся) областях. При этом различные области тела индивидуума (области головотуловищного щита у остеостраков) имеют различную скорость роста при формировании конкретной конфигурации. Формирование характерной конфигурации при реализации определенной генетической программы через натяжение тканей влияет в значительной степени на гистохарактеристики экзоскелета организма, способы взаимного размещения тканей, тип скульптуры (в пределах возможностей данной группы). Повреждение интегумента и, как следствие, изменение механических натяжений в тканях покровов, вызывает активизацию образования последующих генераций (дентина) в затронутых областях при репаративной регенерации панциря.

Анализ имеющейся информации, накопленной к настоящему времени, показывает, что многообразие в строении наружного скелета остеостраков, как и возможность построения панцирей различного типа (в том числе слитных), достигается прежде всего за счет комбинирования типов тканевых закладок дентиновой и костной ткани и способов их развития. Сочетание различных вариантов закладок тканей и типов их развития дает возможность построения разнообразных конструкций и объясняет существование всех описанных в настоящее время рельефов на поверхности экзоскелета остеостраков.

выводы

 Исследование тонкого строения и гистологии наружных и внутренних структур экзоскелета у разных таксонов остеостраков, в том числе вновь описанных, выявило ранее не известное разнообразие вариантов конструкции панцирей различного типа.

2. Впервые показано, что разнообразие в строении экзоскелета достигалось за счет различной степени развития слоев, которые его слагают (поверхностного дентинового слоя, среднего губчатого слоя и базального ламинарного слоя), и комбинации альтернативных признаков, характеризующих экзоскелет. К ним относят наличие или отсутствие

перфорированных септ, поровых полей, радиальных каналов, сенсорных пор, сосудистых отверстий на поверхности экзоскелета и т. д.

3. Морфология экзоскелета остеостраков показывает, что для форм с тессерированным щитом был характерен неограниченный рост (*Ateleaspis, Escuminaspis*), у меньшего количества форм с консолидированным головотуловищным щитом (*Tremataspis, Timanaspis*) рост был детерминированным. Детерминированность и неограниченность роста у остеостраков относительны, поскольку процессы, связанные с формированием и перестройкой панциря, перманентно продолжались в течении всего онтогенетического цикла (всей жизни организма), однако проходили с разной степенью интенсивности (по достижении размеров, характерных для взрослой стадии данного вида, у детерминированных форм их интенсивность резко падала, у тессерированных — значительно снижалась). На указанных примерах детерминированность роста связана с миниатюризацией.

4. Исследование новых материалов из отложений нижнего силура показало, что для наиболее ранних остеостраков был характерен тессерированный щит, покрытый разноразмерными бугорками генерализованного типа (Ateleaspididae), это состояние признается исходным в филогенезе группы. Для силурийского пика разнообразия была характерна большая вариабельность в строении экзоскелета (в скульптуре и гистологии, толщине панциря), уменьшение абсолютных размеров в большинстве подгрупп (Tremataspididae, Thyestidae, Witaaspididae), форма головотуловищного щита остается относительно стабильной (полукруглой — овальной).

5. Для раннедевонского пика разнообразия характерны относительная стабильность в типе скульптуры и гистологии при многообразии форм щита, увеличение абсолютных размеров в некоторых филумах (Benneviaspididae, Zenaspididae, Parameteoraspididae). Последние представители группы из верхнего девона (Escuminaspididae) обладают тессерированным щитом, покрытым округлыми бугорками разных размеров, однако сходство с ранними ателеаспидными формами имеет внешний характер. Установлено, что строение экзоскелета у этих форм значительно различается на гистологическом уровне, скульптурные элементы его поверхности у этих форм слагаются тканями разных типов, т.е. это состояние не является рекапитуляцией. Уменьшение толщины экзоскелета у поздних эскуминаспидид происходило за счет значительной редукции поверхностного и среднего слоев.

6. Многообразие в строении наружного скелета остеостраков, как и возможность построения панцирей различного типа (тессерированных, частично консолидированных, слитных), достигались прежде всего за счет комбинирования типов тканевых закладок дентиновой и костной ткани и способов их развития.

7. Экзоскелет остеостраков является хорошей моделью для демонстрации закономерностей морфогенеза твердых покровов различных типов у позвоночных животных. Конструирование панцирей в эволюции позвоночных происходит с соблюдением базовых закономерностей построения твердых покровов, проявленных в морфогенезе наружного скелета (костно)панцирных бесчелюстных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Афанасьева О.Б.* Новые данные по экзоскелету тиестин (Agnatha) / Материалы XXIV конференции молодых ученых МОИП 1984 г. // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1985а. Т. 60. Вып. 5. С. 139.

2. *Афанасьева О.Б.* Особенности наружного скелета тиестин (Agnatha) // Палеонтол. журн. 1985б. № 4. С. 70-75.

3. *Афанасьева О.Б.* Строение экзоскелета цефаласпид из силура Эстонии // Палеонтол. журн. 1986. № 2. С. 67-74.

4. *Афанасьева О.Б.* Новые цефаласпиды (Agnatha) из нижнего девона Подолии // Палеонтол. журн. 1989. № 3. С. 51-59.

5. *Афанасьева О.Б.* Новый бенневиаспис (Agnatha) из нижнедевонских отложений Подолии // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 128-131.

Афанасьева О.Б. Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha). М.: Наука. 1991. С.. 1
 -144. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 248).

7. *Афанасьева О.Б.* К морфологии и систематическому положению трематаспидного остеострака Aestiaspis viitaensis (Agnatha) // Палеонтол. журн. 1996. № 4. С. 68-72.

8. *Афанасьева О.Б.* Особенности ротожаберного аппарата остеострака (Agnatha) из нижнего девона архипелага Северная Земля // Палеонтол. журн. 1998. № 2. С. 77-81.

 9. Афанасьева О.Б. Остеостраки. Osteostraci // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы / Ред. Новицкая Л.И., Афанасьева О.Б..
 М.: ГЕОС, 2004. С. 210-268.

10. *Афанасьева О.Б.* К морфологии и систематическому положению Ungulaspis arctoa (Agnatha, Vertabrata) из нижнего девона архипелага Северная Земля // Палеонтол. журн. 2011. № 5, с. 89-93.

11. *Афанасьева О.Б.* О формировании наружного скелета у древних бесчелюстных (Agnatha, Vertebrata) // Докл. АН. 2012. Т. 442. № 6. С. 837-840.

12. *Афанасьева О.Б.* О росте и регенерации экзоскелета у древних бесчелюстных позвоночных (Osteostraci, Agnatha) // Докл. АН. 2016. Т. 466. № 5. С 624-627.

13. *Афанасьева О.Б., Войчишин В.К. К* ревизии подольских остеостраков (Agnatha) // Палеонтол. журн. 1991. № 2. С. 65-72.

14. 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.

15. Афанасьева О. Б., Каратаюте-Талимаа В.Н. Остеостраки // Стратиграфия силура и девона архипелага Северная Земля / Ред. Матухин Р.Г., Меннер В.Вл.: Новосибирск: СНИИГГиМС, 1999. С. 137-139.

16. *Афанасьева О.Б., Каратаюте-Талимаа В.Н.* Строение экзоскелета Timanaspis kossovoii (Osteostraci, Agnatha) из верхнего силура Северного Тимана. Геология девонской системы. Материалы международного симпозиума. Сыктывкар, республика Коми, Россия, 9-12 июля 2002 г. Сыктывкар: Геопринт, 2002. С. 64-65.

17. *Афанасьева О.Б., Каратаюте-Талимаа В.Н.* Новые данные об остеостраках (Agnatha) из нижнего девона архипелага Северная Земля // Палеонтол. журн. 2013. № 5. С. 53-61.

18. *Афанасьева О.Б., Мярсс Т.* Строение экзоскелета и распространение Aestiaspis viitaensis (Agnatha) из силура Эстонии // Палеонтол. журн. 1997. № 6. С.75-80.

19. *Афанасьева О.Б., Мярсс Т.* 2014. Новые данные о наружном скелете остеостраков рода Aestiaspis (Agnatha) из силура о. Сааремаа (Эстония) и архипелага Северная Земля (Россия) // Палеонтол. журн. 2014. № 1. С. 75-79.

20. *Балабай П.П.* До фауни цефаласпід Подільскої плити // Наукові записки Науково-Природознавчого музею АН УРСР. 1962. Т. 10. С. 3–8.

21. *Берг Л.С.* Система рыбообразных и рыб, нынеживущих и ископаемых // Труды Зоологического института АН СССР. 1940. Т. 5. Вып. 2. С. 87–517.

22. *Бровков Г.Н.* Об условиях накопления красноцветной толщи нижнего девона Приднестровья // Докл. АН СССР. 1954. Т. 94. № 1. С. 121–124.

23. Быстров А.П. Микроструктура панциря бесчелюстных позвоночных силура и девона // Памяти академика Л.С. Берга / Ред. Меннер В.В. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 472–523.

24. Валюкявичюс Ю.Ю., Гладковский В.Т., Каратаюте-Талимаа В.Н., Куршс В.М., Мельников С.В., Меннер В.В. Стратиграфия силура и нижнего девона Северного Тимана // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1983. С. 53-64.

25. *Войчишин В.К.* Новий представник роду Mimetaspis (Agnatha) з нижнього девону Поділля // Палеонтологічний збірник. № 30. 1994. С. 19–24.

26. *Войчишин В.К.* Новий представник роду *Zychaspis* (Agnatha) з дністровської серії (ранній девон) Поділля // Палеонтологічний збірник. Львів. 1998. № 32. С. 25-29.

27. Войчишин В.К. Місцезнаходження іхтіофауни раннього девону на Поділлі // Палеонтологічний збірник. Львів. 2001. № 33. С. 134-143.

28. Войчишин В.К., Солодкий С.С. Нові матеріали до роду Zychaspis (Agnatha, Osteostraci) з Городниці (Поділля, Україна) // Наук. зап. Держ. прир. Муз. 2004. Т. 19. С. 171-182.

29. *Воробьева Э.И.* Класс Sarcopterygii. Мясистолопастные // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы / Ред. Новицкая Л.И., Афанасьева О.Б. М.: ГЕОС, 2004. С. 271-372.

30. *Иванов А.О., Черепанов Г.О.* Ископаемые низшие позвоночные: Учебн. пособие. Спб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та. 2004. 228 с.

31. *Касумян А.О.* Боковая линия рыб. Учебн. пособие к курсу лекций «Физиология рыб». М.: Изд-во Московского университета, 2003. 92 с.

32. Каратаюте-Талимаа В.Н., Марк-Курик Э.Ю., Куриис В.М., Матухин Р.Г., Меннер В.Вл. 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.

33. *Клубов Б.А., Качанов Е.И., Каратаюте-Талимаа В.Н.* Стратиграфия силура и девона о. Пионер (Северная Земля) // Известия АН СССР. Сер. геол.1980. № 11. С. 50-56.

34. *Коссовой Л.С., Обручев Д.В.* О нижнем девоне Северного Тимана// Докл. АН СССР. 1962. Т. 147. № 5. С.1147-1150.

35. *Лярская Л.А.* Цефаласпиды // Девон и карбон Прибалтики / Ред. Меннер В.В. Рига: Зинатне, 1981. С. 437–440.

36. *Лярская Л.А.* 1986. Биофации эпиконтинентальных девонских бассейнов Латвии с терригенным осадконакоплением // Биофации и фауна силурийского и девонских бассейнов Прибалтики. Рига: Зинатне, 1986. С. 25-60.

37. Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

38. *Матухин Р.Г., Меннер В.Вл., Куршс В.М.* Строение разрезов // Стратиграфия силура и девона архипелага Северная Земля / Ред. Матухин Р.Г., Меннер В.Вл.. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1999. С. 137-139.

39. *Мярсс Т.И.* Позвоночные силура Эстонии и Западной Латвии. Таллин: Валгус, 1986. 104 с.

40. *Нарбутас В.В.* Красноцветная формация нижнего девона Прибалтики и Подолии. Вильнюс: Мокслас, 1984. 135 с.

41. *Новицкая Л.И*. Микростроение некоторых Psammosteida // Обручев Д.В., Марк-Курик Э.Ю. Псаммостеиды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1965. С. 257-282.

42. *Новицкая Л.И*. О диагностической оценке орнамента бесчелюстных и рыб // Палеонтол. журн. 1971. № 4. С. 82–96.

43. *Новицкая Л.И*. Морфология древних бесчелюстных. М.: Наука, 1983. 183 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 196).

44. *Новицкая Л.И.* 1986. Древнейшие бесчелюстные СССР. Гетеростраки: циатаспиды, амфиаспиды, птераспиды. М.: Наука. 160 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 219).

45. *Новицкая Л.И*. Висцеральная система палеозойских бесчелюстных (Heterostraci, Thelodonti) и возможные пути перехода к жаберному аппарату челюстноротых позвоночных // Палеонтол. журн. 1998. № 3. С. 54-63.

46. Новицкая Л.И. Гетеростраки. Неterostraci // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы / Ред. Новицкая Л.И., Афанасьева О.Б. М.: ГЕОС, 2004. С. 69-207.

47. *Новицкая Л.И., Каратаюте-Талимаа В.Н.* Замечания о кладистическом анализе в связи с гипотезой миоптеригий и проблемой происхождения гнатостом // Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С.102-125.

48. Обручев Д.В. Эволюция Agnatha // Зоологический журнал. 1945. Т. 24. Вып. 5. С. 257-272.

49. Обручев Д.В. Цефаласпиды из нижнего девона Тувы // Докл. АН СССР. Т.106. №
5. С. 917-919.

50. *Обручев Д.В.* Класс Ostracodermi. Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области // Труды СНИИГГИМС. 1961. Т. 20. С. 560–561.

51. *Обручев Д.В.* Подкласс Osteostraci (Cephalaspides). Костнопанцирные (цефаласпиды) // Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы / Ред. Обручев Д.В. М.: Наука, 1964. С. 84–107.

52. Обручев Д.В. Значение позвоночных для корреляции силурийских и нижнесреднедевонских отложений СССР. Труды III Международного симпозиума по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона (Ленинград, 1968). Т. 2. Л.: Наука, 1973. С. 189–197.

53. Решения Всесоюзного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия, палеозоя и четвертичной системы Средней Сибири (1979 г.). Ч. 2. Средний и верхний палеозой. Новосибирск, 1982. 130 с.

54. *Рожнов С.В.* На заре аэробной биосферы: влияние кислорода на развитие биоты в протерозое и раннем палеозое // Проблемы эволюции биосферы / Ред. Рожнов С.В. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2013. С. 95-118.

55. *Румянцев А.В.* Опыт исследования эволюции хрящевой и костной ткани. М.: Издво АН СССР, 1958. 375 с.

56. Савельев С.В. Формообразование мозга позвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1993. 143 с.

57. Талимаа В.Н., Воробьева Э.И., Пегета В.П., Михайлов К.Е. Палеогистология скелета позвоночных животных // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: Справочное пособие. Т.1. / Ред. Меннер В.В., Макридин В.П. М.: Недра, 1988. С. 271-320.

58. Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 252 с.

59. *Черепанов Г.О.* Панцирь черепах: морфогенез и эволюция. Спб.: Изд-во С.-Петерб. ун.-та, 2005. 184 с.

60. *Adrain J.M., Wilson M.V.H.* Early Devonian cephalaspids (Vertebrata: Osteostraci: Cornuata) from the southern Mackenzie Mountains, N. V. T. Canada // J. Vertebr. Paleontol. 1994. Vol. 14. № 3. P. 301-319.

61. *Afanassieva O.B.* Some peculiarities of osteostracan ecology // Fossil fishes as living animals / Ed. Mark-Kurik E. Tallinn: Academia, 1992. P. 61-69.

62. *Afanassieva O.B.* The structure of the exoskeleton of the Tremataspidoidei and its significance in the taxonomy of osteostracans (Agnatha) // Eds. Lelièvre H., Wenz S., Blieck A., Cloutier R. Lyon, 1995. P. 13-18 (Geobios. Mém. Spéc. № 19).

63. *Afanassieva O*. New data on osteostracans of Severnaya Zemlya (Russia) // Circum-Arctic Palaeozoic Faunas and Facies / Eds. Ginter M., Wilson M.V.H. Warsaw, 1998. P. 2-3 (Ichthyolith Issue. Spec. № 4). 64. *Afanassieva O.B.* The exoskeleton of Ungulaspis and Ateleaspis (Osteostraci, Agnatha) from the Lower Devonian of the Severnaya Zemlya, Russia // Acta Geol. Pol. 1999. Vol. 49. № 2. P. 119-123.

65. *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. 2000a. Vol. 34. Suppl. 2. P. 138-146.

66. *Afanassieva O.B.* The Tremataspidoidei (Osteostraci, Agnatha) of the Severnaya Zemlya Archipelago, Russia // Abstr. 9th International Meeting "Lower vertebrates/ Early vertebrates", Nothern Arizona University, USA, Flagstaff, 2000b. P. 3.

67. *Afanassieva O.B.* Osteostracans (Agnatha): the findings from the Severnaya Zemlya Archipelago, Russia // Abstr. Obruchev Symposium "Evolutionary paleoichthyology", Palaeontological Institute of the RAS, Moscow, 2001. P. 15.

68. *Afanassieva O.B.* The exoskeleton of Thyestes verrucosus (Osteostraci, Agnatha) from the Silurian of Saaremaa Island: a mode of ossification // Abstr. 5th Baltic Stratigraphical Conference: Basin stratigraphy – modern methods and problems / Eds. Satcunas J., Lazauskiene J. Vilnius, 2002. P. 9-10.

69. *Afanassieva O.B.* New data on the exoskeleton of the Silurian osteostracans // The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology / Eds. Schultze H.-P., Lukševičs E., Unwin D. Riga, 2003. P. 6-7 (Ichthyolith Issue. Spec. № 7).

70. *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. Richter M. Univ. Federal do Rio Grande do Sul., Gramado, 2004a. P. 9.

71. *Afanassieva O.B.* Microrelief on the exoskeleton of some early osteostracans (Agnatha): preliminary analysis of its significance // Acta Univ. Latviensis, Earth and Environ. Sci. 2004b. V. 679. P. 14-21.

72. *Afanassieva O.B.* Ungulaspis arctoa (Osteostraci, Agnatha) from the Lower Devonian of Severnaya Zemlya, Russia: an evidance of exoskeleton growth // Abstr. International Meeting IGCP 491, St-Peterburg / Eds. Ivanov A., Young G. St-Peterburg, 2005. P. 3 (Ichthyolith Issue. Spec. № 9).

73. *Afanassieva O.B.* Development of the exoskeleton in osteostracans (Agnatha, Vertebrata): new data on some early Devonian forms from Russia //Abstr. 12th International Symposium on Early Vertebrates/Lower Vertebrates, June 11-14 2011, Texas, Dallas, 2011a. P. 10-11.

74. *Afanassieva O.B.* Studies of the development of the exoskeleton in osteostracans: new evidences of growth // Abstr. II International Obruchev Symposium "Palaeozoic Early Vertebrates" / Eds. Lebedev O., Ivanov A. St. Petersburg, 2011b. P. 25.

75. *Afanassieva O.B.* The models of exoskeletal ossification in Thyestes verrucosus (Saaremaa, Estonia) and Ungulaspis arctoa (Severnaya Zemlya, Russia) //Abstr. 8th Baltic Stratigraphical Conference, 28-30 August 2011. Riga: University of Latvia Press, 2011c. P. 23.

76. *Afanassieva O.B.* New data on the development of the exoskeleton in early vertebrates (Agnatha: Osteostraci) // Abst. 73RD Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology. October/ November 2013, USA, Los-Angeles, 2013. P. 75.

77. *Afanassieva O.B.* Development of the exoskeleton in osteostracans (Agnatha, Vertebrata): new evidance of growth // Paleontol. J. 2014. Vol. 48. № 9. P. 973-979.

78. *Afanassieva O.B.* Evidences of growth and regeneration of the exoskeleton in osteostracans (Agnatha, Vertebrata) // Abst. 75thTH Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology. October 2015, USA, Dallas, 2015. P. 77.

79. *Afanassieva O.B.* Models of the development of the exoskeleton in early vertebrates (Osteostraci, Agnatha)// Abst. 76TH Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology. October 2016, USA, Salt Lake City, 2016. P. 86.

80. *Afanassieva O.B., Cumbaa S.L.* New data on the cephalaspid fauna (Osteostraci) from the northern Canada // Ichthyolith Issues. 2005. Special Publ. № 8. P. 3.

81. *Afanassieva O., Janvier P.* Tannuaspis, Tuvaspis and Ilemoraspis, endemic osteostracan genera from the Silurian and Devonian of Tuva and Khakassia (USSR) // Geobios. 1985. Vol. 18. P. 493–500.

82. Afanassieva O., Karatajūtė-Talimaa V. Osteostracans of Severnaya Zemlya (Russia) // Abstr. International Meeting IGCP, Circum-Arctic Palaeozoic Vertebrates: Biological and Geological significance / Ed. Wilson M.V.H. Germany, Buckow, 1997. P. 10 (Ichthyolith Issue, Spec. Publ. №2).

83. *Afanassieva O.B., Karatajūtė-Talimaa V.N.* New data on the exoskeleton of Timanaspis kossovoii (Osteostraci, Agnatha) from the Upper Silurian of North Timan, Russia // Ichthyolith Issues. 2007. Spec. publ. № 10. P. 13-14.

84. *Afanassieva O.B., Karatajūtė-Talimaa V.N.* The histology of the Upper Silurian osteostracan Timanaspis kossovoii Obruchev (Agnatha) from North Timan, Russia // Acta Zool. 2009. Vol. 90. Suppl. 1. P. 38-43.

85. *Afanassieva O.B., Karatajūtė-Talimaa V.N.* New osteostracans (Agnatha) from the Lower Devonian of Severnaya Zemlya Archipelago, Russia and the mode of development of their exoskeleton // Abst. 74RD Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology. 5-8 November, 2014, Berlin, Germany / Eds. Maxwell E, Miller-Camp J. Berlin, 2014. P. 77.

86. *Afanassieva O., Märss T.* New data on osteostracan microremains from the Silurian of Severnaya Zemlya, Russia // Abstr. International Meeting IGCP, Lower-Middle Palaeozoic Events across the Circum-Arctic / Eds. Luksevičs E., Stinkulis G. & Wilson M.V.H. Jūrmala, 1999. P. 4-5 (Ichthyolith Issues, Spec. Publ. № 5).

87. *Alth A*. Über die Paläozoischen Gebilde Podoliens und deren Versteinerungen // Abh. Geol. Reichsanst. Wien. 1874. Bd. 7. S. 1-80.

88. Arsenault M., Janvier P. Combien d'Ostéostracés à Miguasha? // Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieurs / Eds. H. Lelièvre, S. Wenz, A. Blieck, R. Cloutier. Lyon, 1995. P. 19-22 (Geobios. Mém. Spéc. № 19).

89. Belles-Isles M., Janvier P. Nouveaux osteostraci du devonien inferieur de Podolie (R.S.S. d'Ukraine) // Acta Paleontologica polonica. 1984. Vol. 4. P. 157-166.

90. *Berg L.S.* Classification of fishes, both Recent and fossil // Dokladz Zoological Institute. 1937. № 5. P. 85-517. [English translation by J.W. Edwards, Ann Arbor, Michigan, 1940]

91. *Beznosov P*. The crown ultrasculpture of Acanthodes type scales in some Devonian-Carboniferous acanthodians // The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology / Eds. Schultze H.-P., Lukševičs E., Unwin D. Riga, 2003. P. 10 (Ichthyolith Issues. Spec. Publ. № 7.

92. *Bölau E*. Das Sinnesliniensystem der Tremataspiden und dessen Beziehungen zu anderen Gefäbsystemen des Exoskelettes // Acta Zoologica.1951.Vol. 32. P. 31-40.

93. *Blieck A., Goujet D., Janvier P.* The vertebrate stratigraphy of the lower Devonian (Red Bay Group and Wood Bay Formation) of the Spitsbergen // Modern Geology. 1987. Vol.11. P. 197-217.

94. *Clarac F., Souter T., Cornette R., Cubo J., Buffrénil V.* A quantitative assessment of bone area increase due to ornamentation in the Crocodylia // Journal of morphology. 2015. Vol. 276. P. 1183-1192.

95. Denison R.H. The exoskeleton of Tremataspis // American Journal of Science. 1947. Vol. 245. № 6. P. 337-365

96. Denison R.H. Evolution and classification of the Osteostraci // Fieldiana: Geology. 1951a. Vol. 11. № 3. P. 155–196.

97. Denison R.H. The exoskeleton of early Osteostraci // Fieldiana: Geology. Vol. 11. № 4. P. 197–218.

98. Denison R.H. Early Devonian fishes from Utah. Part I. Osteostraci // Fieldiana: Geology.
1952. Vol. 11. № 6. P. 265-287.

99. Denison R.H. Ordovician vertebrates from Western United States // Fieldiana: Geology.1967. Vol. 16. P. 131-192.

100. *Derycke C., Chancogne-Weber C., Donoghue P.C.J., Sansom I.J., Downs J.P.* Early evolution of vertebrate skeletal tissues and cellular interactions, and the canalization of skeletal development // Journal of Experimental Zoology. Part B: Molecular and Developmental Evolution. 2006. Vol. 306. P. 1–17.

101. *Dineley D.L., Loeffler E.J.* Ostracoderm faunas of the Delorme and associated Siluro-Devonian formations, North West Territories, Canada // Special Papers in Palaeontology. 1976. № 18. P. 1-214.

102. *Donoghue P.C.J., Sansom I.J., Downs J.P.* Early evolution of vertebrate skeletal tissues and cellular interactions, and the canalization of skeletal development // Journal of Experimental Zoology. Part B: Molecular and Developmental Evolution. 2006. Vol. 306. P. 1–17.

103. *Egerton P.M.G.* Palichthyologic notes. 9. On some fish remains from the neighbourhood of Ludlow // Quart. J. Geol. Soc. London. 1857. Vol. 13. P. 282-291.

104. *Eichwald E*. Die Grauwackenschichten von Liev- und Esthland // Bull. Soc. Imper. Natural. Moscow. 1854. Vol. 27. № 1. P. 1-111.

105. *Eichwald E.* Lethaea Rossica on paléontologie de la Russie descrite et figuree. Stuttgart, 1860. Vol. 1. P. 1532.

106. *Elliott D.K.* New Pteraspididae (Agnatha, Heterostraci) from the Lower Devonian of Northwest Territories, Canada // J. Vertebr. Paleontol. 1983. № 2. P. 389-406.

107. Forey P.L. The Downtonian ostracoderm Sclerodus Agassiz (Osteostraci: Tremataspididae) // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol. 1987. Vol. 41. №. 1. P. 1-30.

108. Francillon-Vieillot H., Buffrenil V. de, Castanet J., Géraudie J., Meunier F.J., Sire J.-Y., Zylberberg L., Ricqlès A. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues //

Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends / Ed. Carter J.G. New York: Van Nostrand Reinhold, 1990. P. 471-548.

109. *Fredholm D*. Agnathan vertebrates in the Lower Silurian of Gotland, Sweden // Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar. 1990. Vol. 112. Part 1. P. 61-84.

110. *Friman L., Janvier P.* The Osteostraci (Vertebrata, Agnatha) from the Lower Devonian of the Rhenish State Mountains, with special reference to their anatomy and phylogenetic position // N. Jb. Geol. Palaont.. 1986. Bd. 173. № 1. S. 99-116.

111. *Greeniaus J.W., Wilson M.V.H.* Fossil juvenile cyathaspididae (Heterostraci) reveal rapid cyclomorial development of the dermal skeleton // J. Vertebr. Paleontol. 2003. Vol. 23. № 2.
P. 483-487.

112. *Gross W*. Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische // Palaeontographica A. 1935. Bd. 83. S. 1-60.

113. *Gross W.* Über Crossopterigier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einiger vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystem paläozoischer Agnathen und Fische // Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. 1956. Bd. 5. № 6 S. 1-140.

114. *Gross W*. Aufbau des Panzers obersilurischer Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschiebe) und Oesels // Acta Zool. 1961. Vol. 42. P. 73-150.

115. Gross W. Beobachtungen mit dem Elektronenraster-Auflichtmikroskop an den Siebplatten und Isopedin von Dartmuthia (Osteostraci) // Paläontologische Zeitschrift. 1968a. Bd
42. № ½. S. 73-82.

116. *Gross W*. Die Agnathen-Fauna der silurischen Halla-Schichten Gotlands // Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar. 1968b. Bd. 90. S. 369–400.

117. *Halstead Tarlo L.B.* The tesselated pattern of dermal armour in the Heterostraci // Journal of the Linnean Society (Zool.). 1967. Vol. 47. P. 45-54.

118. *Hawthorn J.R., Wilson M.V.H., Falkenberg A.B.* Development of the dermoskeleton in Superciliaspis gabrielsei (Agnatha, Osteostraci) // J. Vertebr. Paleontol. 2008. Vol. 28. № 4. P. 951-960.

119. *Heintz A*. Cephalaspida from Downtonian of Norway // Skr. Norsk. vid.-akad. Oslo. 1939. P. 1-119.

120. *Heintz A*. A new tremataspidid from Ringerike, South Norway // Journal of Linnean Society (Zoology). 1967. Vol. 47. N 311. P. 55–68.

121. *Heintz A*. New agnathans from Ringerike Sandstone // Skr. Norsk. vid.-akad. Oslo (Matematisk naturvidenskapelig klasse). 1969. Vol. 26. P. 1-28.

122. *Holmgren N*. Studies on the head in fishes. Embryological, morphological and phylogenetical researches. Pt. 1. Development of the skull in sharks and rays // Acta Zool. 1940. Vol. 21. P. 51-267.

123. *Huxley T.H.* On Cephalaspis and Pteraspis // Quart. Journ. Geol. Soc. London, 1858. Vol.14. P. 267-280.

124. *Janvier P.* 1977. Contribution à la connaissance de la systematique et de l'anatomie du genre Boreaspis (Agnatha, Cephalaspidomorphi, Osteostraci) du Dévonien inférieur du Spitsberg // Ann. Paléontol. Vol.63. № 1. P. 1-32.

125. Janvier P. Norselaspis gracialis n.g., n.sp. et les relations phylogénétiques entre les Kiaeraspidiens (Osteostraci) du Dévonien inférieur du Spitsberg // Palaeovertebrata. 1981. Vol. 11.
№ 2/3. P. 19-131.

126. *Janvier P*. The relationships of the Osteostraci and Galeaspida // J. Vertebr. Paleontol. 1984. Vol. 4. P. 344-358.

127. *Janvier P.* Preliminary description of the Lower Devonian Osteostraci from Podolia (Ukrainian S.S.R.) // Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology. 1985a. Vol. 38. P. 309–334.

128. *Janvier P.* Les Céphalaspides du Spitsberg. Anatomie, phylogénie et systématique des Ostéostracés siluro-dévoniens. Révision des Ostéostracés de la Formation de Wood Bay (Dévonian inférieur du Spitsberg). Cahiers de Paléontologie. Paris: Centre National de la Recherche scientifique, 1985b. 244 p.

129. *Janvier P.* Les Thyestidiens (Osteostraci) du Silurien de Saaremaa (Estonie). Première partie: Morphologie et anatomie. Deuxième partie: Analyse phyligènètique, répartition styratigraphique, remarques sur les genres Auchenaspis, Timanaspis, Tyriaspis, Didymaspis, Sclerodus et Tannuaspis // Annales de Paléontologie. 1985c. Vol. 71. № 2/3. P. 83–147, 187–216.

130. *Janvier P*. Environmental framework of the diversification of the Osteostraci during the Silurian and Devonian // Phil. Transactions R. Soc. Lond. B. 1985d. № 309. P. 259–272.

131. *Janvier P*. Early vertebrates. Oxford Monographs on Geology and Geophysics. Oxford: Clarendon Press, 1996. 364 p.

132. *Janvier P*. Facts and fancies about early fossil chordate and vertebrates // Nature. 2015. Vol. 520. P. 483-489.

Janvier P., Arsenault M. Osteostraci // Devonian fishes and plants of Miguasha,
 Quebec, Canada / Eds. Schultze H.-P. and Cloutier R. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1996. P.
 123–133.

134. Janvier P., Lelièvre H. A new tremataspid osteostracan, Aestiaspis viitaensis n. g., n.
sp., from the Silurian of Saaremaa, Estonia // Proc. Estonian Acad. Sci. Geol. 1994. Vol. 43. № 3.
P. 122-128.

135. *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. Edinburg. Earth Sci. 2005. Vol. 95. P. 511-525.

136. Jarvik E. Dermal fin-rays and Holmgren's principle of delimination // K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 1959. Vol. 4. № 6. P. 1-51.

137. Johanson Z., Smith M., Kearsley A., Pilecki P., Mark-Kurik E., Howard C. Origins of bone repair in the armour of fossil fish: response to a deep wound by cells depositing dentine instead of dermal bone // Biol. Lett. 2013. 9. 20130144 (doi:10.1098/rsbl2013.0144).

138. *Ivanov A., Cherepanov G.* Ossification processes of Trionyx armour: A retrospective review on development of Placoderm dermal skeleton // J. Morphol. 1994. Vol. 220. № 3. P. 357.

139. *Ivanov A., Pavlov D., Cherepanov G.* Some aspects of biomineralization of vertebrate exoskeleton // Fossil fishes as living animals / Ed. Mark-Kurik E. Tallinn: Academia, 1992. Vol. 1. P. 61-69.

140. *Karatajūte-Talimaa V.* Determination methods for the exoskeletal remains of early vertebrates // Mitt. Museum Nat.kd. Berl., Geowiss. Reihe, 1998. Bd. 1. S. 21-52.

141. *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. Vol. 32. № 5. P. 1002-1017.

142. *Kiaer J.* A new Downtonian fauna in the Sandstone Series of the Kristiania area // Skr. Norsk. vid.-akad. Oslo. 1911. Vol. I. P. 1-22.

143. *Kner R*. Ueber die beiden Arten Cephalaspis loydii und C. lewisii Agassiz und einige diesen unachst stehenden Schalenreste // Naturwiss. Abh. 1847. Bd. 1. S. 159-168.

144. *Lankester E.R.* A monograph of the fishes of the Old Red sandstone of Britain. Pt. I. The Cephalaspidae. London: Palaeontographical Society,1870. P. 1-62.

145. *Mallat J.* The suspension feeding mechanism of the larval lamprey Petromyzon marinus // Journal of Zoology. 1981. Vol. 194. P. 103–142.

146. *Mark-Kurik E., Janvier P.* Early Devonian osteostracans from Severnaya Zemlya, Russia // J. Vertebr. Paleontol. 1995. Vol. 15. № 3. P. 449-462.

147. *Mark-Kurik E., Janvier P.* A new tremataspidid (Vertebrata, Osteostraci, Thyestiida) from the Devonian of northern Urals, with remarks on tannuaspidids // N. Jb. Geol. Palaont. 1997. Bd. 206. № 3. S. 405–421.

148. *Märss T*. Vertebrate zones in the East Baltic Silurian. Ecostratigraphy of the East Baltic Silurian. Tallinn: Valgus, 1982. P. 97–106.

149. *Märss T.* Ultrasculpture on the exoskeleton of early agnathans and fishes // The Fifth Baltic Stratigraphical Conference: Basin stratigraphy – modern methods and problems. Vilnius, September 22-27, 2002: Extended abstracts / Eds. Satcūnas J., Lazauskiene J. Geol. Surv. Lithuania, Vilnius, 2002. P. 119-120.

150. *Märss T.* Ultrasculpture pattern on the exoskeleton of lower vertebrates // 10th International Symposium on Early Vertebrates/Lower Vertebrates. Gramado, 24-28th May 2004: Programme and abstracts / Ed. M. Richter .Univ. Federal do Rio Grande do Sul., 2004. P. 25-26.

151. *Märss T.* Exoskeletal ultrasculpture of early vertebrates // J. Vertebr. Paleontol. 2006. Vol. 26. № 2. P. 235-252.

152. *Märss T., Afanassieva O., Blom H.* Biodiversity of the Silurian osteostracans of the East Baltic // Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth and Environmental Science. 2014. Vol. 105. P. 73-148.

153. *Märss T., Afanassieva O., Blom H.* Biodiversity of the Silurian osteostracans of the East Baltic // Abst. 13th International symp. on Early and Lower Vertebrates. Melbourne. Australia. 3-7 August, 2015 / Eds. Trinajstic K., Johanson Z., Richter M., Boisvert C. Melbourne, 2015. P. 37-38.

154. *Märss T., Ritchi A*. Articulated thelodonts (Agnatha) of Scotland // Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sciences. 1998. Vol. 88 (for 1997). P. 143-195.

155. *Moy-Thomas J.A., Miles R.S.* Palaeozoic Fishes. London: Chapman and Hall, 1971. 259 p.

156. *Novitskaya L.I.* Definitive morphology of palaeozoic agnathans (Heterostraci, Osteostraci) as information on their ontogenetic type and phylogenetic relationships // Modern Geology. 1993. Vol. 18. P. 115–124.

157. *Otto M., Laurin M.* Osteostracan tesserae from the Baltic Middle Devonian: morphology and microanatomy // N . Jb. Geol. Palaont., Monatshefte. 1999. Vol. 8. P. 464-476.

158. *Otto M., Laurin M.* Taxonomic note on osteostracan tesserae from the Baltic Middle Devonian // N. Jb. Geol. Palaont., Monatshefte. 2001. Vol. 3. P. 142–144.

159. Ørvig T. Histologic studies of placoderm and fossil elasmobranchs 1. The exoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general // Ark. Zool. 1951. Vol. 2. P. 321–454.

160. Ørvig T. Remarks on the vertebrate fauna of the Lower Upper Devonian of Escuminac Bay, P.Q. Canada, with special reference to the porolepiform crossopterygians // Ark. Zool. 1957a. Vol. 2. № 10. P. 367-426.

161. Ørvig T. Notes on some Palaeozoic lower vertebrates from Spitsbergen and North America // Norsk. Geol. Tidskrift. 1957b. Vol. 37. P. 285-353.

162. Ørvig T. Tänderna och tandvävnaderna genom tiderna (The teeth and their hard tissues through the ages) // Zool. Rev. Stockholm, 1958. C. 30-39, 46-63 (in Swedish).

163. Ørvig T. Phylogeny of tooth tissues: Evolution of some calcified tissues in early vertebrates // Structural and chemical organization of teeth / Ed. Miles A.E.W. New York: Academic Press, 1967. P. 45–110.

164. Ørvig T. Histologic studies of Placoderms and fossil Elasmobranchs I: The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general // Ark. zool. 1967. Vol. 2. No 2. P. 321-454.

165. Ørvig T. The dermal skeleton; general considerations. // Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny. Nobel Symposium 4. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1968. P. 373–397.

166. Ørvig T. Vertebrates of the Wood Bay Group and the position of the Emsian-Eifelian boundary in the Devonian of Westspitsbergen // Lethaia. 1969. Vol. 2. № 3-4. P. 273-328.

167. Ørvig T. The latero-sensory component of the dermal skeleton and its phyletic significance // Zool. Scr. 1972. Vol. 1. P. 139-155.

168. Ørvig T. A survey of odontodes ("dermal teeth") from developmental, structural, functional, and phyletic points of view // Problems in Vertebrate Evolution / Eds. Mahala Andrews S., Mailes R.S., Walker A.D. Linn. Soc. Symp. Ser. no. 4. 1977. P. 53-75.

169. *Pageau Y*. Nouvelle faune ichthyologique du Dévonien Moyen dans les Grès de Gaspé (Québec) // Le Naturaliste Canadien. 1969. Vol. 96. P. 399-478.

170. *Pander C.H.* Monographie der fossilen Fische des Silurischen System der Russisch-Baltischen Gouvernements. St.-Petersburg, 1856. 91p. 171. *Patten W*. On the structure and classification of the Tremataspidae // Bull Acad. Sci. St. Pètersbourg. Cl. Phys. Mat. 1903. № 5. P. 1-33.

172. Patten W. New ostracoderms from Oesel // Science. 1931. Vol. 73. P. 671-673.

173. *Qu Q., Blom H., Sanchez S., Alberg P.* Three-dimentional virtual histology of Silurian osteostracan scales revealed by Synchrotron Radiation Microtomography // Journal of Morphology.
2015. Vol. 276. № 8. P. 1-15.

174. *Qu Q.-M., Zhu M., Zhao W.-J.* Silurian atmospheric O₂ changes and the early radiation of gnatostomes // Palaeoword. 2010. № 19. P. 146-159.

175. *Reif W.-E.* Evolution of dermal skeleton and dentition in vertebrates. The Odontode regulation theory // Evolut. Biol. 1982. Vol. 15. P. 287-368.

176. *Reif W.-E., Richter M.* Revisiting the Lepidomorial and the Odontode Regulation Theories of dermo-skeletal morphogenesis // N. Jb. Geol. Palaont. Abh. 2001. Vol. 219. P. 285-304.

177. *Ritchie A*. Ateleaspis tessellata Traquair, a non-cornuate cephalaspid from the Upper Silurian of Scotland // J. Linn. Soc. (Zool.). 1967. Vol. 47. № 311. P. 69-81.

178. *Robertson G.* A palaeoenvironmental interpretation on the Silurian rocks in the Pentland Hills, near Edinburgh, Scotland // Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sciences. 1989. Vol. 80. P. 127-141.

179. Robertson G.M. The ostracoderm genus Dartmuthia Patten // American Journal of Science. 1935a. Vol. 5. № 29. P. 323-335.

180. Robertson G.M. Oeselaspis, a new genus of ostracoderm // American Journal of Science. 1935b. Vol. 5. N 29. P. 453–461.

181. *Robertson G.M.* New Cephalaspids from Canada // American Journal of Science. 1936.Vol. 31. P. 288-295.

182. *Robertson G.M.* A new Cephalaspis from the Upper Devonian of Canada // Proc. New Engl. Zool. Club. 1937. Vol. 16. P. 85-88.

183. Robertson G.M. The Tremataspidae // American Journal of Science. 1938a. Vol. 5. N35. P. 172–206, 273–295.

184. *Robertson G.M.* New genera of ostracoderms from the Upper Silurian of Oesel // J. Paleontol. 1938b. Vol. 12. P. 486-493.

185. *Robertson G.M.* The status of Cephalaspis schrenckii Pander from the Upper Silurian of Oesel // J. Geol. 1939a. Vol. 47. N 6. P. 649-657.

186. *Robertson G.M.* An Upper Silurian vertebrate horizon, with description of a new species Cephalaspis oeselensis // Trans. Kansas Acad. Sci. 1939b. Vol. 42. P. 357–363.

187. *Robertson G.M.* The sensory canal system in some early vertebrates // Trans. Kansas Acad. Sci. 1940. Vol. 43. P. 467–470.

188. *Robertson G.M.* Cephalaspis from the Upper Silurian of Oesel with a discussion of Cephalaspis genera // American Journal of Science. 1945. Vol. 243. № 4. P. 169-191.

189. Rohon J.V. Der Obersilurischen Fische von Oesel. 1. Thyestidae und Tremataspidae // Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St–Pétersbourg. 1892. 7 ser. Bd. 38. № 13. S.
1-88.

190. *Rohon J.V.* Die Obersilurischen Fische von Oesel // Mémoires de l'Académie des Sciences de St Pétersbourg. 1893. Bd. 41, S. 1-124.

191. *Rohon J.V.* Zur Kenntniss der Tremataspiden // Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétérsburg. 1894. 4 ser. Bd. 36. S. 201-225.

192. *Rohon J.V.* Die Segmentirung am Primordialcranium der obersilurischen Thyestidenю //Verh. Russisch-Kaiser. mineral. Gesellsch. St.-Pétersb. 1895. 2 ser. Bd. 33. S. 17-64.

193. *Rohon J.V.* Weitere Mitteilunden uder die Gattung Thyestes // Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétérsburg. 1896. 5 ser. Bd. 4. № 2. S. 223-235.

194. *Sansom I.J., Davies N.S., Coates M.I., Nicoll R.S., Ritchie A.* Chondrichthyan-like scales from the Middle Ordovician of Australia // Palaeontology. 2012. Vol. 55. P. 243–247.

195. Sansom I.J., Smith M.P., Smith M.M., Turner P. The Harding Sandstone revisited – a new look at some old bones // Geobios, Mémoire spécial. 1995. № 19. P. 57–60.

196. *Sansom R.S.* A review of the problematic osteostracan genus Auchenaspis and its role in thyestidien evolution // Palaeontology. 2007. Vol. 50. P. 1001–1011.

197. Sansom R.S. The origin and early evolution of the Osteostraci (Vertebrata): a phylogeny for the Thyestiida // Journal of Systematic Palaeontology. 2008. Vol. 6. P. 317–332.

198. *Sansom R.S.* Phylogeny, classification and character polarity of the Osteostraci (Vertebrata) // Journal of Systematic Palaeontology. 2009a. Vol. 7.P. 95–115.

199. *Sansom R.S.* Endemicity and palaeobiogeography of the Osteostraci and Galeaspida: a test of scenarios of gnathostome evolution // Palaeontology. 2009b. Vol. 52. P. 1257–1273.

200. *Sansom R.S., Randle E., Donoghue P.C.J.* Discriminating signal from noise in the fossil record of early vertebrates reveals cryptic evolutionary history // Proc. R. Soc. 2015. Vol. 282. 20142245. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.2245.

201. *Sansom R.S., Rodygin S.A., Donoghue P.C.J.* The anatomy, affinity and phylogenetic significance of Ilemoraspis kirkinskayae (Osteostraci) from the Devonian of Siberia // J. Vertebr. Paleontol. 2008. Vol. 28. P. 13–635.

202. *Schmidt F*. Über Thyestes verrucosus Eichwald und Cephalaspis schrenckii Pander, nebst einer Einleitung über das vorkommen silurischen Fischereste auf der Insel Oesel // Verh. Russisch.-Kaiser. mineral. Gesellsch. St.-Pétersb. 1866. 2 ser. Bd. I. S. 217–250.

203. *Schmidt F.* Ueber neue Silurische Fischfunde auf Oesel // Neues Jahrb. Mineral. 1893.S. 98–102.

204. *Schmidt F.* Ueber Cephalaspis (Thyestes) schrencki Pander aus dem Obersilur von Rotsikьll auf Oesel // Bulletin de l'Académie Impériale des Scences de St.-Pétersbourg. 1894. Ser. Geol. pal. Bd. 1. S. 383–390.

205. *Schultze H.-P.* Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces) // Paläontologische Zeitschrift. Vol. 51. P. 152-168.

206. *Scott B.R., Wilson M.V.H.* The Superciliaspididae, a new family of Early Devonian Osteostraci (jawless vertebrates) from northern Canada, with two new genera and three new species // Journal of Systematic Palaeontology. 2014. http://dx.doi.org/10.1080/14772019. 2013.863809.

207. *Sire J.-Y., Donoghue P.C.J., Vickaryous M.K.* Origin and evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates // J. Anat. 2009. Vol. 214. P. 409-440.

208. *Smith M.M.* The microstructure of the dentition and dermal ornament of three dipnoans from the Devonian of Western Australia: a contribution towards dipnoan interrelations, and morphogenesis, growth and adaptation of the skeletal tissues // Philos.Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1977. Vol. 281. P. 29-72.

209. *Smith M.M.* Putative skeletal neural crest cells in early Late Ordovician vertebrates from Colorado // Science. 1991. Vol. 251. P. 301–303.

210. *Smith M.M., Sansom I.J., Smith M.P.* Diversity of the dermal skeleton in Ordovician to Silurian vertebrate taxa from North America: histology, skeletogenesis and relationships // Geobios, Mémoire spécial. 1995. № 19. P. 65-70.

211. *Smith M.M., Sansom I.J.* Exoskeletal micro-remains of an Ordovician fish from the Harding Sandstone of Colorado // Paleontology. 1997. Vol. 40. Part 3. P. 645-658.

212. *Stensiö E.A.* On the sensory canals of Pteraspis and Palaeaspis // K.Vet. Arkiv. Zool. 1926. Vol. 18A. P. 1-14.

213. *Stensiö E.A.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. 1. Family Cephalaspidae // Skrifter om Svalbard og Ishavet. 1927. Vol. 12. P. 1–391.

214. *Stensiö E.A.* The cephalaspids of Great Britain. London: British Museum (Natural History), 1932. 220 p.

215. *Stensiö E.A.* Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes // Traité de Zoologie / Ed. Grassé P.P. Paris: Masson, 1958. P. 173-426.

216. Stensiö E.A. Geology of the Arctic. Toronto: Univ. Toronto Press, 1961. P. 231-247.

217. *Stensiö E.A.* Origine et nature des ecailles placoides et des dents // Colloq. Int. CNRS. 1962. № 104. P. 75-85.

218. *Stensiö E.A.* Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes // Traité de paléontologie / Ed. Piveteau J. Paris: Masson, 1964. P. 96-385.

219. *Traquair R.H.* Notes on the Devonian fishes of Scaumenac Bay and Campbellton in Canada // Geol. Mag. 1890. Ser. 3. № 7. P. 12-17.

220. *Traquair R.H.* Report on fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in the Silurian rocks of the South of Scotland // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1899. Vol. 39. P. 827–864.

221. *Traquair R.H.* Supplementary report on fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in the Upper Silurian rocks of Scotland // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1905. Vol. 40. P. 879-888.

222. *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. Vol. 123. P. 41-69.

223. Vergoossen J.M.J. Fish microfossils from Ramsåsa, site E, Skåne, southern Sweden (mid Palaeozoic) // Scripta Geol. 2004. Vol. 127. P. 1-70.

224. *Voichyshyn V*. New osteostracans from the Lower Devonian terrigenous deposits of Podolia, Ukraine //Acta Palaeontologica Polonica. 2006a. Vol. 51. № 1. P. 131-142.

225. *Voichyshyn V*. On the revision of P.Balabai's collection of Early Devonian Osteostraci (Agnatha) from Podolia (Ukraine) // Scientific collections of the State Natural History Museum / Eds. Godunko R.J., Voichyshyn V.K., Klymyshyn O.S. et al. Name-bearing types and type series (1). Issue 2. Lviv, 2006b. P. 9-25.

226. *Voichyshyn V.* Name-bearing types and type series of fossil agnathans (Agnatha: Heterostraci, Osteostraci) // Scientific collections of the State Natural History Museum / Eds.

Godunko R.J., Voichyshyn V.K., Klymyshyn O.S. et al. Name-bearing types and type series (1). Issue 2. Lviv, 2006c. P. 26-40.

227. *Voichishyn V*. The Early Devonian armoured agnathans of Podolia, Ukraine // Palaeontologia Polonica. 2011. Vol. 66. P. 1-211.

228. *Wängsjö G*. On a new species of Benneviaspis from the Red Bay Series in Spitsbergen // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. 1937. Vol. 27. P. 209–211.

229. *Wängsjö G*. On the genus Dartmuthia Patten with special reference to the minute structure of the exoskeleton // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. 1944. Vol. 31. P. 349–362.

230. *Wängsjö G*. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. 9. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen cephalaspids. Results of Th. Vogt's Expedition 1928 and the English-Norwegian-Swedish Expedition 1939 // Norsk Polarinstitutt Skrifter. 1952. № 97. P. 1–657.

231. *White E., Toombs H.* The Cephalaspids from the Dittonian section at Cwm Mill, near Abergavenny, Gwent // Bull. Brit. Mus. (Natur.Hist.). Geol. 1983. Vol. 37. № 3. P. 149-171.

232. *Woodward A.S.* Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History), vol. 2. London: British Museum (Natural History), 1891. 576 p.

233. Žigaite Ž., Blieck A. Palaeobiogeography of Early Palaeozoic vertebrates // Early Palaeozoic Biogeography and Palaeogeography / Eds. Harper D. A. T., Servais T. London: Geological Society, Memoirs, 2013. P. 449–460.

234. Zych W. Old Red Podolski // Pr. Polsk. Inst. Geol. 1927. Vol. 2. № 1. P. 1-65.

235. *Zych W*. Fauna ryb dewoui i downtonu Podola. Pteraspidomorphi: Heterostraci // Czesc I. Lwow. 1931. P. 1-91.

236. *Zych W*. Cephalaspis kozlowskii n. sp., from the Down-tonian of Podole (Poland) // Archiwum Towarzystwa Nau-kowego we Lwowe. 1937. Section 3. Vol. 9. № 1. P. 49–96. приложение

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Подкласс Osteostraci. Костнопанцирные

Диагноз. Голова и передняя часть туловища заключены в более или менее консолидированный панцирь (головотуловищный щит). На брюшной стороне щита оралобранхиальная область покрыта отдельными пластинками или чешуями. Рот расположен на переднем крае оралобранхиальной области, жаберные отверстия – на ее боковых и заднебоковых краях, их число составляет около 10 пар. Назогипофизное отверстие и орбиты располагаются на дорсальной стороне головы. Назогипофизная полость не сообщается с глоткой. Орбиты сближены. На дорсальной стороне щита имеются непарное дорсальное поле и одна или несколько пар латеральных полей, соединенных с полостью лабиринта крупными каналами. Из парных плавников обычно имеются грудные. Хвост эпицеркальный. Ткань экзоскелета содержит полости остеоцитов. Каналы и полости черепа обычно выстланы тонким слоем перихондральной кости.

Состав. Отряды: Ateleaspidiformes, Tremataspidiformes, Cephalaspidiformes, Benneviaspidiformes, Kiaeraspidiformes.

Распространение. Европа, Азия и Северная Америка; нижний силур – верхний девон.

Отряд Ateleaspidiformes

Диагноз. Головотуловищный щит короткий - средней длины. Вентральная сторона щита уплощенная. Оралобранхиальную область покрывают чешуи или мелкие пластинки. Грудные плавники имеются, обычно слабо обособлены от тела. Рога не развиты. Поля широкие и длинные, у ранних представителей слабо обособлены от окружающего экзоскелета. Латеральных полей одна пара, не заходят на поверхность интерзональной составляющей щита. Количество каналов, подходящих к латеральным полям, составляет 5 пар. Экзоскелет обычно хорошо развит. Скульптура щита разнообразна, щит покрыт мелкими бугорками различной формы, реже его поверхность сглажена (*Hemicyclaspis murchisoni*).

Состав. Подотряд Ateleaspidoidei.

Распространение. Европа (Великобритания, Норвегия, Эстония, Россия), Северная Америка (Канада); силур – нижний девон.

Подотряд Ateleaspidoidei

Диагноз. Инфраорбитальная линия сенсорной системы (ifc) проходит латеральнее орбит,
не огибая их, расходится от медиальной оси тела к латеральным полям и проходит по их передним частям, изгибаясь к медиальной оси. Первая пара каналов, подходящих к латеральным полям (sel₁), дихотомически ветвится на половине пути от орбиты к полю. Пинеальная пластинка хорошо развита. Головотуловищный щит имеет различную степень консолидации: отдельные тессеры и пластины обычно четко выражены или щит слитный (*Hemicyclaspis*), в задней части щит может включать ряд туловищных чешуй. Дорсомедиальный гребень не развит. Орбиты относительно не сближены. Назогипофизное отверстие не приближено к орбитам. Оралобранхиальная камера олигобранхиатного типа строения (кроме *Hirella*, по: Stensiö, 1958). Окостенения эндоскелета очень слабо развиты. Имеются два спинных плавника.

Состав. Ateleaspididae Traquair, 1899; Hemicyclaspididae Heintz, 1939; возможно, Hirellidae Stensiö, 1958.

Распространение. Европа (Великобритания: Англия; Норвегия; Эстония; Россия: архипелаг Северная Земля), Северная Америка (Канада); силур – нижний девон.

Семейство Ateleaspididae Traquair, 1899

Типовой род – Ateleaspis Traquair, 1899.

Диагноз. Остеостраки средних размеров. Головотуловищный щит короткий (С/А – менее 1,5) и сравнительно узкий (S/А – около 2, ширина щита измерена на уровне заднего края дорсального поля) (рис. промеры). Орбиты относительно далеко удалены друг от друга, склеротические окостенения хорошо развиты. Грудные плавники слабо обособлены от тела, широкие, их наружные края не укреплены рядом более крупных чешуй или эти чешуи лишь слегка крупнее остальных чешуй, покрывающих плавник. Поверхность щита орнаментирована мелкими бугорками или ребрышками. Первый спинной плавник хорошо развит, покрыт мелкими чешуями.

Состав. Ateleaspis Traquair, 1899; Aceraspis Kiaer, 1911.

Род Ateleaspis Traquair, 1899

Ateleaspis: Traquair, 1899, p. 834; Heintz, 1939, p. 97-98; Обручев, 1964, с. 99; Ritchie, 1967, p. 79-80; Janvier, 1996, p. 106-107; Афанасьева, 2004, с. 225; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 84. Типовой вид – *Ateleaspis tessellata* Traquair, 1899.

Диагноз. Остеостраки средних размеров: длина щита составляет 4-5 см, длина туловища около 20 см. Длина щита приблизительно равна его ширине (ширина щита измерена на

уровне заднего края дорсального поля). Задний край щита четко не выражен, щит постепенно переходит в покрытое рядами чешуй сегментированное туловище. Орбиты относительно крупного размера. Назогипофизное отверстие длинное, узкое, с четким перехватом посередине, его назальная и гипофизная части приблизительно равны по величине. Дорсальное и латеральные поля большие по площади, их границы слабо прослеживаются. Поверхность тессер на щите покрыта многочисленными мелкими округлыми бугорками, поверхность чешуй удлиненными бугорками (ребрышками или шипиками). Бугорки сложены дентином поверхностного слоя. Радиальные каналы в среднем слое представлены. Видовой состав. *А. tessellata* Traquair, 1899, *Ateleaspis* cf. *А. tessellata* Traquair, 1899 (Märss, Afanassieva, Blom, 2014), *Ateleaspis* sp. (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998).

Распространение. Шотландия, Великобритания; о. Сааремаа, Эстония; архипелаг Северная Земля, Россия; венлок – лохков, силур, девон.

Ateleaspis cf. Ateleaspis tessellata Traquair, 1899

Табл. III, фиг. 5-6

Экземпляр GIT 502-224-(1-3), тессера, разделенная на три фрагмента, из одного из указанных фрагментов сделан вертикальный шлиф GIT 502-224-3; скважина Ohesaare-GI, глубина 173,75-173,81 м, о. Сааремаа, Эстония; маазиские слои, яагарахуский горизонт, верхний шейнвудиан, нижний венлок, нижний силур (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 5).

Замечания. Наиболее ранний остеострак, описанный из палеозойских отложений Эстонии, о. Сааремаа (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Материал представлен тессерой головотуловищного щита, размеры которой составляют около 0,9 × 0,6 мм, разделенной на три части, одна из которых расшлифована. Сохранность материала и качество шлифа позволяют дать относительно подробное описание скульптуры и гистологии экзоскелета. Поверхность тессеры покрыта бугорками различной формы с округлой вершиной, сдвинутой асимметрично (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, фиг. 5A, B). Форма бугорков на исследованных фрагментах варьирует от простой овальной до сложной звездчатой или серповидной, от нижней части бугорков отходят короткие и широкие выступы. Размеры бугорков различны, между относительно крупными бугорками (длиной около 0,5 мм) размещены бугорки меньших размеров. Поверхность бугорков на исследованных фрагментах гладкая. Поверхность тессеры между бугорками рыхлая, сложена твердой тканью с большим количеством лакун. В верхней части боковых поверхностей тессеры открываются

многочисленные отверстия каналов, идентифицированых нами как сосудистые, диаметром 10-30 мкм. На шлифе (там же, фиг. 5С) видно, что экзоскелет хорошо развит, он относительно плотный, составляющие его три слоя развиты относительно равномерно. Вершины бугорков сложены типичным мезодентином. Поверхностный слой лучше развит в крупном бугорке, где его толщина достигает 100 мкм. Ткань поверхностного слоя относительно плотная и прозрачная, количество полостей одонтоцитов незначительное. Средний слой относительно плотный, пронизан каналами сосудистой системы. Полости остеоцитов хорошо идентифицируются, немногочисленные. Каналы и полости сосудистого сплетения имеют типичное строение. Каналы, которые можно интерпретировать как радиальные, просматриваются под меньшим бугорком, их диаметр составляет около 30 мкм. Они сообщаются с каналами сосудистого сплетения внутри бугорка, что ясно просматривается на горизонтальном сломе бугорка (там же, фиг. 5А, фрагмент 2) Сосудистые каналы открываются на поверхности шлифа отверстиями, поровых полей на исследованном шлифе не обнаружено. Базальный слой с выраженной слоистостью, очень хорошо развит, в нем имеются базальные камеры разного размера. На исследованном образце стенки каналов и базальных камер гладкие, без следов резорбции или со следами слабой резорбции (в базальных камерах).

Ateleaspis sp.

Табл. XXI, фиг. 1-2

Экземпляр LIG № 35-669, неполный отпечаток дорсальной стороны головотуловищного щита и части туловища (отсутствует антеромедиальная часть головотуловищного щита); местонахождение на р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой 12, обнажение 41, североземельская свита, лохков, нижний девон (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, табл. V, фиг. 3.; Афанасьева, 2004, табл. II, фиг. 1-2).

Замечания. Первый ателеаспис-подобный остеострак, обнаруженный на территории России (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998). Имеет средние размеры: ширина головотуловищного щита составляет около 7 см, максимальная ширина грудного плавника около 2 см, ширина туловища в постцефалической части 4-5 см. Длина туловища ископаемой особи достигала, по-видимому, 20 см. На поверхности дорсальной стороны щита хорошо различимы четырех - шестиугольные тессеры размером 1-2 мм. Тессеры покрыты тесно расположенными мелкими округлыми бугорками. К заднему краю щита

бугорки постепенно меняют свою форму, становясь более удлиненными. Туловищные чешуи шириной около 1,5 мм (1-2 мм), на них размещены мелкие узкие гребешки. Грудные плавники покрыты чешуями, размер которых уменьшается к дистальному краю плавника. Относительно крупные, четко обозначенные тессеры, расположенные на левой стороне отпечатка, по-видимому, соответствуют заднему отделу латерального поля. Размеры особи, форма грудных плавников, тип прикрепления их к телу, величина туловищных чешуй, скульптура панциря свидетельствуют в пользу того, что перед нами представитель рода *Ateleaspis*. Однако отсутствие передне-центральной части головотуловищного щита не позволяет сделать более точное определение.

Отряд Tremataspidiformes

Диагноз. Головотуловищный щит длинный, иногда достигает анального отверстия. Вентральная сторона щита обычно выпуклая, иногда уплощенная. Пластинки, покрывающие оралобранхиальную область, крупные. Грудные плавники обычно не развиты. Рога отсутствуют или развиты слабо. Поля короткие или средней длины, латеральных полей одна-две пары. Количество каналов, подходящих к латеральным полям, составляет 3-5 пар. Экзоскелет обычно хорошо развит, реже развит слабо (Witaaspis). Скульптура щита разнообразна (щит гладкий или покрыт бугорками и/или валиками различной величины и формы).

Состав. Два подотряда: Tremataspidoidei и Tannuaspidoidei.

Распространение. Евразия (Эстония, Россия, возможно, Великобритания), силур – нижний девон.

Подотряд Tremataspidoidei

Диагноз. Инфраорбитальная линия сенсорной системы (ifc) огибает орбитоназогипофизный комплекс. Первая пара каналов, подходящих к латеральным полям (sel₁), разветвляется рядом с полем. Пинеальная пластинка хорошо развита. Головотуловищный щит консолидированный или в задней части включает ряд туловищных чешуй. Рога отсутствуют или слабо развиты. Грудные плавники иногда имеются. Дорсомедиальный гребень слабо развит. Орбиты сильно сближены. Назогипофизное отверстие тесно приближено к орбитам. Латеральные поля узкие. Оралобранхиальная камера олигобранхиатного типа строения. Скульптура щита разнообразна (одноразмерные или разноразмерные бугорки, узкие валики) или его поверхность гладкая.

Состав. Tremataspididae Woodward, 1891; Timanaspididae Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962; Thyestidae Berg, 1940; Procephalaspididae Stensiö, 1958; Witaaspididae Afanassieva, 1991. Распространение. Европа (Эстония, Швеция, Россия: архипелаг Северная Земля, Средний Урал); силур.

Семейство Tremataspididae Woodward, 1891

Типовой род – Tremataspis Schmidt, 1866.

Диагноз. Остеостраки мелких - средних размеров. Головотуловищный щит длинный (С/А = 3-6), покрывает голову и значительную часть туловища, консолидированный. Вентральная сторона щита выпуклая. Рога отсутствуют. Часто щит расширяется за счет образования

переднебоковой каймы (Oeselaspis) или выступов в его заднебоковых частях (Dartmuthia, Saaremaaspis, Tyriaspis). Латеральные поля короткие - средней длины (G/A – около 1-2), могут быть представлены двумя парами, ведущих к ним каналов - 3-5 пар. Экзоскелет полно развит, значительной толщины. Присутствуют все три его слоя, однако верхний слой может быть развит не на всей поверхности щита. Щит покрыт бугорками и/или валиками или его поверхность гладкая.

Состав. Tremataspidinae Woodward, 1891; Dartmuthiinae Robertson, 1935; Oeselaspidinae Robertson, 1935; Aestiaspidinae Afanassieva, 1996.

Подсемейство Tremataspidinae Woodward, 1891

Tremataspidae: Woodward, 1891, p. 201.

Tremataspinae: Denison, 1951a, p. 159, 181.

Tremataspidinae: Обручев, 1964, с. 95; Афанасьева, 1991, с. 40; 2004, с. 227.

Типовой род – Tremataspis Schmidt, 1866.

Диагноз. Головотуловищный щит очень длинный (L/A – более 5). Вентральная сторона щита сильно выпуклая. Латеральные поля представлены двумя парами, короткие, к ним подходят 3 пары каналов. В экзоскелете хорошо развиты все три слоя. Поверхность щита гладкая.

Состав. Tremataspis Schmidt, 1866.

Род Tremataspis Schmidt, 1866

Tremataspis: Schmidt, 1866, S. 217-250, Rohon, 1892, S. 37-88 (pars); Patten, 1903, p. 1-30; Stensiö, 1927, p. 38-40; Robertson, 1938a, p. 172-206, 273-296; Denison, 1947, p. 337-365; Denison, 1951a, p. 181; Обручев, 1964, с. 95-96; Janvier, 1985c, p. 44-58; Афанасьева, 1991, с. 41; 2004, с. 227; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 84-86.

Типовой вид - Tremataspis schmidti Rohon, 1892.

Диагноз. Остеостраки мелких размеров: длина щита составляет 3-5 см. Длина щита значительно превышает его ширину (в 1,2-1,6 раза). Задний край щита с коротким медиальным выступом. Имеется низкий дорсомедиальный гребень. Орбиты очень малого размера. Латеральные и дорсальное поля очень короткие. Отверстия эндолимфатических протоков располагаются позади заднего края дорсального поля, на значительном расстоянии друг от друга. Хвостовой плавник слабо эпицеркальный. Поверхность щита и чешуй гладкая,

пронизана порами различного диаметра и плотности. На задней половине дорсальной стороны щита размещены немногочисленные низкие бугорки. В среднем слое экзоскелета каналы сенсорной системы разделены перфорированными септами на верхнюю и нижнюю части, микроотверстия септ распределены в них равномерно. Радиальные каналы в среднем слое не представлены. Базальный слой утолщенный.

Видовой состав. *T. schmidti* Rohon, 1892, *T. mammillata* Patten, 1931, *T. milleri* Patten, 1931, *T. rohoni* Robertson, 1938, *T. obruchevi* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998, *T. perforata* Märss, Afanassieva, Blom, 2014, *Tremataspis* sp. Gross, 1968, Fredholm, 1990.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; Средний Урал и архипелаг Северная Земля, Россия; о. Готланд, Швеция; венлок-лудлов, силур.

Замечания. Решением собрания Международной комиссии по зоологической номенклатуре, состоявшегося в 1948 г. в Париже, в качестве типового вида рода *Tremataspis* Schmidt, 1866 принят *Tremataspis schmidti* Rohon, 1892.

Tremataspis schmidti Rohon, 1892

Рис. 18; табл. IV, фиг. 1,5; табл. XXII, фиг. 1

Stigmolepis owenii: Pander, 1856, S. 53, Taf. 5, Abb. 7, a-f.

Melittomalepis elegans: Pander, 1856, S. 60, Taf. 5, Abb. 8, a-c.

Tremataspis schrenkii: Schmidt, 1866, S. 217-250 (pars).

Tremataspis schmidti: Rohon, 1892, S. 15, 94, 98, 100, Taf. 2, Abb. 1; 1894, S. 177-201; Patten, 1903, p. 6-33, pl. 1, 2; Robertson, 1938a, p. 289, pl. 1, fig. 1, pl. 2, fig. 1,9; Denison, 1947, p. 337-339, 344-346, fig. 4C, 5B; 1951a, fig. 27C; 1951b, p. 200; Märss, 1982, fig. 2D, 3B; Janvier, 1985c, p. 58-59, fig. 25, 28D, 33A, 34A; Афанасьева, 1991, с. 41-44, рис. 6, табл. I, фиг. 1, табл. VIII, фиг. 1; 2004, с. 227, рис. 11; табл. III, фиг. 1; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 86-91, фиг. 6A-C, J, 7A-C, 8A-D, 9A, B.

Лектотип – PSM SPU 75/26 (см. Rohon, 1892: taf. 2, fig. 7), головотуловищный щит и часть туловищных чешуй; наиболее вероятное местонахождение Viita Quarry, о. Сааремаа, Эстония; вийтаские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур. Выделен в 2014 году Мярсс, Афанасьевой и Бломом (Märss, Afanassieva, Blom, 2014) из синтипов Рогона (Rohon, 1892). Ранее лектотипом считался экземпляр AMNH 38.71.9410 (= Т. 141, оригинальный номер в коллекции Пэттена, по данным Жанвье: Janvier,

1985с), который утратил свой статус согласно Международному Кодексу Зоологической Номенклатуры 1999 г., пункт 74.2).

Материал. Головотуловищный щит с дорсальной стороны ПИН, № 3256/534, о. Сааремаа (по Шмидту: Insel Oesel), Эстония; несколько фрагментарных остатков: коллекции ПИН, №№ 3256, 3257 (по Шмидту: Rotzikull auf Oesel), о. Сааремаа, Эстония, сборы акад. Ф.Б. Шмидта. Кроме того, изучен материал, хранящийся в Институте геологии Таллинского технического университета (GIT): целые щиты, фрагменты щитов, чешуи, отпечаток и противоотпечаток хвостового плавника и части туловища (GIT 232-270-1 и GIT 232-270-2, ранее GI, Рі 6798); местонахождения Вийта (Viita Quarry, Viita trench), Эльда (Elda Cliff), Везику (Vesiku Brook) и скважина Vesiku-507, глубина 8,65-8,80 м; о. Сааремаа, Эстония; вийтаские, кууснымеские и везикуские слои, роотсикюлаский горизонт, венлок, нижний силур.

Диагноз. *Tremataspis* с щитом малого размера: длина щита - 3-3,7 см, ширина - 2-2,7 см (лектотип: соответственно 3,7 и 2,7 см). Головотуловищный щит длинный (L/A – 5,6), умеренной ширины (L/S – около 1,4; S/A – 4,3). Препинеальная часть щита – очень короткая (B/A – около 1), постпинеальная – длинная (C/A – 4,5). Назогипофизная ямка неглубокая, круглая, окаймлена широким валиком, расположена близко к ростральному краю (Q/A – 0,7). Орбиты очень малого размера (Ol/A – 0,25; Os/A – 0,24; L/Ol – около 18), круглые или слегка овальные, сближены (Omin/A – 0,23). Позади дорсального поля размещено 4 бугорка. Дорсальный гребень короткий и очень низкий. Рядом с задним концом гребня расположено несколько мелких бугорков. Поры на поверхности щита – мелкие (диаметром 20-25 мкм), тесно размещенные (приблизительно 100 пор на мм²). Полигоны, образованные каналами сенсорной системы, разбиты на мелкие поля узкими каналами.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит имеет овальный контур: передний край закруглен, боковые края выпуклые, задний край спрямлен, несет небольшой дорсомедиальный выступ.

Вентральный щит выпуклый. Оралобранхиальная область покрыта крупными пластинами, расположенными несколькими симметричными сериями. Передняя часть вентрального щита, граничащая с оралобранхиальной лопастью, образует срединный выступ. Края передней части вентрального щита (латеральнее срединного выступа) и края оралобранхиальных пластинок, следующих за ними, несут многочисленные вырезки и образуют в совокупности наружные жаберные отверстия.

Назогипофизная ямка круглая, расположена на небольшом возвышении, окружена широким валиком. Стенки валика, пологие снаружи, резко обрываются внутри ямки. Назогипофизное отверстие пронзает переднюю часть валика и проходит за центр продольного возвышения, расположенного на дне ямки (экз. ПИН №3256/534; Janvier, 1958с, фиг. 34А).

Орбиты. Диаметр орбит около 1,5 мм. Разделяющее их расстояние, отвечающее месту, занимаемому пинеальной пластинкой, составляет также 1,5 мм.

Дорсальное поле очень короткое, узкое (длина около 4 мм, ширина — 2 мм). Позади его заднего края расположены выходы эндолимфатических протоков, расстояние между которыми слегка превышает ширину дорсального поля и составляет приблизительно 3 мм.

Латеральные поля очень короткие и узкие (суммарная длина — около 7 мм, ширина — 2 мм). Площадь поверхности передних полей немного уступает площади задних. Передние поля начинаются на уровне назогипофизного отверстия, оканчиваются примерно на уровне заднего края орбит. Задняя пара латеральных полей начинается на уровне задней половины дорсального поля, оканчивается приблизительно на уровне выходов эндолимфатических протоков или позади них. Латеральные поля отстоят от бокового края щита на расстояние, приблизительно равное ширине поля. Дорсальное и латеральные поля покрыты крупными полигональными пластинками (5-9 пластинок).

Боковая линия (см. рис. 18, б). На поверхности панциря *T. schmidti* расположены желобки длиной 0,3 - 1 мм, образующие линии основных сенсорных каналов, типичны для *Tremataspis*. У *Tremataspis schmidti* (см. Замечания) на дорсальной стороне щита имеются следующие сенсорные линии: инфраорбитальная, посторбитальная, постпинеальная, (супрапинеальная по Робертсону: Robertson, 1938а), поперечная (передняя поперечная по Робертсону), супратемпоральная. На исследованном нами материале нет наружной боковая, задняя поперечная, дорсальная. На исследованном нами материале нет наружной боковой линии, отмеченной Робертсоном у нескольких экземпляров *Tremataspis*. На вентральной стороне щита желобки проходят по оралобранхиальным пластинам Латеральных серий (передняя срединная линия, линия бранхиальной пластины), по краям срединного выступа (срединная линия) и вдоль боковых краев щита (вентральная боковая линия).

Скульптура и микростроение экзоскелета. Поверхность щита и туловищных чешуй гладкая, блестящая. Позади выходов эндолимфатических протоков имеется четыре низких бугорка с округлыми вершинами (два из них расположены на медиальной оси, два других — по бокам от нее, несколько позади переднего медиального бугорка). В передней части дорсомедиального гребня и рядом с его задней частью расположены несколько мелких бугорков.

Толщина наружного скелета составляет около 0,4 мм. Экзоскелет имеет строение типичное для этого рода, резко отличаясь от других видов некоторыми специфическими характеристиками. Поры, представляющие собой выходы каналов полигональной системы, средней величины (21-25 мкм), находятся на небольшом расстоянии друг от друга, иногда парные (вследствие разветвления поровых каналов, отходящих от сенсорных каналов к поверхности). Полигоны, образованные каналами — средней величины (0,3 - 0,4 мкм), разбиты на более мелкие поля (2-4) узкими каналами.

Диаметр каналов, образующих полигоны, составляет около 90 мкм, диаметр узких каналов — 50 мкм. Первые каналы подразделены на верхнюю и нижнюю части перфорированными перегородками, в то время как у вторых (узких) каналов такого подразделения обычно не наблюдается. Сосудистое сплетение представлено хорошо развитой сетью относительно тонких каналов. Верхнее сосудистое сплетение включает в себя каналы внутри полигонов, расположенные выше уровня сенсорных каналов. Каналы этого сплетения анастомозируют друг с другом надо уровнем сенсорных каналов, образуя петли, соединяющие каналы соседних полигонов. Каналы верхнего сплетения книзу постепенно переходят в каналы нижнего сосудистого сплетения, также образующие многочисленные связи друг с другом между соседними полигонами. Базальный слой развит хорошо, имеет типичное слоистое строение, его толщина составляет около 0,2 мм. Базальные камеры крупные (0,1-0,25 мм), немногочисленные (на исследованном материале менее многочисленные, чем у *Т. mammillata*).

Замечания. Положение основных линий сенсорной системы у *Tremataspis* описано Робертсоном (Robertson, 1938a) без указаний на видовые различия. У исследованных нами экземпляров разных видов *Tremataspis* существенных различий в расположении этих линий не обнаружено. Таким образом, мы принимаем, что состав и расположение указанных линий характерны для всех описываемых нами видов этого рода.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония, вийтаские, кууснымеские и везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний гомериан, верхний венлок; о. Готланд, Швеция, слои Halla, венлок; разрез Михайловский пруд, Средний Урал, кубинские слои, нижний лудлов.

Tremataspis milleri Patten, 1931

Табл. I, фиг. 3, 7; табл. IV, фиг. 2, 6-8; табл. XXII, фиг. 2

Tremataspis milleri: Patten, 1931, p. 672; Robertson, 1938a, p. 289, pl. 2, fig. 2, pl. 3, fig. 1; Denison, 1947, p. 337-339, 346-347, fig. 4B, 5B; 1951a, fig. 27B; Gross, 1968b, p. 381-385, fig. 6D, 7B, F; Janvier, 1985c, p. 61, fig. 33B; Афанасьева, 1986, с. 69, рис. 16, в, табл. VI, фиг. 1; 1991, с. 46-47, табл. I, фиг. 2, 3; табл. II, фиг. 1, 2, 4, 5; 2004, с. 228, табл. I, фиг. 3-7; табл. III, фиг. 2; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 91, fig. 6D-F, 7D-G, K, L, 8E-L, 9C, D).

Лектотип – AMNH 11219 (оригинальный номер в коллекции Пэттена 38-71-9813 = Т. 564), почти полный головотуловищный щит с дорсальной стороны; местонахождение Himmiste Quarry, о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои, паадлаский горизонт, верхний горстиан, нижний лудлов, силур. Выделен Робертсоном (Robertson, 1938a, pl. 2, fig. 2).

Материал. Неполные головотуловищные щиты ПИН, № 4219/1, 2, 3, местонахождение Эльда, о. Сааремаа, Эстония; другие фрагменты панциря из коллекций ПИН, № 3256, 3257, о. Сааремаа (по Шмидту: Insel Oesel). Сборы акад. Ф.Б. Шмидта и Т. Мярсс. Кроме того, изучены образцы, хранящиеся в Институте геологии Таллинского технического университета: целые щиты, фрагменты щитов. При составлении диагноза также использованы фотографии лектотипа и данные по лектотипу и образцам из работ Робертсона (Robertson, 1938а) и Денисона (Denison, 1947).

Диагноз. *Tremataspis* относительно крупных размеров: длина щита – 3,8-4,8 см, ширина – 3-3,8 см (лектотип: соответственно 4,8 и 3,8 см). Головотуловищный щит очень длинный (L/A – около 6) и относительно широкий (L/S – около 1,2; S/A – 4,8). Препинеальная часть щита – умеренной длины (B/A – около 1,5), постпинеальная – очень длинная (C/A – 4,7). Назогипофизная ямка глубокая, круглая, окаймлена широким валиком, удалена на сравнительно большое расстояние от рострального края (Q/A – около 1). Орбиты малого размера (Ol/A – 0,37; Os/A – 0,31; L/Ol – около 17), сближены (Omin/A – 0,25). Позади дорсального поля размещены 6-8 бугорков. Дорсомедиальный гребень средней длины, обычно слитный. Многочисленные поры на поверхности экзоскелета – очень мелкие (диаметром около 15 мкм), тесно размещеные (приблизительно 200 пор на мм²). Полигоны

среднего слоя обычно не подразделены на более мелкие поля.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит имеет типичный овальный контур, крупный по абсолютным размерам, с относительно длинной препинеальной частью.

Назогипофизная ямка круглая, расположена на небольшом возвышении. Окружена широким ободком с пологими наружными стенками и резко обрывающимися внутренними. Назогипофизное отверстие помещается на небольшом возвышении на дне ямки (Janvier, 1985с; фиг.34В).

Орбиты небольшие (их диаметр — 2,6 мм), овальные, разделяющее их расстояние составляет 2 мм.

Форма и положение дорсального и латеральных полей сходны с таковыми *T. schmidti*.

Скульптура и микростроение экзоскелета. Поверхность щита и туловищных чешуй гладкая и блестящая. Позади выходов эндолимфатических протоков расположены 6-8 низких бугорков с округлыми вершинами. Дорсомедиальный гребень более или менее слитный, обычно не орнаментирован бугорками.

В экзоскелете представлены все три слоя, однако его толщина сравнительно невелика и составляет около 0,14 мм. Общий план строения экзоскелета типичен для *Tremataspis*, однако существуют характерные особенности, отличающие *T. milleri* от других видов этого рода. Поры, которыми открываются на поверхность каналы сенсорной системы, имеют очень малые размеры (их диаметр — 15-20 мкм), тесно расположены (расстояние между порами — 30-50 мкм). Вертикальные каналы, открывающиеся на поверхность порами, почти всегда парные (т.е. канал раздваивается и открываются двумя порами). Полигоны, образованные каналами сенсорной системы, относительно малого размера (0,2-0,3 мм), обычно не подразделены на более мелкие поля. Диаметр таких каналов — около 40 мкм. Верхнее сосудистое сплетение хорошо развито. Каналы этого сплетения (диаметром 10-30 мкм), расположенные в пределах полигонов, образуют связи друг с другом выше уровня сенсорных каналов. Нижнее сосудистое сплетение плохо развито. Базальный слой относительно тонкий (около 0,03 мм), не имеет базальных камер. Из-за слабого развития базального слоя экзоскелет на исследованном материале *T. milleri* имеет сравнительно небольшую толщину.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония, вийтаские, кууснымеские и везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур, саувереские

и химмистеские слои паадлаского горизонта, верхний горстиан, нижний лудлов, верхний силур.

Tremataspis mammillata Patten, 1931

Табл. IV, фиг. 3, 9-10; табл. XXII, фиг. 3

Tremataspis mammillata: Patten, 1931, p. 672; Robertson, 1938a, p. 289, pl. I, fig. 3, 4, 6; pl. 2, fig. 3; Denison, 1947, p. 337-365, fig. 1-3, 4A, 6, 7A, 8-13; pl. I, fig. 1-3; pl. 2, fig. 1-3; pl. 3, fig. 3; 1951a, fig. 22A, 27A, 29A; 1951b, p. 199-200, fig. 32A; Stensiö, 1958, fig. 211; Gross, 1968b, p. 381-385, fig. 6B, 7C, G, 8D; Janvier, 1985c, p. 59, fig. 22A, B, 26A, 27D, 30, 31, 33C, 34C; Афанасьева, 1991, c. 44-45, 2004, c. 228, табл. III, фиг. 3; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 91-92, fig. 6G-I, 7H, J, 8M-Q, 9G, I.

Лектотип – АМNH 11529 (оригинальный номер в коллекции Пэттена 38-71-9713 = Т. 445), дорсальная сторона щита; о. Сааремаа, Эстония; лудлов, верхний силур (выделен Робертсоном: Robertson, 1938a, pl. 2, fig. 3). Местонахождение лектотипа не известно.

Материал. Неполный головотуловищный щит ПИН, № 4219/4, местонахождение Эльда, о. Сааремаа, Эстония; несколько фрагментов панциря из коллекций ПИН, №№ 3256, 3257, о. Сааремаа (по Шмидту: Insel Oesel), Эстония, сборы акад. Ф.Б. Шмидта. Помимо этого, изучены образцы, хранящиеся в Институте геологии Таллинского технического университета (GIT). При составлении диагноза вида использованы фотографии лектотипа и данные по нему из работ Робертсона (Robertson, 1938а), Денисона (Denison, 1947) и Жанвье (Janvier, 1985с).

Диагноз. *Tremataspis* с щитом среднего размера: длина щита – 3,5-4 см, ширина – 2,5-3 см (лектотип: соответственно 3,6 и 2,9 см). Головотуловищный щит очень длинный (L/A – около 6), умеренной ширины (L/S – около 1,3; S/A – 4,5). Препинеальная часть щита короткая (B/A – около 1), постпинеальная - очень длинная (C/A – 4,7). Назогипофизная ямка овальная, окружена узким валиком, расположена близко к ростральному краю (Q/A – 0,7). Орбиты малого размера (Ol/A=Os/A – 0,27; L/Ol – около 18), округлые, сильно сближены (Omin/A – 0,22). Позади дорсального поля размещены 20 или более бугорков. Дорсомедиальный гребень очень низкий, по нему проходит ряд мелких бугорков. Поры на поверхности экзоскелета крупные (диаметром 30-35 мкм) и редкие. Полигоны среднего слоя не подразделены на мелкие поля более узкими внутренними каналами.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит имеет овальный контур, типичный для

видов рода *Tremataspis*. Щит средней величины, с относительно короткой препинеальной частью.

Назогипофизная ямка овальная, узкая, глубокая. Окружена узким валиком с крутыми стенками, высокими спереди и понижающимися кзади. Валик может быть орнаментирован мелкими бугорками. Дно ямки расположено на уровне поверхности щита или немного выше (Janvier, 1985c; фиг. 43C). Назогипофизное отверстие занимает всю длину ямки, выпуклость на ее дне отсутствует. Назогипофизная ямка расположена на расстоянии около 4 мм от рострального края (около 1/8 длины щита).

Орбиты очень малого размера (диаметр орбит — 1,6 мм), разделяющее их расстояние, соответствующее ширине пинеальной пластинки, составляет 1,3 мм.

Форма и положение дорсального и латеральных полей сходны с таковыми *T. schmidti*, однако передние латеральные поля менее продвинуты вперед в препинеальную часть щита, дорсальное поле несколько короче (его длина составляет 3,5 мм).

Боковая линия. Желобки, которыми открываются на поверхность щита каналы боковой линии, образуют узор, сходный с узором у *T. schmidti*.

Скульптура и микростроение экзоскелета. Щит и туловищные чешуи имеют гладкую, блестящую поверхность. Надорсальной стороне щита позади отверстий эндолимфатических протоков размещены 20 или более разноразмерных бугорков. Бугорки низкие, с округлой вершиной. По дорсомедиальному гребню проходит ряд мелких бугорков такого же типа.

Экзоскелет относительно толстый (толщина около 0,5 мм). Общий план строения экзоскелета типичен для *Tremataspis*, однако существуют характерные особенности, отличающие *T. mammillata* от других видов. Поры, которыми открываются на поверхность каналы сенсорной системы, крупные (диаметром 30-35 мкм), расположены на значительном расстоянии друг от друга (0,2-0,3 мм). Размещены в основном в углах полигонов, образованных каналами сенсорной системы. Полигоны относительно крупные (0,4-0,6 мм), простые (не подразделены на вторичные поля более узкими каналами). Образующие их каналы имеют диаметр 40-90 мкм, подразделены на верхнюю и нижнюю части перфорированными перегородками. Сеть сосудистых каналов хорошо развита. Верхнее сосудистое сплетение представлено каналами, расположенными в пределах полигонов выше уровня сенсорных каналов и не сообщающимися друг с другом (Denison, 1947; фиг. 4A). От верхнего сплетения отходят каналы к нижнему сосудистому сплетению, каналы

которого не только образуют многочисленные связи друг с другом, но и сообщаются с нижней частью сенсорных каналов.

Базальный слой хорошо развит, его толщина составляет 0,2-0,25 мм. Базальные каналы многочисленные, крупные (приблизительный диаметр 0,1-0,3 мм). Расположены в основном под полигонами сенсорных каналов (ближе к их центральной части).

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои паадлаского горизонта, верхний горстиан, нижний лудлов, верхний силур.

Tremataspis rohoni Robertson, 1938

Табл. IV, фиг. 4; табл. XXII, фиг. 4

Tremataspis rohoni: Robertson, 1938a, p. 298, pl. 2, fig. 4; Denison, 1947, p. 337-339, 347-349, fig. 7B; Janvier, 1985c, p. 61; fig. 24, 33 D; Афанасьева, 1991, c. 47-48; 2004, c. 92-93, табл. III, фиг. 4; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 91-92, fig. 6K, 7H, 8R,9F, H.

Голотип – АМNH 11523 (оригинальный номер в коллекции Пэттена 38-71-9379 = Т. 106), дорсальная сторона щита; о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур (выделен Робертсоном: Robertson, 1938a, pl. 2, fig. 4). Местонахождение голотипа не известно.

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. При составлении диагноза использованы фотографии голотипа и данные по нему из работ Робертсона (Robertson, 1938a) и Денисона (Denison, 1947). Кроме того, исследованы фрагменты панцирей из коллекций GIT, а также шлиф чешуи GIT 502-78 (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Диагноз. *Tremataspis* с щитом малого размера: его длина составляет около 3 см, ширина – около 2 см (голотип: соответственно 3,2 и 2 см). Щит очень длинный (L/A - 5,8), относительно узкий (L/S - 1,6; S/A - 4,4). Препинеальная часть щита незначительной длины (B/A - 1,3), постпинеальная – очень длинная (C/A - 4,6). Назогипофизная ямка круглая, с широким валиком, удалена на сравнительно большое расстояние от рострального края (Q/A -около 1). Орбиты очень малого размера (Ol/A - 0,27; Os/A - 0,17; L/Ol -около 19), сближены относительно несильно (Omin/A - 0,3). Позади дорсального гребня расположено более 10 бугорков (на голотипе 14). Дорсомедиальный гребень короткий, седловидно вогнут в срединной части, передняя часть гребня несет 2-3 маленьких бугорка. Поры на поверхности экзоскелета крупные (диаметром 30-32 мкм), расположенные со средней

плотностью. Полигоны среднего слоя не подразделены на более мелкие поля.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит имеет типичный овальный контур, малого размера, отличается относительно длинной препинеальной частью.

Назогипофизная ямка круглая, глубокая, окружена широким валиком. Продольное возвышение на дне ямки отсутствует. Ямка находится на расстоянии около 1/6 длины щита. Орбиты овальные, очень малы (их размеры — 1,6х1 мм), разделяющее их расстояние равно 1,9 мм.

Длина дорсального поля составляет 2,4 мм, шиоина — 1,9 мм, Поле покрыто 5 полигональными пластинками. Латеральные поля по своей форме и расположению сходны с таковыми у *T. schmidti*.

Скульптура и микростроение экзоскелета. Головотуловищный щит имеет гладкую и блестящую поверхность. На дорсальной стороне щита, сзади от выходов эндолимфатических протоков, имеется более 10 разноразмерных низких бугорков с округлыми вершинами. Дорсомедиальный гребень более или менее слитный, имеет 2-3 мелких бугорка в своей передней части.

Экзоскелет в целом имеет строение характерное для *Tremataspis*, но отличается некоторыми специфическими особенностями. Наружные поры у *T. rohoni* близки по диаметру к порам *T. mammillata* (30-32 мкм), однако более приближены друг к другу. Сенсорные каналы образуют мелкоячеистую сеть, при этом полигоны не подразделены на более мелкие поля. Все сенсорные каналы имеют сходный диаметр. Вертикальные каналы, открывающиеся на поверхность порами, не раздваиваются. По данным Денисона (Denison. 1947), каналы сосудистых сплетений не обнаружены, так как между сенсорными каналами не сохранилась костная ткань. Базальный слой имеет типичное строение.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония, вийтаские, кууснымеские и везикуские слои, роотсикюлаского горизонта, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур, химмистеские слои паадлаского горизонта, верхний горстиан, нижний лудлов, верхний силур.

Tremataspis obruchevi Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998

Табл. XXII, фиг. 5

Tremataspis obruchevi: Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, с. 62, табл. V, фиг. 2; Афанасьева, 2004, с. 229, табл. III, фиг. 5; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, р. 84. Голотип – LIG, № 35-667, ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны; слой а, обнажение 31, местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, табл. V, фиг. 2).

Материал. Голотип.

Диагноз. Тгетаtaspis с щитом малого размера: его длина составляет около 3 см, ширина - около 2 см. Щит относительно длинный (L/A - 5,45), умеренно широкий (L/S - 1,4; S/A - 4). Препинеальная часть щита средней длины (B/A - 1,3), постпинеальная - длинная (C/A - 4,4).Строение назогипофизной ямки не известно, она удалена от переднего края щита на умеренное расстояние (Q/A - около 0,9). Орбиты очень малого размера (Ol/A = Os/A = 0,29; L/Ol - около 19), круглые, относительно сильно сближены (Omin/A - 0,23). Позади дорсального поля размещено около 10 разноразмерных бугорков с низкими вершинами. Строение дорсомедиального гребня известно не полностью. Его передняя часть низкая, слитная, без бугорков. Поры, которыми открываются на поверхность каналы сенсорной системы, крупные (25-40 мкм). Полигоны, образованные этими каналами, не подразделены на более мелкие поля.

Распространение. Типовое местонахождение.

Tremataspis perforata Märss, Afanassieva, Blom, 2014

Tremataspis schmidti: Märss, 1986, pl. 25, fig. 10.

Tremataspis perforata: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 93-95, fig. 10A-K, M-P.

Голотип - GIT 502-325, чешуя; слой 3, местонахождение Вийта (Viita trench), о. Сааремаа, Эстония; вийтаские слои, роотсикюлаский горизонт, гомериан, верхний венлок, нижний силур (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 10B).

Материал. Голотип и несколько фрагментов головогрудных щитов, туловищные чешуи и их фрагменты из коллекции GIT Института геологии Таллинского технического университета. Местонахождения Viita trench, вийтаские слои, Elda Cliff, кууснымеские слои, Vesiku Brook, везикуские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан, верхний венлок, Himmiste Quarry и Silma Cliff, химмистеские слои, паадлаский горизонг, верхний горстиан, нижний лудлов.

Диагноз (по Märss, Afanassieva, Blom, 2014, с. 93). Поверхность экзоскелета прерывается очень большими и глубокими порами в форме воронки различного размера (почти до 0,1

мм в диаметре) и бугорками каплевидной или неправильной формы. Расстояние между порами очень мало. Хрупкая пористая поверхность сложена тканью мезодентина. Бугорки состоят из костной ткани среднего слоя или из поверхностного и среднего слоев.

Замечания. Таксон, выделенный по фрагментарному материалу. Резко отличается от других видов рода очень крупными порами, которые могут сливаться так, что на поверхности экзоскелета формируются отдельные бугорки.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; вийтаские, кууснымеские и везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур; химмистеские слои паадлаского горизонта, верхний горстиан, нижний лудлов, верхний силур.

Tremataspis sp.

Экземпляр MB, Nr. G 956, мелкий фрагмент экзоскелета; вертикальный шлиф MB, Nr. 3229; горизонтальные шлифы Nr. 3187, Nr. 3188; о. Готланд, Швеция; слои Халла, венлок, нижний силур (Gross, 1968a, Abb. 6C, 7A, D, 8A).

Экземпляр LO 5866n, образец G77-45 PSSFG (Отдел исторической геологии и палеонтологии Университета в Лунде), мелкий фрагмент экзоскелета; о. Готланд, Швеция; слои Халла, венлок, нижний силур (Fredholm, 1990, fig. 8K).

Экземпляр LO 5868a, образец G71-51LJ (Отдел исторической геологии и палеонтологии Университета в Лунде), мелкий фрагмент экзоскелета; о.Готланд, Швеция; нижняя часть слоев Клинтеберг, венлок, нижний силур (Fredholm, 1990, fig. 8L).

Подсемейство Dartmuthiinae Robertson, 1935

Dartmuthiidae: Robertson, 1935a, p. 282.

Dartmuthiinae: Denison, 1951a, p.159, 181-182; Обручев, 1964, с. 96; Афанасьева, 1991, с. 49; 2004, с. 229.

Типовой род – Dartmuthia Patten, 1931.

Диагноз. Головотуловищный щит длинный (L/A - около 5). Вентральная сторона щита слабовыпуклая. Латеральные поля средней длины, представлены одной парой. К ним подходят 5 пар каналов. В экзоскелете верхний слой представлен не на всей поверхности щита (в краевых зубчиках, в вершинах крупных бугорков, у *Dartmuthia* также на вентральной стороне щита). Поверхность щита покрыта мелкими бугорками или гладкая (*Dartmuthia*: вентральная сторона щита).

Состав. Dartmuthia Patten, 1931; Saaremaaspis Robertson, 1938; Tyriaspis Heintz, 1967.

Род Dartmuthia Patten, 1931

Dartmuthia: Patten, 1931, p. 671-673; Robertson, 1935a, p. 323-335; Wängsjö, 1944, p. 349-362; Denison, 1951a, p. 182; Обручев, 1964, с. 96; Афанасьева, 1991, с. 49; 2004, с. 229; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 95.

Типовой вид – Dartmuthia gemmifera Patten, 1931.

Диагноз. Остеостраки мелких - средних размеров: длина головотуловищного щита около 5 см. Ширина щита составляет около 4/5 его длины. Заднебоковые части щита образуют узкие и короткие выступы. Задняя часть щита несет следы выраженной сегментации. Орбиты малого размера. Дорсальное поле удлиненное, латеральные поля - умеренной длины. Выходы эндолимфатических протоков помещаются по бокам от заднего края дорсального поля, не сближены. Поверхность дорсальной стороны щита и края вентральной стороны покрыты относительно крупными бугорками, между которыми размещаются уплощенные тессеры. Вентральный щит гладкий. В среднем слое экзоскелета хорошо развиты радиальные каналы. Перфорированные септы закрывают отверстия радиальных каналов. Микроотверстия септ обычно расположены в виде поровых полей. Базальный слой хорошо развит.

Видовой состав. *D. gemmifera* Patten, 1931; *D. procera* Märss, Afanassieva, Blom, 2014; *Dartmuthia* sp. (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998).

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; Латвия; лудлов - ?пржидолий, верхний силур; возможно, архипелаг Северная Земля, Россия, нижний лудлов, верхний силур.

Dartmuthia gemmifera Patten, 1931

Рис. 19; табл. I, фиг. 3; табл. V, фиг. 1-5; табл. XXII, фиг. 6-7

Dartmuthia gemmifera: Patten, 1931, p. 672; Robertson, 1935a, p. 323-335, fig. 1-5; Wängsjö, 1944, p. 349-362; Denison, 1951a, fig. 22C, 29D; 1951b, p. 200-206, fig. 32B, C, 33A, B, 34A, B; Stensiö, 1958, p. 183, fig. 110G, H; Gross, 1961, S. 129-143, Abb. 21-26; 1968a, S. 73-82, Taf. 8-10; Janvier, 1985c, p. 26-31, fig. 10-13; Афанасьева, 1986, с. 67-73, табл. VI, фиг. 2-6; 1991, с. 50-52, рис. 7, табл. III, VIII, фиг. 2-3; 2004, с. 230, рис. 12; табл. I, фиг. 5-6; табл. III, фиг. 6-7; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 95-99, fig. 11-13.

Лектотип — AMNH 11220, головотуловищный щит с дорсальной стороны. Выделен из синтипов, хранящихся в Американском музее естественной истории (коллекция Пэттена),

поскольку голотип не был выделен Пэттеном (Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Вероятно, местонахождение Химмисте (как единственное известное для этого таксона при полевых работах У. Пэттена), о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои, паадлаский горизонт, верхний горстиан, нижний лудлов (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 11G).

Материал. Головотуловищный щит с дорсальной стороны ПИН, № 3256/520, местонахождение Химмисте, о. Сааремаа, Эстония. Просмотрены материалы по этому виду (лектотип и синтипы), хранящиеся в Американском музее естественной истории (AMNH), данные по которым учтены при составлении описаний. Кроме того, изучены образцы, хранящиеся в Институте геологии Таллинского технического университета: дорсальные стороны щита, различные фрагменты вентральной стороны щита, несколько щитов из Музея геологии Университета Тарту. Местонахождения Himmiste Quarry, Silma Cliff и Silma Brook, ряд образцов происходят из скважин: Himmiste-982, глубина 0.7 м; Irase-680, глубина 5.8 м; Kaarmise-GI, глубина 2.7 м; Kingissepa-GI, глубина 30.82–30.90 м; Kuressaare-804, глубина 22.1–24.0 м; Uduvere-968, глубина 5.0–5.5 м; Varbla-502, глубина 32.3 м; and Kailuka-817, глубина 52.4–62.5 м; химмистеские слои, паадлаский горизонт, верхний горстиан, нижний лудлов, верхний силур (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Диагноз. Длина головотуловищного щита – около 5 см, ширина – около 4 см. Щит относительно длинный (L/A – 5,2), умеренной ширины (L/S – 1,3; S/A – 4). Максимальная ширина щита находится несколько позади половины его длины. Препинеальная часть щита средней длины (В/А – 1,3), постпинеальная – относительно длинная (С/А – 3,8). Задняя часть щита широкая (Sp/A – 3,4), несет следы выраженной сегментации (2-3 борозды). Сегментация проходит почти по всей ширине щита. Назогипофизное отверстие имеет овальную или бобовидную форму. Назогипофизная ямка расположена на умеренном расстоянии от рострального края (Q/A – 0,9). Орбиты малого размера (Ol/A – 0,35; Os – 0,28; L/ Ol – около 15), овальные. Продольные оси орбит направлены антеромедиально. Дорсальное поле удлиненное (Ld/A – 0,81), средней ширины (Sd/A – 0,36), овальное. Латеральные поля умеренной длины и ширины (G/A - 2,1; Sl/A - 0,32), равномерно широкие, далеко вдаются в препинеальную часть щита, сзади оканчиваются несколько впереди середины длины щита. Дорсальная и вентральная стороны щита имеют строение разного типа. По краю щита проходит ряд относительно крупных бугорков. Низкий дорсомедиальный гребень представлен рядом удлиненных блестящих бугорков. По бокам от него расположены ряды бугорков того же типа. Бугорки разделены уплощенными тессерами. Вентральная сторона

щита в брюшной части гладкая, разделена на относительно крупные полигоны щелевидными бороздками. Ближе к переднему и боковым краям щита полигоны приобретают вид удлиненных бугорков, расположенных упорядоченными рядами, сходных с бугорками дорсальной стороны щита. Поверхностный слой экзоскелета хорошо развит в бугорках. Костная ткань среднего слоя уплотнена в бугорках и более рыхлая в тессерах. Полости остеоцитов относительно мелкие и редкие.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит длинный, умеренно широкий. Его форма близка к овальной: передний край закруглен, боковые края выпуклые, задний край образует широкий тупой медиальный выступ. Заднебоковые выступы небольшие короче медиального выступа. Имеется низкий дорсомедиальный гребень, несущий ряд относительно крупных бугорков.

Вентральная сторона щита выпуклая. Оралобранхиальная область покрыта крупными пластинками. Передняя часть вентрального щита, граничащая с ними, образует срединный выступ. Края этой части щита (латеральнее срединного выступа) имеют волнистые очертания, образуя заднебоковые края жаберных отверстий.

Назогипофизная ямка неглубокая, ее форма близка к треугольной. Ямка находится на расстоянии около 9 мм от рострального края, что составляет примерно 1/5 длины щита. Назогипофизное отверстие удлиненное, овальной или бобовидной формы.

Орбиты овальные, относительно малого размера (диаметр глазных капсул около 3 мм), разделяющее их расстояние составляет 2,3 мм.

Дорсальное поле удлиненное, средней ширины (длина — 7,4 мм, ширина — 3,3 мм), овальной формы. Латеральнее его задней части, на уровне заднего края поля располагаются отверстия эндолимфатических протоков.

Латеральные поля умеренной длины и ширины (соответственно 19,2 мм и 2,9 мм), на концах закруглены. Начинаются далеко впереди назогипофизной ямки, кончаются приблизительно на уровне заднего щита на расстояние чуть меньшее, чем ширина поля.

Боковая линия. Система боковой линии у *Dartmuthia gemmifera* хорошо развита и представлена линиями, типичными для этой группы остеостраков. Однако следует отметить, что определение состава и положения основных сенсорных линий у этого рода связано с некоторыми трудностями, так как узкие борозды основных сенсорных каналов отличаются от обычных (циркумаральных) каналов лишь линейным расположением и несколько больше

шириной щели. У *Dartmuthia gemmifera* развиты: инфраорбитальные, посторбитальные, поперечные, супратемпоральные, основные боковые линии (см. рис. 19,6).

Скульптура и микростроение экзоскелета. На поверхности дорсальной стороны щита размещены разноразмерные блестящие бугорки, наиболее крупные из которых (длиной около 1 мм) образуют продольные ряды. Бугорки тесно окружены полигональными пластинами (тессерами), имеют полого закругленную вершину, сдвинутую к заднему краю бугорка, и отделены друг от друга и от тессер глубокими щелями. В отличие от бугорков, имеющих широкое основание, тессеры соединяются с нижележащими частями скелета посредством узкой «ножки». Бугорки и тессеры сложены костной тканью, уплотненной в первых и более рыхлой во вторых.

Полости остеоцитов Dartmuthia gemmifera, расположенные в бугорках относительно более мелкие и редкие, чем у *Tremataspis*. В верхней части бугорков лакуны костных клеток уменьшаются в размерах и образуют ответвления в виде тонких канальцев, характерных для ткани типа мезодентина. В тессерах подобная дентиноподобная ткань нами не обнаружена. Вокруг бугорков и тессер имеется сеть глубоких каналов, стенки которых образованы узкими основаниями и расширяющимися кверху уплощенными частями тессер, а также широкими основаниями бугорков. Диаметр каналов, расположенных вокруг бугорков, 120-170 мкм. Каналы, размещенные вокруг тессер, более узкие (около 90 мкм). В нижнюю часть циркумареальных каналов открываются отверстия каналов диаметром 50-60 мкм, проходящих между бугорками и тессерами. Подобные каналы размещены радиально, причем такая упорядоченность особенно четко выражена в расположении каналов, окружающих бугорки. Отверстия радиальных каналов, открывающихся в циркумареальные, закрыты перфорированными септами, которые, по нашим наблюдениям (Афанасьева, 1986; табл. VI, фиг.4), имеют вид поровых полей. Перфорированные септы в отличие от таковых Tremataspis могут быть расположены у Dartmuthia под различным углом к горизонтальной плоскости. Диаметр перфораций (2-3 мкм) несколько меньше, чем у *Tremataspis*. Собственно в ткани бугорков и тессер *Dartmuthia* расположены немногочисленные каналы диаметром 70-90 мкм, сообщающиеся с каналами сосудистых сплетений нижней части экзоскелета. Базальный слой имеет типичное строение и составляет значительную часть экзоскелета. Распространение. О. Сааремаа, Эстония, химмистеские слои, паадлаский горизонт, верхний горстиан, нижний лудлов, верхний силур.

Табл. V, фиг. 6-10

Cephalaspididae gen. et sp.: Märss, 1986, pl. 25, fig. 8.

Dartmuthia procera: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 99, fig. 14, 15.

Голотип — GIT 502-229, чешуя, скважина Tahula-709, глубина 7,7 м, о. Сааремаа, Эстония; тахулаские слои, куресаареский горизонт, лудфордиан, верхний лудлов, верхний силур. Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип, а также приблизительно 20 чешуй и несколько фрагментов щитов, хранятся в Институте геологии Таллинского технического университета. Скважины Kingissepa-GI, Kuressaare-804, Kõiguste-833, Nässumaa-825, Reo-927, Kuusiku-605, Sutu-606, Tahula-709, Varbla-502, возможно Himmiste Quarry (Эстония), Kolka-54 (Латвия). Возможно химмистеские слои, верхний горстиан, и удувереские слои, нижний лудфордиан, паадлаский горизонт; тахулаские и кудапеские слои, куресаареский горизонт, верхний лудфордиан; Восточная Балтика (Эстония и Латвия).

Диагноз (по Märss, Afanassieva, Blom, 2014, с. 99). Скульптура из узких, сильно удлиненных, от субпараллельных до параллельных, относительно высоких валиков с четко зазубренными краями; пространство между валиками всегда покрыто плоскими тессерами; края тессер неровные; поверхностный слой экзоскелета сильно развит в валиках, в которых присутствуют многочисленные восходящие каналы верхнего сосудистого сплетения; относительно утолщенные тессеры расположены отдельно друг от друга, задние выросты тессер могут налегать на тессеры сзади.

Замечание. Вид *Dartmuthia procera* учрежден по изолированному мелкому фрагменту экзоскелета (чешуе). Следует особо отметить, что данный вид отличается от типового не только скульптурой и гистохарактеристиками экзоскелета, но и распространением остатков в более поздних отложениях.

Распространение. Скважины Kingissepa-GI, Kuressaare-804, Kõiguste-833, Nässumaa-825, Reo-927, Kuusiku-605, Sutu-606, Tahula-709, Varbla-502 и, возможно, Himmiste Quarry, Эстония, Kolka-54, Латвия. Возможно химмистеские слои, верхний горстиан, и удувереские слои, нижний лудфордиан, паадлаский горизонт; тахулаские и кудапеские слои, куресаареский горизонт, верхний лудфордиан.

Dartmuthia sp.

Экземпляр LIG № 35-668, фрагмент боковой части головотуловищного щита; местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой 208, обнажение 32, самойловичская свита, верхний венлок или нижний лудлов, силур (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, табл. V, фиг. 1).

Замечания. Сравнительно небольшая часть головотуловищного щита, с сохранившимся экзоскелетом. Представляет собой, по-видимому, фрагмент вентролатеральной части щита, огибающей ротожаберную область. На принадлежность к *Dartmuthia* указывают хорошо развитые уплощенные бугорки характерной для представителей этого рода формы и размещенные вокруг них радиальные каналы.

Род Saaremaaspis Robertson, 1938

?Dictyolepis: Pander, 1856, S. 56.

?Dasylepis: Pander, 1856, S. 56 (pars).

Tremataspis: Rohon, 1892, S. 56 (pars).

Saaremaaspis: Robertson, 1938a, p. 287-288; 1938b, p. 486-493; Denison, 1951a, p. 182;

Обручев, 1964. с. 96; Афанасьева, 1991, с. 52-53; 2004, с. 230-231; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, р. 102.

Rotsiküllaspis: Robertson, 1938b, p. 489-493.

Типовой вид – Tremataspis mickwitzi Rohon, 1892.

Диагноз. Мелкие остеостраки: длина головотуловищного щита составляет около 3 см. Ширина щита близка к его длине. Заднебоковые части щита образуют широкие и короткие углы. Задняя часть щита несет следы слабовыраженной сегментации. Орбиты средней величины. Дорсальное и латеральные поля умеренной длины. Выходы эндолимфатических протоков помещаются позади заднего края дорсального поля, вблизи его границы, сближены. Поверхность щита покрыта мелкими почти одноразмерными бугорками с округлой вершиной. Экзоскелет сложен в основном костной тканью среднего, и, возможно, базального слоев. Радиальные каналы в среднем слое не обнаружены. Микроотверстия перфорированных септ расположены между бугорками обычно в виде поровых полей. Видовой состав. *Saaremaaspis mickwitzi* (Rohon, 1892), *Saaremaaspis* aff. *S. mickwitzi* (Rohon,

1892).

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; о. Октябрьской Революции архипелага Северная Земля, Россия; венлок-лудлов, силур.

Saaremaaspis mickwitzi (Rohon, 1892)

Рис. 20; табл. VI, фиг. 1-6, 8-11; табл. XXIII, фиг. 1-2

?Dictyolepis bronii: Pander, 1856, S. 56, Taf. 5, Abb. 5a-e.

?Dasylepis keyserlingii: Pander, 1856, S. 56, Taf. 5, Abb. 6i-m (pars).

Tremataspis mickwitzi: Rohon, 1892, S. 56, Abb. 1, Tab. 12, 17, 19, Abb. 2, Taf. 13 (pars).

Saaremaaspis mickwitzi: Robertson, 1938a, p. 287-288; 1938b, p. 486-489, pl. 60, fig. 7, 8; 1945, p. 174; Denison, 1951a, fig. 29C; 1951b, p. 212, fig. 37D; Janvier, 1985c, p. 31-37, fig. 14-17, Афанасьева, 1991, с. 53-56, рис. 8, табл. IV, IX, фиг. 1, 2; 2004, с. 231, рис. 13; табл. IV, фиг. 1-2; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 102-107, fig. 16, 17, 18A-D, 19.

Rotsiküllaspis obrutchevi: Robertson, 1938b, p. 489-493, fig. 2, 3; pl. 60, fig. 1-6.

Голотип – ПИН, № 3256/536, дорсальная сторона щита (вид с внутренней стороны); о. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур.

Материал. Голотип и часть вентральной стороны щита ПИН № 3257/566, о. Сааремаа (по Шмидту: Insel Oesel). Сборы Ф.Б. Шмидта. По данным Мярсс, Афанасьевой и Блома (Märss, Afanassieva, Blom, 2014) Рогон получил свои образцы от Шмидта, который обнаружил их в Viita Quarry. Местонахождение Viita Quarry, о. Сааремаа, вийтаские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан, верхний венлок. При составлении диагноза также использованы фотографии экземпляров этого вида из коллекции У. Пэттена из Американского музея естественной истории (Robertson, 1938b).

Диагноз. Длина и ширина головотуловищного щита около 3 см (L/S - около 1). Щит умеренной длины (L/A - 3, 5), относительно узкий (S/A - 3,4). Максимальная ширина щита находится на уровне задних частей латеральных полей. Препинеальная часть щита очень короткая (B/A - 1), постпинеальная средней длины (C/A - 2,7). Задняя часть щита широкая (Sp/A - около 3), несет следы слабовыраженной сегментации (1-2 короткие бороздки). Назогипофизное отверстие имеет бобовидную форму, назогипофизарная ямка расположена на небольшом расстоянии от рострального края (Q/A- 0,65).Орбиты средней величины (Ol/A - 0,42; Os/A - 0,36; L/Ol - около 9), круглые или овальные, сближены (Omin/A- 0,2). Дорсальное поле умеренной длины и ширины (Ld/A - около 0,7; Sd/A - 0,35), овальное, ограничено по бокам небольшими гребнями. Латеральные поля умеренной длины (G/A

- 1, 8), узкие в задних частях, постепенно расширяются в передних частях (SI/A - 0,3), начинаются впереди назогипофизной ямки, кончаются несколько позади середины длины щита. Дорсальная и вентральная стороны щита покрыты мелкими тесно расположенными округлыми бугорками. По краю щита проходит ряд более крупных блестящих бугорков. На брюшном отделе вентральной стороны щита и на дорсомедиальном гребне бугорки местами сливаются, образуя поверхность, пронизанную крупными порами. Поверхностный слой, по-видимому, развит только в вершинах крупных бугорков. Костная ткань среднего слоя уплотнена, она разрыхлена лишь в центральной части каждого бугорка и уплотняется к его периферии. Между бугорками расположены многочисленные микроотверстия, часто в виде поровых полей. Базальный слой обычно развит незначительно, однако может составлять значительную часть толщины экзоскелета на ребрах жесткости щита (краях щита, возможно, также, вокруг орбит и назогипофизного отверстия).

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит умеренно широкий, имеет шлемовидный контур: передний край образует тупой угол, боковые края выпуклые, задний — спрямлен, несет короткий треугольный дорсомедиальный выступ. Заднебоковые выступы щита широкие и короткие — примерно вдвое длиннее дорсомедиального выступа. Вдоль боковых краев щит образует уплощенную кайму, границы которой проходит на уровне медиального края латеральных полей. Имеется невысокий дорсомедиальный гребень.

Вентральный щит выпуклый, в латеральных частях — уплощен. Оралобранхиальная область покрыта относительно крупными пластинками (Robertson, 1938b). В ее задней части расположена небольшая удлиненная латеральная пластинка, вокруг которой группируются серии латеральных пластин. Жаберных отверстий 9 или 10 пар.

Назогипофизная ямка круглая, расположена непосредственно перед пинеальным органом на расстоянии приблизительно 6 мм от рострального края (1/4,6 длины щита). Назогипофизное отверстие короткое, бобовидной формы.

Орбиты круглые или слегка удлиненные, среднего размера (диаметр глазных капсул 3 мм), разделяющее их расстояние (отвечающее месту, занимаемому пинеальной пластинкой) составляет 1,5 мм.

Дорсальное поле овальное, умеренно широкое (длина приблизительно 6мм, ширина — 3 мм). Поле окружено невысоким пологим валиком, позади которого, у заднего конца поля (снаружи от него) помещаются отверстия эндолимфатических каналов. Латеральные поля

умеренной длины (приблизительно 15 мм), на концах закруглены, начинаются несколько впереди назогипофизной ямки, оканчиваются немного позади уровня заднего края дорсального поля. Латеральные поля отстоят от бокового края панциря на расстояние меньшее, чем ширина поля. Ширина полей меняется, увеличиваясь в из задней половине (максимальная ширина поля в передней четверти — около 2 мм, максимальная ширина поля в задней половине — около 2,5 мм).

Боковая линия. На голотипе можно идентифицировать только инфраорбитальную линии (ifc) системы сенсорных каналов. Положение других сенсорных линий изучено Робертсоном на материале из коллекции У. Паттена (Robertson, 1938b). У *Saaremaaspis mickwitzi* различимы инфраорбитальная, посторбитальная, поперечная, поперечная (передняя поперечная по Робертсону: Robertson, 1938b), супратемпоральная, краевая (передняя краевая по Робертсону: Robertson, 1938b) и основная боковая линия. Инфраорбитальная линия с друх сторон огибает орбито-назогипофизарную область, прерываясь лишь на небольшом участке перед ней. Она начинается снаружи от заднебоковых частей орбит, проходит рядом с ними и изгибается медиально, образуя почти прямой угол. По данным Робертсона (Robertson, 1938b), в отличие от орбитальной линии Tremataspis, состоящей из серии парных желобков, эта линия у *Saaremaaspis (Rotsiküllaspis*, по Робертсону) представляет собой пару длинных непрерывных желобков. Другие линии *Saaremaaspis*, по данным этого автора, образованы короткими желобками. На вентральной стороне щита короткие желобки отмечены лишь на двух передних пластинках оралобранхиальной области, которые Робертсон (Robertson, 1938b) отнес к постеролатеральной серии.

Схематическое расположение сенсорных линий у *Saaremaaspis mickwitzi* дано на реконструкции (см. рис. 20б).

Внутреннее строение. Данных о внутреннем строении *Saaremaaspis mickwitzi* немного. На исследованном материале (прежде всего на голотипе) можно в какой-то мере судить о строении орбито-назогипофизарной области. Глазные яблоки круглые, вплотную прилежат к diencephalon (это положение характерно для остеостраков, имевших тесно сближенные глаза, помещавшиеся в общей компактной орбитальной вырезке). В антеромедиальной области естественных слепков глазных капсул сохранились следы, принадлежавшие, по-видимому, передним кардинальным венам (v. cardinalis anterior). Топографически они соответствуют положению последних у *Nectaspis areolata* Wängsjö (реконструкция:

Stensiö, 1964, фиг. 17В, v.ca.). Гипофизный мешок у *Saaremaaspis mickwitzi* расположен между антеромедиальными границами глазных капсул и несколько кпереди от них. Перед гипофизарным мешком имеется продольным валик, маркирующий положение передней части аорты. Имеются четкие валики, проходящие по латеральному краю орбит к передней части щита. Валики дают несколько крупных ответвлений, характерных для нервных стволов. Судя по их расположению, непосредственно рядом с орбитами и по краю супраорального поля, валики могут отмечать положение n. trigeminus I (r. maxillaris), иннервировавшего ротовую полость.

Скульптураимикростроениеэкзоскелета. Наповерхностищитаразмещеныколоннообразные бугорки диаметром 60-80 мкм, имеющие округлую или слегка ребристую вершину. Костная ткань более разрыхлена в центральной части каждого бугорка и уплотняется к его периферии. Полости остеоцитов имеют округлую или удлиненную форму и более крупные размеры (0,5-2 мкм). По направлению к вершине полости становятся более редкими и узкими, ткань приобретает характер мезодентина. Никаких отверстий на вершинах бугорков не обнаружено. На разломах щита видно, что в основании каждого бугорка имеется относительно крупная полость, на дне которой просматривается базальный слой. Костная ткань губчатого слоя в нижней части бугорка относительно разрыхлена, постепенно переходит в ламинарный базальный слой. Между бугорками, всегда имеющими гладкие неперфорированные стенки, расположены округлые отверстия, часто размещенные в виде небольших поровых полей. Этими отверстиями (диаметром 2-5 мкм) открываются тонкие канальцы, сообщающиеся с нижележащими полостями и каналами. Подобные каналы, диаметром 20-30 мкм, по-видимому, соответствуют нижнему сосудистому сплетению *Tremataspis*. Никаких следов радиального распределения этих каналов не обнаружено. Распространение. О. Сааремаа, Эстония, вийтаские и везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур.

Saaremaaspis aff. S. mickwitzi (Rohon, 1892)

Экземпляр ПИН, № 4765/7, фрагмент головотуловищного щита; разрез по р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой а, обнажение 31, устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур (табл. XXIII, фиг. 3-4; Afanassieva, 2000, pl. 2, fig. 2; Афанасьева, 2004, табл. IV, фиг. 3-4).

Замечание. Микрофрагмент головотуловищного щита, размеры которого составляют 0,9

× 0,6 мм. Его поверхность покрыта очень мелкими округлыми или слегка ребристыми бугорками приблизительно одного размера (диаметром 25–60 мкм). На дне узких бороздок между бугорками имеются многочисленные микроотверстия (диаметром 2–4 мкм). Иногда эти отверстия сгруппированы в виде поровых полей, но чаще распределены относительно равномерно. Этими микроотверстиями открываются тонкие канальцы, сообщающиеся с нижележащими полостями и каналами. Такие каналы (диаметром 20-30 мкм) соответствуют нижнему сосудистому сплетению у трематаспидных форм. Базальный слой имеется, но развит незначительно. Описанные выше детали строения типичны для экзоскелета *Saaremaaspis mickwitzi* (Rohon, 1892) с о. Сааремаа. Однако, у данного фрагмента размеры бугорков несколько меньше, чем у эстонской формы (*Saaremaaspis mickwitzi*: 60-80 мкм). Скорее всего, меньшие размеры бугорков можно объяснить топографической изменчивостью, но, поскольку к настоящему моменту обнаружен лишь единственный экземпляр, имеющий отмеченную особенность, он определен как *Saaremaaspis* aff. *S. mickwitzi* (Afanassieva, 2000).

Экземпляры GIT 502-222, 502-128, фрагменты экзоскелета; местонахождение Silma Cliff, о. Сааремаа, Эстония; нижняя часть разреза, химмистеские слои, паадлаский горизонт, горстиан, нижний лудлов, верхний силур (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 18E, F, H).

Замечание. Микрофрагменты экзоскелета, размеры которых составляют приблизительно $1 \times 0,25$ мм и $1,5 \times 1,3$ мм соответственно. Размеры бугорков также несколько меньшие, чем у *Saaremaaspis mickwitzi*. У экземпляра GIT 502-128 на поверхности экзоскелета в основании бугорков хорошо просматривается сетчатый микрорельеф (табл. VI, фиг. 7; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 18E). У экземпляра GIT 502-222 дорсальная поверхность покрыта частично характерными бугорками, частично гладкими пластинами, длина которых может превышать 0,5 мм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 18H).

Подсемейство Oeselaspidinae Robertson, 1935

Oeselaspididae: Robertson, 1935c, p. 282.

Oeselaspinae: Denison, 1951a, p. 159, 182-184.

Oeselaspidinae: Обручев, 1964, с. 96-97; Афанасьева, 1991, с. 56; 2004, с. 232.

Типовой род - Oeselaspis Robertson, 1935.

Диагноз. Головотуловищный щит очень длинный (L/A - более 5). Вентральная сторона щита слабовыпуклая. Латеральные поля представлены двумя парами, короткие, к ним подходят 5

пар каналов. В экзоскелете верхний слой представлен не на всей поверхности щита (только в вершинах крупных бугорков). Поверхность щита покрыта разноразмерными бугорками. Состав. *Oeselaspis* Robertson, 1935.

Род Oeselaspis Robertson, 1935

?Trachylepis: Pander, 1856, S. 52.

Dydimaspis: Patten, 1931, p. 671-673 (pars).

Oeselaspis: Robertson, 1935b, p. 453-461; Denison, 1951a, p. 182-184; Обручев, 1964, с. 97;

Афанасьева, 1991, с. 56; 2004, с. 232; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, р. 110.

Типовой вид - Didymaspis pustulata Patten, 1931.

Диагноз. Мелкие остеостраки: длина головотуловищного щита составляет около 3 см. Ширина щита составляет около 2/3 его длины. Переднебоковые части щита образуют широкую кайму. Задний край щита образует небольшой срединный выступ. Орбиты средней величины. Латеральные поля, представленные двумя парами, и дорсальное поле - короткие, овальные. Отверстия эндолимфатических протоков располагаются позади заднего края дорсального поля, на значительном расстоянии друг от друга. Поверхность щита покрыта мелкими бугорками звездчатой формы, среди которых размещены редкие крупные бугорки. Экзоскелет сложен в основном костной тканью среднего слоя. Радиальные каналы в среднем слое развиты. Их отверстия закрыты перфорированными септами в виде поровых полей.

Видовой состав. O. pustulata (Patten, 1931), Oeselaspis sp. (Gross, 1968, Fredholm, 1990).

Распространение. О. Сааремаа, Эстония, о. Готланд, Швеция, архипелаг Северная Земля, Россия, возможно, Рингерике, Норвегия; венлок-лудлов, силур.

Oeselaspis pustulata (Patten, 1931)

Рис. 21а; табл. VII, фиг. 1-11; табл. XXIII, фиг. 5-8

?Trachylepis formosus: Pander, 1856, S. 52, Taf. 6, Abb. 22a-c.

Didymaspis pustulata: Patten, 1931, p. 672.

Oeselaspis pustulata: Robertson, 1935b, p. 453-461, fig. 1-4; Denison, 1951a, fig. 22B, 29B; 1951b, p. 206-209, fig. 35A, 37C; Gross, 1968b, S. 385-390, Abb. 9B, D, E, 10B-D, 11A-H; Janvier, 1985c, p. 38-44, fig. 18, 19B, 20B, 21; Афанасьева, 1991, с. 57-59, табл. V, фиг. 4-6; 2004, с. 232-233; рис. 14a; табл. IV, фиг. 5-8; Afanassieva, 2000, p. S140-S142, pl. 1, fig. 1-4; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 110-116, fig. 24-27.

Лектотип — AMNH 11222 (оригинальный номер в коллекции Пэттена 38-71-9198 = D2a-b), выделен в 2014 году из синтипов, хранящихся в Американском музее естественной истории (коллекция Пэттена), поскольку У. Пэттеном голотип не был выделен (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Материал. Мелкие фрагменты экзоскелета щита и туловищные чешуи, коллекция ПИН, № 4219, местонахождение Эльда, о. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, венлок, нижний силур; коллекция ПИН, № 4765, местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, участок Соседний, пролив Юнгштурм, о. Пионер, архипелаг Северная Земля; ?верхняя часть самойловичской свиты – средняя часть устьспокойнинской свиты, ?верхний венлок – лудлов, силур. Помимо этого исследованы разноразмерные фрагменты экзоскелета этого вида с о. Сааремаа, хранящиеся в Институте геологии Таллинского технического университета и Музее геологии Университета Тарту, также просмотрен материал в Американском музее естественной истории. При составлении диагноза использованы данные по экземплярам этого вида из коллекции У. Пэттена AMNH (Robertson, 1935b; Denison, 1951a,b).

Диагноз. Длина головотуловищного щита около 3 см, ширина около 2 см. Щит очень длинный (L/A - 5,7), в области боковой каймы широкий (S/A - 4,4), позади нее сужается. Длина щита значительно превышает его ширину (L/S - 1,3). Максимальная ширина щита находится приблизительно на уровне половины его длины. Препинеальная и постпинеальная части щита - длинные (В/А - 1,7; С/А - 4,1). Передний край щита широко закруглен. Задняя часть щита узкая (Sp/A - 2,1), длинная. Назогипофизное отверстие овальное или слегка бобовидное, расположено на значительном расстоянии от рострального края (Q/A - 1,2). Орбиты средней величины (Ol/A - 0,44; Os/A - 0,38; L/Ol - 12), овальные, тесно сближены (Omin/A - 0,16). Дорсальное поле короткое (Ld/A - 0,6), умеренной ширины (Sd/A - 0,39). Латеральные поля расположены в передней, расширенной, части щита, короткие (G/A -1,5), умеренной ширины (SI/A - 0,38). Передняя пара полей расположена приблизительно на уровне орбит, задняя - позади дорсального поля. Дорсальная и вентральная стороны щита имеют сходное строение. Поверхность щита подразделена на полигональные поля, каждое с относительно крупным бугорком в центре поля, вокруг которого размещены многочисленные бугорки звездчатой формы (шипики) меньшего размера. По краю щита расположены гладкие бугорки большего размера. Все три слоя экзоскелета хорошо развиты. Поверхностный слой представлен, по-видимому, только в вершинах относительно крупных бугорков. Остальная часть бугорков и шипики сложены относительно плотной костной тканью среднего слоя, в которой располагаются сосудистые сплетения. Полости остеоцитов в среднем слое относительно мелкие. Базальный слой составляет значительную часть экзоскелета.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит широкий, его передняя расширенная часть имеет округлые очертания, задняя часть щита удлиненная, сужающаяся кзади, со слабо выпуклыми краями. Задний край слабо вогнут, несет короткий округлый медиальный выступ. Дорсомедиальный гребень выражен слабо.

Вентральный щит выпуклый. Величина и положение оралобранхиальных пластинок неизвестны. Срединный выступ вентрального щита менее развит, чем у *Tremataspis*.

Назогипофизная ямка круглая, расположена на расстоянии около 6 мм от рострального края, что составляет около 1/5 длины щита. Назогипофизное отверстие удлиненное, овальной или слегка бобовидной формы.

Орбиты овальные, среднего размера (диаметр орбит — 2,5 мм), разделяющее их расстояние очень мало — около 1 мм.

Дорсальное поле овальное, короткое, умеренной ширины (длина — 3 мм, ширина - 2 мм). Позади заднего края поля помещаются отверстия эндолимфатических протоков на расстоянии 3 мм друг от друга.

Латеральные поля короткие (около 8 мм), умеренной ширина (2 мм). Передние латеральные поля несколько меньше задних, начинаются на уровне назогипофизного отверстия, оканчиваются на уровне заднего края орбит. Задние поля начинаются на уровне заднего края дорсального поля, кончаются несколько позади середины длины щита. Передние поля отстоят от бокового края щита на расстояние равное ширине поля или чуть большее, чем эта ширина, задние поля — на расстояние меньшее, чем ширина поля.

Скульптура и микростроение экзоскелета. На поверхности щита размещены относительно крупные (диаметром около 250 мкм), широко разбросанные бугорки и мелкие (50-75 мкм) многочисленные шипики. Бугорки расположены в центре крупных полигональных полей на возвышениях, имеют полого закругленную, блестящую вершину. Шипики располагаются между круглыми бугорками, звездообразные или округлые в сечении. Верхняя часть бугорков сложена довольно толстым слоем мезодентина, причем самая верхняя часть (эмаль, по Денисону) пронизана многочисленными тонкими трубочками, в

основном перпендикулярными к поверхности, и не достигающими ее (Gross, 1968b; фиг. 11F). Верхнее сосудистое сплетение идентифицировано лишь в бугорках (определяется как верхнее, поскольку его каналы сообщаются с канальцами мезодентина).

В основании среднего слоя размещено нижнее сосудистое сплетение, сообщающееся с верхним посредством восходящих каналов. Многие каналы нижнего сплетения расположены в плоскости, параллельной поверхности щита и распределены по радиальному типу. Подобные каналы размещены близко к поверхности экзоскелета и открываются в бороздках между шипиками. Отверстия радиальных каналов закрыты относительно толстыми (около 9 мкм) перфорированными септами, имеющими вид поровых полей различных размеров (Gross, 1968b; фиг. 10, 11е). Перфорации таких септ впервые обнаружены Денисоном (Denison, 1951b). В базальном слое располагаются крупные, относительно многочисленные базальные камеры, сообщающиеся с сосудистыми сплетениями и внутренней стороной экзоскелета. По данным Денисона (Denison, 1951b), перегородки между базальными камерами образуют большие полигоны, соответствующие крупным полигональным полям различимым на поверхности щита, таким образом, по мнению этого автора, расположение базальных камер является единственным указанием на полигональную модель во внутреннем строении экзоскелета.

Распространение. Местонахождения Вийта (Viita Quarry, Viita trench), Эльда (Elda Cliff), Везику (Vesiku Brook), Химмисте (Himmiste Quarry), Сильма (Silma Cliff), Пяхкла (Pahkla Quarry), а также ряд скважин (см. Märss, Afanassieva, Blom, 2014), о. Сааремаа, Эстония; вийтаские, кууснымеские и везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур, саувереские и химмистеские слои паадлаского горизонта, верхний горстиан, верхний силур; о. Октябрьской Революции, о. Пионер, архипелаг Северная земля, Россия; ?верхняя часть самойловичской свиты – средняя часть устьспокойнинской свиты, ?верхний венлок – лудлов, силур.

Oeselaspis sp.

Экземпляр MB, Nr. G 960 (Институт палеонтологии, Музей естествознания Университета Гумбольдта в Берлине), мелкий фрагмент экзоскелета; о. Готланд, Швеция; слои Халла, венлок, нижний силур (Gross, 1968a, Abb. 9A).

Экземпляры LO 5866*l*, *m*, образец G75-8CB (Отдел исторической геологии и палеонтологии Университета в Лунде), мелкие фрагменты экзоскелета; о. Готланд, Швеция; самая верхняя

часть слоев Слите, венлок, нижний силур (Fredholm, 1990, fig. 8G).

Экземпляры LO 5867*i*, *j*, образец ES-105AM (Отдел исторической геологии и палеонтологии Университета в Лунде), мелкие фрагменты экзоскелета; о. Готланд, Швеция; слои Халла, венлок, нижний силур (Fredholm, 1990, fig. 8H).

Экземпляр LO 5867*k*, образец ES-105AM (Отдел исторической геологии и палеонтологии Университета в Лунде), мелкий фрагмент экзоскелета; о. Готланд, Швеция; слои Халла, венлок, нижний силур (Fredholm, 1990, р. 78, fig. 8I).

Подсемейство Aestiaspidinae Afanassieva, 1996

Timanaspidinae: Коссовой, Обручев, 1962, с. 1149; Обручев, 1964, с. 97; Афанасьева, 1991, с. 59; 2004, с. 234.

Типовой род - Aestiaspis Janvier et Lelièvre, 1994.

Диагноз. Мелкие формы. Головотуловищный щит относительно длинный (L/A - около 4,5). Вентральная сторона щита выпуклая. Латеральные поля представлены одной парой, средней длины. В экзоскелете верхний слой представлен не на всей поверхности щита. Поверхность щита покрыта узкими продольными валиками (гребешками).

Состав. Aestiaspis Janvier et Lelièvre, 1994.

Род Aestiaspis Janvier et Lelièvre, 1994

Aestiaspis: Janvier, Lelièvre, 1994, р. 123; Афанасьева, 1996, с. 69-70; 2004, с. 234; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, р. 107.

Типовой вид - Aestiaspis viitaensis Janvier et Lelièvre, 1994.

Диагноз. Остеостраки очень мелких размеров: длина головотуловищного щита составляет около 1 см. Ширина щита незначительно уступает его длине. Заднебоковые части щита образуют небольшие выступы. Грудная часть щита несет следы выраженной сегментации. Орбиты средней величины. Дорсальное поле относительно короткое. Выходы эндолимфатических протоков размещены позади него, не сближены. Латеральные поля умеренной длины, слегка расширены в передней части. Поверхность щита покрыта мелкими бугорками и узкими продольными валиками (гребешками). Экзоскелет хорошо развит, в нем представлены все три слоя. Поверхностный слой представлен в бугорках и валиках. Поровые поля и радиальные каналы имеются. Базальный слой хорошо развит. Видовой состав. *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelièvre, 1994; *Aestiaspis* aff. *A. viitaensis*

Janvier et Lelièvre, 1994; ? Aestiaspis viitaensis Janvier et Lelièvre, 1994.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония, архипелаг Северная Земля, Россия; верхний венлок-лудлов, силур.

Замечания. В диагнозе рода и вида Жанвье и Лельевр отмечают наличие широких продольных желобков ("broad longitudinal grooves"), продолжающих третье и четвертое наружные бранхиальные отверстия на боковых выступах абдоминального отдела (Janvier, Lelièvre, 1994, р. 123.). По нашим наблюдениям подобное уплощение (наблюдаемое лишь на единственной сохранившейся стороне вентрального отдела) у голотипа *Aestiaspis viitaensis* могло появиться вследствие сильной деформации головотуловищного щита.

Aestiaspis viitaensis Janvier et Lelièvre, 1994

Рис. 22; табл. VIII, фиг. 1-10; табл. XXIV; фиг. 3-6; табл. XXV, фиг. 1-3, 6, 7

Aestiaspis viitaensis: Janvier, Lelièvre, 1994, р. 123-125, fig. 1-6; Афанасьева, 1996, с. 70-72, табл. XII; Афанасьева, Мярсс, 1997, с. 75-80, рис. 1-2, табл. V, VI, фиг. 1-7; 2014, с. 75-78, табл. XIII, фиг. 1-7; Афанасьева, 2004, с. 234-235, рис. 15; табл. V; фиг. 3-6; табл. VI, фиг. 1-3, 6, 7; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, р. 107-110, fig. 20, 21, 23.

Голотип – GIT 247-1 (ранее TAGI Pi 7279), почти целый головотуловищный щит; местонахождение Вийта (Viitatrench), о. Сааремаа, Эстония; вийтаские слоироотсикюлаского горизонта, верхний гомерий, верхний венлок, нижний силур (Janvier, Lelièvre, 1994, fig. 1-6). Материал. Голотип, хранящийся в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии; головотуловищный щит ПИН, № 3257/607а, б, о. Сааремаа (по Шмидту: Rotzikull auf Oesel), Эстония, вероятно, вийтаские или везикуские слои роотсикюлаского горизонта (Афанасьева, 1996); туловищная чешуя Pi 7372, о. Сааремаа, Эстония, вийтаские слои роотсикюлаского горизонта (Афанасьева, 1996); туловищная чешуя Pi 7372, о. Сааремаа, Эстония, вийтаские слои роотсикюлаского горизонта (Афанасьева, Мярсс, 1997); а также десятки фрагментов щитов и туловищные чешуи из коллекций Института геологии Таллинского технического университета, вийтаские, кууснымеские и везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Диагноз. Длина щита - около 1,2 см, ширина - около 0,9 см. Щит удлиненный (L/A - около 4,5), умеренной ширины (L/S - 1,3; S/A - около 3,5). Максимальная ширина щита находится позади уровня половины его длины. Препинеальная часть щита очень короткая (B/A - около 1), постпинеальная - относительно длинная (C/A - около 3,5). Задняя часть

щита средней ширины (Si/A - около 2,6), несет следы выраженной сегментации на всей посткраниальной части головотуловищного щита. Сегментация проходит по всей ширине щита. Назогипофизное отверстие имеет слегка бобовидную форму. Назогипофизная ямка расположена очень близко к ростральному краю щита (Q/A - около 0,45). Орбиты средней величины (L/OI - около 10, OI/A - около 0,45, Os/A - около 0,38), овальные, сближены (Omin/A - около 0,23). Дорсальное поле, по-видимому, короткое (Ld/A - около 0,65), средней ширины (Sd/A - около 0,42), овальное. Латеральные поля умеренной длины и ширины (G/A - около 1,7), слегка расширены в передней части. Дорсальная и вентральная стороны щита имеют сходное строение, покрыты узкими продольными валиками (гребешками). На дорсальной стороне щита проходит низкий срединный гребень, состоящий из отдельных чешуй, по бокам от него - по два латеральных гребня. По краю щита проходит уплощенный гребень из ряда чешуй. На брюшном отделе вентральной стороны щита хорошо развитом базальном слое имеются большие базальные камеры.

Замечание. Следует отметить, что значения А и Ld для макрообразцов, используемых в приведенных диагнозах (голотип и головотуловищный щит ПИН, № 3257/607а, б), известны для *Aestiaspis viitaensis* лишь приблизительно. В связи с этим все пропорции щита для диагнозов были проверены нами в соотношениях Xi/Ol, где Xi - промеры щита по Денисону и Афанасьевой (Denison, 1951а, Афанасьева, 1991).

Распространение. Местонахождения Viita trench, Viita Quarry, Elda Cliff, Vesiku Brook, скважина Vesiku-507, глубина 8,65-8,85 м, о. Сааремаа, Эстония; вийтаские, кууснымеские и везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур (по данным: Афанасьевой, Мярсс, 1997; Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Возможно, химмистеские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур (по данным Афанасьевой, Мярсс, 1997).

Aestiaspis aff. A. viitaensis Janvier et Lelièvre, 1994

Табл. XXV, фиг. 4-5

Экземпляр ПИН, № 4765/14, мелкий фрагмент экзоскелета; разрез по р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; обнажение 30, устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур (Afanassieva, 2000, pl. 2, fig. 1; Афанасьева, 2004, табл. VI, фиг. 4-5).
Замечания. Микрофрагмент экзоскелета, вероятно, головотуловищного щита, имеющий размеры около 1,0 × 0,6 мм. На его поверхности размещены удлиненные бугорки двух типов: крупные и мелкие. Мелкие бугорки многочисленные, часто сливаются в узкие валики (гребешки) толщиной 30–50 мкм. Среди них размещены более редкие удлиненные крупные бугорки (приблизительно 300 × 150 мкм). В своей передней части (по направлению к переднему краю щита) крупные бугорки сливаются с одним–двумя рядами мелких бугорков. При наблюдении в световом микроскопе видно, что бугорки блестящие. Это указывает на то, что поверхностный слой в экзоскелете этой формы хорошо развит. В СЭМ на дне узких бороздок, размещенных между валиками, можно наблюдать микроотверстия поровых полей, местами сливающиеся в сплошную поровую перегородку. Диаметр микроотверстий составляет 2-4 мкм. Описанные особенности экзоскелета и тип скульптуры характерны для эстонского Aestiaspis viitaensis Janvier et Lelièvre, 1994. Вместе с тем следует отметить, что отдельные бугорки встречаются в скульптуре Aestiaspis viitaensis относительно редко (Афанасьева, Мярсс, 1997). Этот факт, а также то, что это единственный обнаруженный микрофрагмент с такой особенностью, вынуждает определить его как Aestiaspis aff. A. viitaensis (Afanassieva, 2000).

? Aestiaspis viitaensis Janvier et Lelièvre, 1994

Табл. XXV; фиг. 8-13

Экземпляры GI, Pi 7399, 7398, 7401, туловищные чешуи; местонахождение Эльда, о. Сааремаа, Эстония; кууснымеские слои роотсикюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур (Афанасьева, Мярсс, 1997, фиг. 8-10).

Экземпляры GI, Pi 7379, 7380, 7381, туловищные чешуи; местонахождение Везику, о. Сааремаа, Эстония; везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур (Афанасьева, Мярсс, 1997, фиг. 11-13).

Экземпляр GIT 502-339, чешуя, местонахождение Везику, о. Сааремаа, Эстония; везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 22).

? Aestiaspis sp.

Табл. XXV; фиг. 14

Экземпляр GI, Pi 7374, туловищная чешуя; местонахождение Сильма, о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур (Афанасьева,

Мярсс, 1997, фиг. 14; Афанасьева, 2004, табл. VI; фиг. 14).

Incertae subfamiliae

Род Dobraspis Mark-Kurik et Janvier, 1997

Dobraspis: Mark-Kurik, Janvier, 1997, р. 407; Афанасьева, 2004, с. 236.

Типовой вид - Dobraspis uralensis Mark-Kurik et Janvier, 1997.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье: Mark-Kurik, Janvier, 1997, р. 407). Такой же как для типового вида.

Видовой состав. Род монотипический.

Распространение. Северный Урал, Россия; эмс, нижний девон.

Dobraspis uralensis Mark-Kurik et Janvier, 1997

Рис. 23

Dobraspis uralensis: Mark-Kurik, Janvier, 1997, р. 407-411, fig. 2-4, 5H; Афанасьева, 2004, с. 236, рис. 16.

Голотип – GI Pi 1273, неполный головной щит; восточная часть деревни Северный Колчим, р. Северный Колчим, приток р. Язьва, бассейн р. Кама, Северный Урал, Россия; обнажение № 68, такатская свита, эмс, нижний девон.

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип хранится в Институте геологии Таллинского технического университета.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье: Mark-Kurik, Janvier, 1997, р. 407). Представитель трематаспидид с единственной парой укороченных латеральных полей, которые располагаются на уровне орбитопинеального района щита.

Замечание. Строение экзоскелета не изучено вследствие его плохой сохранности.

Распространение. Типовое местонахождение.

Семейство Timanaspididae Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962

Тітапаspidinae: Коссовой, Обручев, 1962, с. 1149; Обручев, 1964, с. 97; Афанасьева, 1991, с. 59; Афанасьева, 2004, с. 233.

Timanaspididae: Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009, р. 38; Афанасьева, Мярсс, 2014, с. 77. Типовой род - *Timanaspis* Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962.

Диагноз. Головотуловищный щит очень длинный (L/A - более 5), консолидированный.

Вентральная сторона щита слабовыпуклая. Латеральных полей одна пара, поля средней длины. Экзоскелет хорошо развит, однако поверхностный слой представлен не по всему щиту. Поверхность щита покрыта узкими продольными валиками или сглажена.

Состав. Timanaspis Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962.

Замечание. Первоначально выделено Д.В. Обручевым в качестве подсемейства Timanaspidinae Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962. Исследования тонкой структуры экзоскелета выявили значительные различия в его строении с другими подгруппами трематаспидоидных остеостраков и обусловили повышение ранга таксона до уровня семейства (Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009).

Род Timanaspis Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962

Тітапаsріs: Коссовой, Обручев, 1962, с. 1160; Обручев, 1964, с. 97-98, Афанасьева, 1991, с. 59; 2004, с. 233-234.

Типовой вид - Timanaspis kossovoii Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962.

Диагноз. Остеостраки средних размеров: длина головотуловищного щита около 6 см. Ширина щита значительно уступает его длине. Краевые (передний и боковые) отделы щита уплощены. Заднебоковые части щита образуют небольшие углы. Задняя часть щита несет следы слабовыраженной сегментации. Орбиты малого размера. Дорсальное поле длинное, латеральные поля - умеренной длины. На поверхности дорсальной стороны щита расположены узкие продольные валики. Дорсомедиальный гребень несет ряд удлиненных бугорков, по бокам от него размещено несколько рядов бугорков того же типа, но менее выраженных. Вентральная сторона щита относительно сглажена. Экзоскелет сильно развит на вентральной стороне щита, на дорсальной стороне щита сложен в основном тканями среднего и базального слоев, поверхностный слой представлен только в бугорках и валиках. Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Северный Тиман, Россия; верхний пржидолий, верхний силур.

Timanaspis kossovoii Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962

Рис. 216; табл. IX, фиг. 1-8; табл. XXIV, фиг. 1-2

Тітапаspis kossovoii: Коссовой, Обручев, 1962, с. 1150, рис. 3; Обручев, 1964, с. 97-98, табл. II, фиг. 2; Janvier, 1985с, р. 207-209, fig. 43; Афанасьева, 1991, с. 59-61, рис. 9а, табл. IX, фиг. 3, Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2002, с. 64-65; Афанасьева, 2004, с. 234; Afanassieva,

Karatajūtė-Talimaa, 2009, р. 38-43; Афанасьева, Мярсс, 2014, с. 76-78, табл. XIII, фиг. 8.

Голотип – ПИН, № 1934/1; ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны; левый берег р. Великая, в 3,8 км ниже устья р. Хариусовая Виска, Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, гребенской горизонт, верхний пржидолий, верхний силур.

Материал. Кроме голотипа, ядра и отпечатки головотуловищных щитов (дорсальные, реже вентральные стороны щита), иногда с фрагментами экзо- и эндоскелета - всего около 60 экземпляров различной степени сохранности, коллекция ПИН, № 1934 (сборы Л.С. Коссового). Ядра головотуловищных щитов, некоторые с экзоскелетом хорошей сохранности, коллекция LIG, № 20 Института геологии и географии Центра исследования природы, Вильнюс, Литва (сборы В.Н. Каратаюте-Талимаа). Местонахождения на р. Великой, Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, гребенской горизонт, верхний пржидолий, силур.

Диагноз. Длина головотуловищного щита - около 5,5 см, ширина - около 4 см. Щит относительно длинный (L/A - 6,3), умеренной ширины (S/A - 4,2). Ширина щита значительно уступает его длине (L/S - 1,3). Максимальная ширина щита находится несколько позади уровня половины его длины. Препинеальная часть щита короткая (В/А - 1,2), постпинеальная часть длинная (С/А - 4). Задняя часть щита несколько расширена за счет уплощенных боковых отделов (Si1/A - 2,8), ее выпуклая составляющая - узкая (Si2/A - 2). Задняя часть щита несет следы слабовыраженной сегментации (обычно 1 бороздка). Сегменты проходят по всей ширине щита, назогипофизное отверстие удлиненное, бобовидной формы. Назогипофизная ямка расположена на умеренном расстоянии от рострального края (Q/A -0.84). Орбиты очень малого размера (Ol/A - 0.32; Os/A - 0.25; L/Ol - 16), овальные, сближены (Omin/A- 0,2). Пинеальное отверстие круглое. Дорсальное поле длинное (Ld/A - 0,92), узкое (Sd/A - 0,32), овальное. Латеральные поля умеренной длины (G/A - 1,9), узкие (Sl/A - 0, 22), неравномерной ширины (несколько сужаются в своих средних отделах). Латеральные поля впереди далеко вдаются в препинеальную часть щита, сзади оканчиваются приблизительно на уровне заднего края дорсального поля. Поверхностный слой экзоскелета хорошо развит в верхней части удлиненных бугорков и продольных валиков дорсальной стороны щита и покрывает сплошным слоем вентральную сторону щита. Дорсальная сторона щита сложена в основном плотной костной тканью среднего слоя и ламинарным базальным слоем.

Описание. Головотуловищный щит длинный, умеренно широкий, его очертания близки к

овалу: ростральный край закруглен, боковые края выпуклые, сзади щит сужен. Задний край образует небольшой, относительно узкий медиальный выступ, заднебоковые части щита — уплощенные выступы, более длинные, чем медиальный выступ. Передний и боковые отделы щита уплощены по краям, образуют постепенно расширяющуюся кзади кайму. Ширина каймы на уровне заднебоковых выступов составляет около 6 мм. Имеется низкий дорсомедиальный гребень, набирающий высоту кзади и несущий ряд удлиненных бугорков. Вентральная сторона щита слабовыпуклая, иногда почти уплощенная. Оралобранхиальная область крупная (приблизительно 2х3 см); пластинки, покрывающие ее, не обнаружены. Часть слитного вентрального щита, образующего задний край оралобранхиальной области, имеет небольшой широкий выступ. Задний край вентральной стороны щита образует короткий медиальный выступ.

В задней части дорсальной стороны щита имеются следы сегментации. Обычно сохраняется одна бороздка (реже две – ПИН, №1934/47). Борозды, разделяющие сегменты, заметны на всей ширине задней части щита, ширина сегмента — 2-3 мм.

Назогипофизная ямка неглубокая, окружена пологим валиком, ее форма близка к треугольной, расположена на расстоянии около 1 см (0,9 см) от переднего края щита (1/6 длины щита). Назогипофизное отверстие узкое, бобовидной формы, расположено на небольшом возвышении на дне ямки.

Орбиты овальные, очень малого размера (длина 3,4 мм, ширина 2,7 мм), разделяющее их расстояние 2,1 мм. Между ними расположено круглое пинеальное отверстие. Короткая пинеальная пластинка, по-видимому, присутствовала (№1934/4).

Дорсальное поле длинное и узкое (длина — 1 см, ширина - 0,33 см, Ld/Sd – 3), овальной формы, не продолжается за пределы первой трети длины панциря. Выходы отверстий эндолимфатических протоков не обнаружены.

Латеральные поля средней длины, узкие (длина — около 2 см, ширина — 0,22 см), неравномерной ширины: несколько более широкие в передних и задних частях (около 0,3 см), сужены в срединной части (около 0,2 см). Зауженность полей в их срединных частях, при обычно плохой сохранности этих отделов щита и его деформированности, по-видимому, привели к неправильному определению их длины как очень малой (Коссовой, Обручев, 1962; Обручев, 1964). Латеральные поля начинаются кпереди от назогипофизарной ямки и заканчиваются приблизительно на уровне заднего края дорсального поля, отстоят от

бокового края щита на расстояние большее, чем их ширина.

Боковая линия. Сохранность экзоскелета не позволяет обнаружить основные сенсорные линии, которые, несомненно, присутствовали в хорошо развитом наружном скелете.

Внутреннее строение. О внутреннем строении *Timanaspis kossovoii* можно сказать очень немногое. В переднебоковых частях дорсальной стороны некоторых ядер, лишенных экзоскелета (ПИН, №1934/2, 3, 21), хорошо видны следы естественных слепков жаберных мешков. Их число колеблется от 3-4 до 7 пар. Взаимное расположение жаберных мешков (они располагались под углом к медиальной оси тела и были направлены антеролатерально) указывает на то, что *Timanaspis kossovoii* имел олигобранхиатный тип строения оралобранхиальной полости.

Скульптура и строение экзоскелета. Наружный скелет хорошо развит. На поверхности дорсальной стороны щита расположены длинные продольные узкие (2-4 валика на 1 мм) валики (гребешки), разделенные бороздками (ширина бороздки — 0,2-0,5 мм). В некоторых местах валики разветвляются, так что внешне скульптура *Timanaspis kossovoii* несколько напоминает скульптуру некоторых Heterostraci. Валики огибают орбиты, назогипофизарное отверстие, дорсальные и латеральные поля. Дорсальный гребень несет ряд относительно крупных, удлиненных бугорков. По бокам от него, на расстоянии около 0,5 см друг от друга, расположены гребни сходного типа, но менее выраженные. В задней части дорсальной стороны щита (ПИН, 1945/1) гребешки прерываются и укорачиваются так, что намеченный поперечной бороздкой сегмент орнаментирован очень короткими гребешками, представляющими собой удлиненные бугорки.

Распространение. Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, гребенской горизонт, пржидолий, верхний силур.

Семейство Thyestidae Rohon, 1892

Типовой род – *Thyestes* Eichwald, 1854.

Диагноз. Остеостраки мелких размеров. Головотуловищный щит длинный (С/А - около 3), включает несколько сросшихся туловищных сегментов. Вентральная сторона щита уплощена. Имеются небольшие рога. Латеральные поля короткие - средней длины (G/A - около 2), ведущих к ним каналов - 4 или 5 пар. Экзоскелет относительно полно развит, незначительной толщины. Присутствуют все три слоя, однако поверхностный слой представлен лишь в вершинах относительно крупных бугорков. На поверхности

щита размещены разноразмерные бугорки, наиболее крупные из которых расположены продольными рядами.

Состав. Thyestes Eichwald, 1854; возможно, Auchenaspis Egerton, 1857.

Род Thyestes Eichwald, 1854

Thyestes: Eichwald, 1854, p. 108-110; 1860, p. 1532; Обручев, 1964, с. 100, Афанасьева, 1991, с.

62, Афанасьева, 2004, с. 237; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, р. 116.

Cephalaspis: Pander, 1856, S. 44-47 (pars).

Auchenaspis: Woodward, 1891, p. 195 (pars).

Типовой вид - Thyestes verrucosus Eichwald, 1854.

Диагноз. Мелкие остеостраки: длина головотуловищного щита около 2 см, ширина близка к длине. Ростральный край закруглен. Рога короткие. Задний край интерзональной составляющей, включающей несколько сросшихся туловищных сегментов, образует тупой угол. Орбиты средней величины. Дорсальное и латеральные поля умеренной длины. Отверстия эндолимфатических протоков находятся снаружи от дорсального поля. Поверхность щита покрыта многочисленными заостренными бугорками. На передней и боковых краях щита имеются относительно крупные уплощенные зубчики. Экзоскелет сложен в основном губчатой костной тканью среднего слоя. Радиальные каналы в среднем слое присутствуют. На поверхности экзоскелета расположено большое количество поровых полей. Под крупными бугорками обычно расположены относительно крупные базальные камеры.

Видовой состав. T. verrucosus Eichwald, 1854, возможно, Thyestes sp. (Gross, 1968b).

Распространение. О. Сааремаа, Эстония, возможно, о. Готланд, Швеция; венлок, нижний силур.

Замечания. *Auchenaspis* иногда объединяют с родом *Thyestes* (Stensiö, 1932, 1958; Denison, 1951а и др.). Однако имеющиеся морфологические различия в существенных диагностических признаках (у *Auchenaspis* отверстия эндолимфатических протоков открываются в задних углах дорсального поля, развит ростральный угол, длинные рога, иная форма дорсального поля), указывают на то, что такое объединение искусственно.

Thyestes verrucosus Eichwald, 1854

Рис. 24; табл. Х, фиг. 1-9; табл. II, фиг. 8; табл. XXVI, фиг. 1-6

Thyestes verrucosus: Eichwald, 1854, p. 108-110, pl. 2, fig. 1; 1860, p. 1532; Schmidt, 1866, S. 225-233, Taf. 4, Abb. 1-11; Rohon, 1892, S. 15-37, 86-87, Taf. 1, Abb. 1-10; Taf. 2, Abb. 1-6; 1896, S. 224-234, Abb. 1-3, 5-8; Stensiö, 1927, pl. 48, fig. 1; Robertson, 1940, p. 469, pl. 1, fig. 1; 1945, p. 170-172; Denison, 1951a, fig. 22D, 30A; 1951b, p. 209-210, fig. 36; Janvier, 1985c, p. 21-24, fig. 9; Aфaнacьeвa, 1985, c. 70-75, рис. 1, 2, табл. VI; 1986, c. 67-74, рис. 2; c. 62-64, рис. 3, 10a, табл. VI, VII, фиг. 1, 2, табл. X, XI, XII; Афанacьeвa, 1991, c. 62-64, рис. 3, 10a, табл. VI, VII, фиг. 1, 2, X, XI, XII; Afanassieva, 1995, p. 16, pl. 1, fig. 8, 9; 2002, p. 9-10, fig. 1, 2; 2004b, p. 15-19, fig. 2A-D; Афанacьeвa, 2004, c. 237, рис. 17, табл. I, фиг. 8, табл. VII; Afanassieva, 2014, p. 974-975, text-fig. 2, pl. 1, fig. 1-6; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 116-122, fig. 28-31.

Cephalaspis verrucosus: Pander, 1856, S. 44-47, Taf. 4, Abb. 1, 3-7.

Auchenaspis verrucosa: Woodward, 1891, p. 195-198.

Голотип – PSM SPU 145/1 (изображение: Eichwald, 1854, pl. 2, fig. 1), головотуловищный щит с дорсальной стороны и частично сохранившимся экзоскелетом туловищного отдела. Наиболее вероятное местонахождение Viita Quarry (по данным: Märss, Afanassieva, Blom, 2014), о. Сааремаа, Эстония; вийтаские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур. Поскольку голотип не был указан Э. Эйхвальдом, выделен в 2014 г. Т. Мярсс, О.Б. Афанасьевой и Х. Бломом по монотипии (by monotypy) из оригинальной коллекции Эйхвальда, хранящейся в Палеонтолого-стратиграфическом музее Санкт-Петербургского университета (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 28A).

Материал. Ядра и отпечатки головотуловищного щита, многие с хорошо сохранившимся экзоскелетом (около 40 экземпляров), сборы Ф.Б. Шмидта, коллекция ПИН, № 1628, о. Сааремаа (по Шмидту: Rootziküll auf Oesel), Эстония. Просмотрен материал из коллекции Американского музея естественной истории, о. Сааремаа, Эстония. Исследованы образцы из коллекции Института геологии Таллинского технического университета, в том числе образец GIT 502-6-1 с сохранившимися фрагментами экзоскелета вентральной стороны щита, а также мелкофрагментарный материал, происходящий из местонахождений Viita trench, Viita Quarry, Elda Cliff, Vesiku Brook, Himmiste Quarry, Silma Cliff, Pähkla Quarry, и скважин Himmiste-982, глубина 1,7-1,9 м; Kaarmise-GI, глубина 2,9-3,1 м; Kingissepa-GI, глубина 30,82-30,90 м; Nassumaa-825, глубина 62,3-62,7; Vesiku-507, глубина 8,65-8,85 м;

вийтаские и везикуские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан и химмистеские слои, паадлаский горизонт, верхний горстиан, верхний венлок — нижний лудлов, силур (по данным: Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Диагноз. Длина и ширина головотуловищного щита - около 2 см. Щит удлиненный (L/A - 4,4), широкий (S/A- 4,9), ширина щита несколько превышает его длину (L/S - 0,91). Максимальная ширина щита находится приблизительно на уровне проксимальных частей рогов. Препинеальная и постпинеальная части щита средней длины (В/А - 1,4; С/А - 3). Рога очень короткие (М/А - 0,3). Интерзональная составляющая включает в себя 2-4 сросшихся туловищных сегмента. Назогипофизное отверстие бобовидной формы, расположено в ямке на умеренном расстоянии от рострального края щита (Q/A - 0,8). Орбиты средней величины (Ol/A - 0,46; Os/A - 0,4; L/Ol - 9,4), овальные, сближены (Omin - 0,32). Дорсальное поле умеренной длины, узкое (Ld/A - 0,72; Sd/A - 0,38), его задний край образует выпуклую линию. Латеральные поля умеренной длины, узкие (G/A - 2,1; Sl/A - 0,3), начинаются на уровне назогипофизного отверстия, заканчиваются кзади от уровня половины длины щита, не заходя в проксимальные части рогов. Интерзональная составляющая несет дорсомедиальный гребень, состоящий из продольно вытянутых крупных бугорков. По бокам от гребня расположено по три продольных ряда крупных бугорков. Между рядами таких бугорков размещены бугорки среднего и мелкого размера. На переднем и боковых краях щита проходит ряд уплощенных зубчиков, четырехугольных спереди и постепенно меняющих свою форму на треугольную на боковых краях щита. На внутреннем крае рогов имеются мелкие зубчики. Поверхностный слой представлен в апикальной части крупных и средних бугорков. Губчатая костная ткань среднего слоя хорошо развита, полости остеоцитов многочисленные и относительно крупные. Костная ткань разрыхлена во внутренней части бугорков и уплотняется к наружной поверхности экзоскелета. В ткани бугорков имеется большое число разноразмерных полостей и каналов с рыхлыми стенками. Базальный слой обычно развит незначительно.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит широкий, с удлиненной интерзональной составляющей. Очертания его передней части близки к полуокружности: ростральный край закруглен, боковые части выпуклые, постепенно переходят в широкие и очень короткие рога. Интерзональная составляющая слегка сужается кзади. Задний край интерзональной составляющей образует широкий тупой угол с коротким медиальным выступом.

Вентральная сторона уплощена, покрыта относительно крупными пластинками (приблизительно 1,3х0,9 мм), постепенно переходящими в чешуи туловища (образец GIT 502-6-1 из коллекции Института геологии Таллинского технического университета).

Назогипофизная ямка неглубокая, окружена хорошо развитым гребнем, ее форма близка к овальной или треугольной. Ямка находится на расстоянии около 4 мм от рострального края, что составляет около 1/5 длины щита. Назогипофизное отверстие удлиненное, бобовидной формы.

Орбиты овальные, средней величины (их диаметр составляет около 2 мм) разделяющие их расстояние, соответствующее месту, занимаемому пинеальной пластинкой, равно 1 мм. Дорсальное поле умеренной длины, узкое (длина поля — 3,3мм, ширина — 1,7 мм), овальное или каплевидное. Отверстия эндолимфатических протоков расположены на уровне его заднего края по бокам от него или несколько кзади от него.

Латеральные поля умеренной длины, узкие (длина — 10 мм, ширина — 1,4 мм), обычно равномерной ширины, на концах закруглены. Поля отстоят от бокового края щита на расстояние несколько большее, чем ширина поля или равное ему.

Боковая линия. На расположение основных сенсорных линий в экзоскелете *Thyestes verrucosus* указывают размещенные вдоль них парные бугорки (Афанасьева, 1991, табл. VII, фиг.2, set). У этого вида представлены следующие линии: инфраорбитальная, посторбитальная, поперечная, супратермпоральная и основная боковая (рис. 246).

Скульптура и микростроение экзоскелета. В скульптуре *Thyestes verrucosus* выделено три типа бугорков: упорядоченные в продольные ряды крупные бугорки (диаметр основания около 1 мм), разделяющие их средние (около 0,3 мм) и многочисленные мелкие (0,04-0,13 мм) ребристые бугорки. Экзоскелет сложен в основном губчатой костной тканью среднего слоя. Полости остеоцитов этого слоя имеют типичную неправильную форму, относительно крупные размеры (5-12 мкм), более многочисленны, чем у *Tremataspis*. На уплощенной поверхности щита и на скатах крупных и средних бугорков расположены многочисленные мелкие отверстия диаметром 3-5 мкм, размещенные в виде поровых полей. Эти отверстия представляют собой выходы микроканалов, имеющих различную длину (5-10 мкм) и сообщающихся с полостями и каналами сплетений в бугорках и нижележащих частях экзоскелета. У *Thyestes verrucosus* сосудистое сплетение, определяемое как верхнее, присутствуетлишь в бугорках с развитым поверхностным слоем. Болееглубоко размещенные

каналы и полости занимают обычное положение, характерное для нижнего сосудистого сплетения, т.е. находятся в части среднего слоя, граничащей с базальным. В заднебоковых частях дорсального щита у некоторых исследованных нами образцов (ПИН, №1628/31) хорошо просматриваются открытые сверху каналы, размещенные по радиальному типу и относящиеся, вероятно, к нижнему сосудистому сплетению. Подобные каналы, сходные с радиальными каналами других эстонских форм, размещены вокруг бугорков крупных и средних размеров и имеют диаметр около 30 мкм. В экзоскелете этого вида не обнаружены линейные или полигональные каналы, характерные для наружного скелета *Tremataspis* или *Dartmuthia*. Однако на расположение желобков боковой линии указывают парные бугорки на поверхности щита, размещенные вдоль нее. Базальный слой имеет типичное строение, обычно составляет незначительную часть экзоскелета.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; вийтаские и везикуские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур, химмистеские слои, паадлаский горизонт, верхний горстиан, нижний лудлов, верхний силур.

Семейство Procephalaspididae Stensiö, 1958

Типовой род - Procephalaspis Denison, 1951.

Диагноз. Остеостраки мелких размеров. Головотуловищный щит средней длины (С/А - около 2), консолидированный. Вентральная сторона щита уплощена. Рога относительно хорошо развиты. Латеральные поля средней длины (С/А - около 2), ведущих к ним каналов - 5 пар. Экзоскелет относительно полно развит, умеренной толщины. Присутствуют все три слоя, однако поверхностный слой представлен только в вершинах крупных бугорков. На поверхности щита размещены разноразмерные бугорки, не упорядоченные в продольные ряды.

Состав. Procephalaspis Denison, 1951.

Род Procephalaspis Denison, 1951

Cephalaspis: Robertson, 1939b, p. 359-360 (pars).

Procephalaspis: Denison, 1951a, р. 189; Обручев, 1964, с. 100-101, Афанасьева, 1991, с. 65; 2004, с. 238; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, р. 122.

Типовой вид - Cephalaspis oeselensis Robertson, 1939.

Диагноз. Остеостраки мелких размеров: длина головотуловищного щита составляет около 2,5 см. Ширина щита значительно превышает его длину. Рога хорошо развиты, умеренной

длины, направлены каудально. Задний край щита образует небольшой медиальный выступ. Задняя часть щита может нести следы слабовыраженной сегментации. Орбиты средней величины, расположены на умеренном расстоянии друг от друга. Латеральные поля удлинены, дорсальное поле длинное. Отверстия эндолимфатических протоков открываются в задних углах дорсального поля. Поверхность щита покрыта многочисленными бугорками с зауженной вершиной, многие из которых продольно удлинены. Экзоскелет сложен в основном костной тканью среднего и базального слоев. Радиальные каналы в среднем слое развиты. На поверхности экзоскелета присутствуют поровые поля.

Видовой состав. *P. oeselensis* (Robertson, 1939), возможно, *Procephalaspis* aff. *P. oeselensis* (Robertson, 1939) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014), ? *P. oeselensis* (Robertson, 1939) (Fredholm, 1990).

Замечание. Возможно, к этому роду относится также часть мелкофрагментарного материала, описанного Гроссом как *Thyestes* sp. с о. Готланд, Швеция, из слоев Халла, венлок, нижний силур (Gross, 1968b).

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; лудлов, верхний силур, возможно, о. Готланд, Швеция; венлок, нижний силур.

Procephalaspis oeselensis (Robertson, 1939)

Рис. 25а; табл. XI, фиг. 1-14

Cephalaspis oeselensis: Robertson, 1939b, p. 360-361, fig. 1-2.

Procephalaspis oeselensis: Denison, 1951a, fig. 20, 23А, 30С; Denison, 1951b, p. 210-211, fig. 35С, 37А; Stensiö, 1958, fig. 114B, 117B; Janvier, 1985b, p. 120-122; 1985c, p. 9-17, fig. 3-6; Афанасьева, 1991, с. 66-67; 2004, с. 238-239, рис 18а; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 122-127, fig. 32-35. Голотип – АМNН 11221 (оригинальный номер в коллекции Пэттена 38-71-12657), отпечаток дорсальной стороны щита с частично сохранившимся экзо- и эндоскелетом; местонахождение Himmiste Quarry, о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои, паадлаский горизонт, верхний горстиан, нижний лудлов, верхний силур (Robertson, 1939b, pl. 1, fig. 1). Материал. Мелкие фрагменты экзоскелета, коллекция Палеонтологического института РАН, № 4219, местонахождение Эльда, о. Сааремаа, Эстония. Также исследованы разноразмерные фрагменты скелета, хранящиеся в Институте геологии Таллинского технического университета, и головные щиты из коллекций Музея геологии Университета Тарту, местонахождения Himmiste Quarry, Paadla Quarry, Silma Cliff, и core sections: Kaarmise-

GI, глубина 2,7–3,6 м; Himmiste-982, глубина 1,7–2,5 м; Kingissepa-GI, глубина 30,82–31,41 м; Kuressaare-804, глубина 19,7–22,1 м; Nässumaa-825, глубина 55,44–55,63 м; Uduvere-968, глубина 4,5–5,0 м; Varbla-502, глубина 31,80 м; Varbla-522, глубина 36.4 м, Восточная Балтика; паадлаский горизонт, верхний горстиан, нижний лудлов, верхний силур. Просмотрены материалы из коллекции У. Пэттена Американского музея естественной истории, данные по которым использованы при составлении диагноза (Robertson, 1939b; Denison, 1951a, b; Stensiö, 1958; Janvier, 1985c).

Диагноз. Длина щита около 2,5 см, ширина - около 3 см (L/S - 0,77). Головотуловищный щит умеренной длины (L/A - 3,3), широкий (S/A - 4,3). Максимальная ширина щита находится приблизительно на уровне задних частей рогов. Препинеальная часть щита - средней длины (B/A - 1,4), постпинеальная - короткая (C/A - 1, 9). Рога умеренной длины (M/A -0,7), узкие. Интерзональная составляющая неширокая (Si/A - 2,5), ее задний край образует в своей медиальной части короткий трехзубчатый выступ. Задняя часть интерзональной составляющей может иметь следы сегментации (одна короткая бороздка). Назогипофизное отверстие бобовидное, расположено на умеренном расстоянии от рострального края (Q/A -1). Орбиты средней величины (Ol/A - 0,42; Os/A - 0,29; L/Ol - около 6), овальные, относительно сближены (Omin/A - 0,32). Дорсальное поле удлиненное (Ld/A - 0, 9), широкое (Sd/A - 0,44), овальное, с вогнутым задним краем. Латеральные поля умеренной длины (G/A - 2,3), широкие (SI/A - 0,41), спереди начинаются далеко в препинеальной части щита, сзади не заходят в область рогов. Дорсальная и вентральная стороны щита имеют сходное строение, более крупные бугорки размещены в середине каждого полигонального поля, между ними расположены многочисленные мелкие бугорки. На боковом ободке щита, рогах и вентральной стороне бугорки более удлиненные, располагаются еще теснее. Поверхностный слой, по-видимому, развит лишь в вершинах крупных бугорков. Костная ткань среднего слоя, слагающего значительную часть экзоскелета, пронизана разноразмерными каналами. Базальный слой хорошо развит и содержит базальные камеры среднего размера.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит широкий, имеет очертания близкие к полуокружности: передний край закруглен, боковые края выпуклые, постепенно переходят в узкие рога, задний край спрямлен, образует короткий медиальный выступ.

Вентральная сторона щита известна неполностью. По данным Стеншё (Stensiö, 1958), оралобранхиальная область большая. Размеры и положение покрывающих ее пластин неизвестны.

Назогипофизная ямка широкая и глубокая, находится на расстоянии приблизительно 7 мм от рострального края, что составляет около 1/3 длины щита. Назогипофизное отверстие удлиненное, бобовидное, расположено на выпуклом гребне в ямке.

Орбиты овальные, среднего размера (диаметр — около 3 мм); разделяющее их расстояние, отвечающее месту, занимаемому пинеальной пластинкой, составляет 2,3 мм.

Дорсальное поле удлиненное и широкое (длина — 6,3 мм, ширина — 3,2 мм), сужается в передней половине и расширяется в задней, его задний край вогнут. В заднебоковых углах поля открываются выходы эндолимфатических протоков. Дорсальное поле ограничено гребнями.

Латеральные поля средней длины, широкие (длина — 17 мм, ширина — 3 мм), спереди закруглены, сзади слегка приострены к наружному краю. Латеральные поля отстоят от бокового края щита на очень небольшое расстояние.

Боковая линия. По данным Денисона (Denison, 1951a), в экзоскелете *Procephalaspis oeselensis* имеются следующие основные сенсорные линии: инфраорбитальная, посторбитальная, супратемпоральная. Схематическое расположение этих линий дано на реконструкции (см. рис. 25а).

Скульптура и микростроение экзоскелета. На поверхности дорсальной стороны щита *Procephalaspis oeselensis* можно различить многочисленные бугорки с округлой вершиной. Боолее крупные из них размещены в центре каждого полигонального поля, образованного относительно широкими бороздами (Janvier, 1985с; фиг. 3, 4). Поверхностный слой представлен лишь в крупных бугорках, вершины которых почти бесструктурны и пронизаны небольшим количеством трубочек (Denison, 1951b). Подобная ткань, размещенная над большей частью внешних сосудистых каналов, по мнению Денисона, представляет собой часть поверхностного слоя и является модификацией остеодентина (Denison, 1951b, c.211). Верхнее сосудистое сплетение присутствует лишь в крупных бугорках. Под бугорками располагаются большие синусы, к которым от базального слоя поднимаются восходящие сосудистые каналы. Каналы нижнего сосудистого сплетения, сообщающиеся с синусами, расходятся горизонтально от бугорков и походят снизу к бороздкам, разделяющим бугорки. Таким образом, нижнее сосудистое сплетение имеет радиальный тип строения, характерный для многих остеостраков. Между разноразмерными бугорками на поверхности щита располагаются желобки которые, судя по их положению в твердых тканях покровов, вмещали

каналы полигональной системы. Среди них можно различить как циркумареальные, так и интраареальные борозды. Циркумареальные борозды сформированы большими желобками, образующими полигоны вокруг бугорковых полей. Интраареальные каналы, по-видимому, размещались в разноразмерных желобках, более узких и разбитых на сложную сеть внутри полигонов вокруг крупных бугорков. Базальный слой имеет обычное строение: слоистый, с базальными камерами средних размеров (Denison, 1951b), относительно хорошо развит. Замечание. Согласно данным по мелкофрагментарному материалу, полученному в результате растворения проб из разных местонахождений, для этого таксона характерно раздвоение (бифуркация) передней части некоторых бугорков в скульптуре панциря (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои паадлаского горизонта, верхний горстиан, нижний лудлов, верхний силур.

Procephalaspis aff. P. oeselensis (Robertson, 1939)

Экземпляры GIT 502-85, 502-134, туловищные чешуи; местонахождение Silma Cliff, нижняя часть разреза, о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои, паадлаский горизонт, верхний горстиан, нижний лудлов, верхний силур (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 34Q, R).

Замечание. Несколько отличаются по типу скульптуры от *Procephalaspis oeselensis*, однако сходны с ним характерной бифуркацией некоторых бугорков в передней части (см. Замечания: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, с. 127).

? Procephalaspis oeselensis (Robertson, 1939)

Экземпляры LO 5866*j*, *k*, образец G75-36CB; экземпляр без номера, образец G71-65LJ; экземпляр LO 5865*x*, экземпляр без номера, образец G73-32LJ; мелкие фрагменты экзоскелета; о. Готланд, Швеция; слои Слите и Халла, венлок, нижний силур (Fredholm, 1990, fig. 8A-C, ?8D, E).

Семейство Witaaspididae Afanassieva, 1991

Типовой род – Witaaspis Robertson, 1939.

Диагноз. Остеостраки мелких размеров. Головотуловищный щит средней длины (С/А - 1,5-2), консолидированный. Вентральная сторона щита уплощена. Рога отсутствуют. Латеральные поля средней длины (G/A - около 2), ведущих к ним каналов - 4 или 5 пар. Щит покрыт мелкими бугорками. Экзоскелет слаборазвитый, тонкий, сложен в основном костной тканью среднего слоя.

Состав. Типовой род.

Род Witaaspis Robertson, 1939

Cephalaspis: Pander, 1856, S. 44-46 (pars); Schmidt, 1893, S. 99 (pars).

Tremataspis: Schmidt, 1866, S. 217-250 (pars); Woodward, 1891, p. 201 (pars); Rohon, 1892, S. 61 (pars).

Thyestes: Schmidt, 1894, S. 206 (pars); Rohon, 1895, S. 61 (pars).

Witaaspis: Robertson, 1939a, p. 652-657; Denison, 1951a, p. 186-187; Обручев, 1964, с. 99,

Афанасьева, 1991, с. 68, 2004, с. 239; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, р. 127.

Типовой вид - Cephalaspis schrenkii Pander, 1856.

Диагноз. Очень мелкие остеостраки: длина головотуловищного щита составляет около 1,5 см. Ширина щита значительно превышает его длину. Боковые части щита слабо развиты, образуют небольшие углы. Задний край интерзональной составляющей, включающей в себя несколько сросшихся туловищных сегментов, образует небольшой медиальный выступ. Орбиты средней величины. Дорсальное и латеральные поля умеренной длины. Выходы эндолимфатических протоков расположены по бокам от задних частей дорсального поля. Поверхность щита покрыта почти одноразмерными мелкими бугорками, разделена узкими бороздками на полигональные поля. Поверхностный и базальный слои экзоскелета развиты слабо. Радиальные каналы и перфорированные септы в экзоскелете не обнаружены.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; венлок — возможно, лудлов, силур.

Witaaspis schrenkii (Pander, 1856)

Рис. 25б, табл. XII, фиг. 1-4

Cephalaspis schrenkii: Pander, 1856, S. 47, Taf. 4, Abb. 2.

Tremataspis schrenkii: Schmidt, 1866, S. 217-250 (pars); Woodward, 1891, p. 202; Rohon, 1892, S. 61, Taf.11, Abb. 14, 15.

Cephalaspis schrenckii: Schmidt, 1893, S. 99.

Thyestes schrencki: Schmidt, 1894, S. 208-209, Taf. 1, Abb. 3-6, 9; Rohon, 1895, Abb. 1-5; 1896, Abb. 4.

Witaaspis schrenckii: Robertson, 1939a, p. 649-657; 1945, p. 173-174.

Witaaspis schrenkii: Denison, 1951a, fig. 30B; 1951b, p. 212-214, fig. 37B; Stensiö, 1958, fig. 114C;

1964, fig. 12C; Janvier, 1985b, p. 122; 1985c, p. 17-20, fig. 7, 8; Афанасьева, 1986, с. 67-74, табл. 6, фиг. 7-10; 1991, с. 68-70, рис. 10в, табл. VII, фиг. 3-6, табл. XIII; Afanassieva, 1995, p. 16, pl. 1, figs. 10-12; Афанасьева, 2004, с. 240, рис. 186, табл. VIII, фиг. 1-4; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 127-129, fig. 36.

Голотип – не был выделен Пандером (Pander, 1856); синтипы, вероятно, утеряны. Неотип — ПИН, 3256/521, ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны; выделен в 2014 году Мярсс, Афанасьевой и Бломом из коллекции Ф.Б. Шмидта Палеонтологического института РАН; вероятно, местонахождение Вийта (Viita) (см. Замечание), о. Сааремаа, Эстония; вийтаские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан, верхний венлок (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 36B-E).

Материал. Неотип, а также ядра и отпечатки дорсальной стороны головотуловищного щита, некоторые с частично сохранившимся экзоскелетом (около 15 экземпляров). Сборы Ф.Б. Шмидта, коллекции ПИН, № 1628, 3256, о. Сааремаа (по Шмидту: Oesel), Эстония, роотсикюлаский горизонт (см. Замечание), верхний венлок, силур. Кроме того просмотрен материал из Американского музея естественной истории (коллекция Пэттена), при составлении диагноза использованы данные по экземплярам из этой коллекции (Robertson, 1939a; Denison, 1951a, b; Stensiö, 1958; Janvier, 1985c).

Диагноз. Длина щита - 1,5 см, ширина - 2 см. Щит короткий (L/A - 2,8), умеренной ширины (L/S - 0,74; S/A - 3,7). Максимальная ширина щита находится на уровне боковых углов. Препинеальная часть щита - короткая (B/A - 1,2), постпинеальная - очень короткая (C/A – около 1,5). Боковые углы щита слабо выражены. Короткая интерзональная составляющая иногда несет следы сегментации (2-3 небольшие бороздки). Назогипофизное отверстие бобовидной формы, назогипофизная ямка расположена на умеренном расстоянии от рострального края (Q/A - 0,84). Орбиты средней величины (Ol/A - 0,4; Os/A - 0,36; L/Ol - 7,2), овальные, сближены (Omin/A - 0,2). Дорсальное поле умеренной длины (Ld/A - 0,73) и ширины (Sd/A - 0,37), овальное. Латеральные поля умеренной длины (G/A - 1,9; данные по Денисону: Denison, 1951а) и ширины (Sl/A - 0,38), в задней части несколько расширены. Начинаются далеко впереди назогипофизной ямки, кончаются вблизи заднего края боковых углов щита. На поверхности щита размещены многочисленные мелкие бугорки с округлыми вершинами. В задней части интерзональной составляющей щита, на туловищных сегментах, входящих в нее, расположены редкие, относительно крупные

бугорки. На переднем и боковых краях щита проходит ряд бугорков. Поверхностный слой, по-видимому, развит лишь на относительно крупных бугорках, в том числе, на бугорках, расположенных по краям щита. Костная ткань среднего слоя, слагающего основную часть экзоскелета, сильно разрыхлена. Базальный слой очень слабо развит.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит короткий, его очертания близки к полуокружности: передний край широко закруглен, боковые края выпуклые, заднебоковые части щита косо срезаны, имеются небольшие боковые углы. Задний край образует широкий тупой угол с очень небольшим медиальным выступом. Интерзональная составляющая очень короткая, дорсомедиальный гребень не развит. Вдоль переднего и боковых краев дорсального щита проходит выпуклый ободок.

Назогипофизная ямка неглубокая, овальная, находится на расстоянии около 4,5 мм от рострального края, что составляет около 1/3 длины щита. Назогипофизное отверстие удлиненное, бобовидное.

Орбиты почти круглые (диаметр около 2 мм), разделяющее их расстояние, соответствующее месту, занимаемому пинеальной пластинкой, составляет около 1 мм.

Дорсальное поле овальной формы, умеренной длины и ширины (длина поля — 4 мм, ширина — 2,1 мм). Его передний конец сужен сильнее, чем задний. Максимальная ширина поля находится в его задней половине.

Латеральные поля умеренной длины, относительно широкие: длина — 9,3 мм (по Денисону Denison, 1951), ширина — 2,1 мм, закруглены на концах, несколько сужены спереди.

Боковая линия. В экзоскелете *Witaaspis schrenkii* основные сенсорные линии имеют вид борозд. Они с трудом поддаются изучению, поскольку очень сходны с циркумареальными бороздами и отличаются от них лишь несколько большей шириной и линейным расположением. У этого вида можно выделить инфраорбитальную, поперечную и супратемпоральную линии (см. рис. 25б).

Скульптура и микростроение экзоскелета. Поверхность щита *Witaaspis schrenkii* покрыта большим количеством мелких (60-120 мкм) бугорков, разделенных бороздами (шириной 50-80 мкм) на полигональные поля. Полигоны имеют 4-5 сторон, небольшого размера (около 0,6 мм). Бугорки *Witaaspis*, имеющие округлую вершину, несколько сходны с таковыми *Saaremaaspis*, однако отличаются от них пологими скатами и наличием множества отверстий на поверхности. Поверхностный слой практически полностью отсутствует.

Костная ткань среднего слоя, слагающая бугорки, очень сильно разрыхлена. Она несколько уплотняется к наружным скатам бугорков, так что бугорки имеют относительно тонкие (около 10 мкм) и довольно плотные стенки, прободенные разноразмерными отверстиями диаметром 2-11 мкм. Отверстия такого же типа присутствуют и в узких бороздках между бугорками. Обычно костная ткань еще более разрыхляется к вершине бугорка, его стенки истоньшаются, так что верхняя часть бугорка представляет собой переплетение костных балок в виде ажурной сети. Наряду с бугорками подобного типа имеются бугорки с более плотными скатами, лишь кое-где прободенными отверстиями. Ширина борозд, разбивающих поверхность щита на полигональные поля, их положение относительно базального слоя, а также непосредственная связь с основными бороздами боковой линии позволили предположить, что они соответствуют каналам, определяеым как циркумареальные у некоторых других видов остеостраков (Denison, 1951b; Афанасьева 1986). Наличие относительно крупных камер под каждым бугорком, обилие разноразмерных полостей в костной ткани экзоскелета затрудняют идентификацию сосудистых каналов. Повидимому, сплетение сосудов располагалось в камерах и полостях бугорков, сообщаясь с сосудами мягких тканей, размещенных на поверхности экзоскелета. Следует подчеркнуть, что в экзоскелете *Witaaspis schrenkii* нами не обнаружено никаких структур, напоминающих перфорированные перегородки и поровые поля. Базальный слой имеет типичное строение из перекрещенных слоев, однако развит чрезвычайно слабо.

Замечание. По уточненным данным (Märss, Afanassieva, Blom, 2014) вид *Cephalaspis schrenkii* учрежден Х. Пандером по материалам из местонахождения Viita Quarry (Pander, 1856), а коллекция Ф.Б. Шмидта происходит, вероятнее, из местонахождения Viita, чем Himmiste, что ограничивает распространение данного таксона вийтаскими и везикускими слоями роотсикюлаского горизонта, нижний силур. Материал из коллекции Пэттена (более 50 экземпляров; в том числе экз. AMNH 11226 = оригинальный номер 38-71-12714, на этикетке указано: Wita Quarry), описанный Робертсоном (Robertson, 1939а), также происходит из местонахождения Viita Quarry , вийтаские слои, роотсикюлаский горизонт.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония, вийтаские и везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур.

Incertae familiae

Род Septaspis Afanassieva, 2000

Septaspis: Afanassieva, 2000a, p. S144; Афанасьева, 2004, с. 240.

Типовой вид – Septaspis pectinata Afanassieva, 2000.

Диагноз. Поверхность панциря покрыта продольными валиками (гребешками). Гребешки состоят из тесно слившихся бугорков с загнутыми назад вершинами. Ширина гребешков около 200 мкм. На поверхности гребешков, вдоль боковых выступов бугорков и их вершин, развит тонкий микрорельеф, состоящий из очень узких ребрышек шириной около 5 мкм. Перфорированные септы тонкие, образуют поровые поля или сливаются в сплошную перфорированные перегородку на поверхности экзоскелета. Микроотверстия в септах многочисленные, разноразмерные, как круглой, так и овальной формы. В экзоскелете представлены все три слоя, в основном он сложен относительно плотным средним слоем.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечание. Род *Septaspis* с типовым видом *S. pectinata*, впервые в группе костнопанцирных бесчелюстных позвоночных учрежден и описан по изолированному мелкофрагментарному остатку экзоскелета.

Распространение. Архипелаг Северная Земля, Россия; лудлов, верхний силур.

Septaspis pectinata Afanassieva, 2000

Табл. XII, фиг. 5-7

Septaspis pectinata: Afanassieva, 2000a, p. S144-S145, pl. 2, fig. 3; Афанасьева, 2004, с. 240-241, табл. VIII, фиг. 5-7.

Голотип – ПИН, № 4765/45, фрагмент экзоскелета (0,5 х 0,65 мм); местонахождение на р. Спокойная, обнажение 47, слой 14, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур (Afanassieva, 2000a, pl. 2, fig. 3). Материал. Голотип.

Диагноз. Вдоль чешуй проходят относительно крупные валики (гребешки) шириной около 200 мкм. Расстояние между гребешками составляет: между вершинами бугорков – около 300 мкм, между основаниями бугорков – 60-100 мкм. Гребешки состоят из слившихся бугорков (одонтодов). Одноразмерные бугорки, составляющие гребешок, имеют широкое основание и резко сужаются к вершине. Вершина каждого бугорка загнута назад (в

каудальном направлении) и тесно налегает на боковую поверхность следующего за ним бугорка, сливаясь с ней. Слившиеся бугорки образуют фестончатый гребень (его очертания при малых увеличениях воспринимаются глазом как ребристый узор "елочка" или "гребешок"). На средней – верхней части каждого бугорка пролегают узкие продольные ребрышки шириной около 5 мкм, образующие характерный микрорельеф. Боковые выступы гребешка, расположенного ближе к центру чешуи более широкие и сглаженные. Боковые выступы краевого гребешка более узкие и четко очерченные. Склоны бугорков сложены относительно плотной тканью. Дно широкого желобка между бугорками сложено более рыхлой тканью. На поверхности дна имеются многочисленные отверстия диаметром 10–20 мкм. Многие отверстия прикрыты перфорированными септами, которые закрывают устья каналов, открывающихся между гребешками. Септа относительно тонкая, ее толщина составляет около 2,5 мкм. Микроотверстия септы круглой или овальной формы распределены в ней относительно равномерно. Величина микроотверстий значительно варьирует (2-4 мкм). Бугорки сложены относительно плотной костной тканью, в которой на сломе просматривается множество мелких полостей. Средний слой хорошо развит и составляет основную массу экзоскелета. По направлению к вершине бугорка ткань еще более уплотняется, формируя хорошо развитый поверхностный слой. Базальный слой также хорошо развит и формирует значительную часть экзоскелета. В этом слое присутствуют базальные камеры, некоторые из которых открываются с внутренней стороны экзоскелета. Распространение. Типовое местонахождение.

Род Eldaaspis Märss, Afanassieva, Blom, 2014

Eldaaspis: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 134.

Типовой вид – Eldaaspis miklii Märss, Afanassieva, Blom, 2014.

Диагноз (по Мярсс, Афанасьевой, Блому: Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Как для типового рода.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Местонахождение Elda Cliff, о. Сааремаа, Эстония; верхний венлок, нижний силур.

Замечение. Род *Eldaaspis* с типовым видом *E. miklii* учрежден по изолированному мелкому фрагменту экзоскелета (чешуе).

Eldaaspis miklii Märss, Afanassieva, Blom, 2014

Табл. XIII, фиг. 1-13

Eldaaspis miklii: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 134-137, fig. 40-42.

Голотип — GIT 502-457, чешуя; местонахождение Elda Cliff, о. Сааремаа, Эстония; кууснымеские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур.

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип, а также около 30 фрагментов экзоскелета и чешуй, хранятся в Институте геологии Таллинского технического университета. Местонахождение Elda Cliff, кууснымеские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур; местонахождение Silma Cliff, нижняя часть разреза, химмистеские слои, паадлаский горизонт, верхний горстиан, нижний лудлов; о. Сааремаа, Эстония.

Диагноз (по Мярсс, Афанасьевой, Блому: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, с 134). На головном щите равномерно распределены разноразмерные заостренные кверху бугорки звездчатой формы; на краевых пластинах - крупные звездчатые, слегка удлиненные и мелкие треугольные бугорки; на чешуях — бугорки изменчивой формы, вдоль продольной оси чешуи размещены от одного до восьми относительно крупных бугорка, окруженных более мелкими треугольными бугорками, удлиненные бугорки с одним - тремя ребрами по обеим сторонам, ребра четко отделены друг от друга. Экзоскелет хорошо развит, сформирован тремя слоями, большая часть экзоскелета сложена относительно плотной костной тканью среднего слоя и ламинарным базальным слоем.

Распространение. Местонахождения Elda Cliff, Silma Cliff, o. Caapeмaa, Эстония; кууснымеские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур; химмистеские слои, паадлаский горизонт, верхний горстиан, нижний лудлов.

Род Tahulaspis Märss, Afanassieva, Blom, 2014

Tahulaspis: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 129.

Типовой вид – Tahulaspis ordinata Märss, Afanassieva, Blom, 2014.

Диагноз (по Мярсс, Афанасьевой, Блому: Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Экзоскелет тонкий, сложен тремя слоями, имеющими различную степень развития. Скульптура представлена валиками только на ранних стадиях развития, на более поздних стадиях каналы между валиками закрыты пористым слоем. Поверхностный слой пронизан порами диаметром

10-30 мкм, расположенными регулярными рядами или иррегулярно. В поверхностном слое экзоскелета присутствуют генерации дентина, в среднем слое представлены перфорированные септы сенсорных каналов и хорошо развитое сосудистое сплетение, базальный слой сильно слоистый.

Видовой состав. *Tahulaspis ordinata* Märss, Afanassieva, Blom, 2014; *T. praevia* Märss, Afanassieva, Blom, 2014.

Замечение. Род *Tahulaspis* с типовым видом *T. ordinata* учрежден по изолированному мелкому фрагменту экзоскелета (чешуе).

Распространение. Регион Балтийского моря; лудлов-пржидол, верхний силур.

Tahulaspis ordinata Märss, Afanassieva, Blom, 2014

Табл. XIV, фиг. 1-14

Tahulaspis ordinata: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 129-133, figs. 37A-I, K-T, 39A-G.

Голотип — GIT 502-395, чешуя; скважина Reo-927, глубина 9,7 метров, о. Сааремаа, Эстония; тахулаские слои, куресаареский горизонт, верхний лудфордиан, верхний лудлов, верхний силур.

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип, а также приблизительно 50 чешуй и фрагментов экзоскелета, хранятся в Институте геологии Таллинского технического университета. Местонахождение Laadjala Bridge и скважины: Kingissepa-GI, Kuressaare-804, Kõigiste-833; Lahetaguse-573, Nässumaa-825, Ohesaare-GI, Pihtla-816, Varbla-502 и другие, Эстония; скважина Kolka-54, Латвия; тахулаские слои, куресаареский горизонт, верхний лудфордиан, верхний лудлов.

Диагноз (по Мярсс, Афанасьевой, Блому: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, с 133). Экзоскелет тонкий с регулярными узкими параллельными валиками на ранних стадиях развития, каналы между валиками покрыты пористым слоем на более поздних стадиях развития, мелкие поры организованы в параллельные ряды.

Распространение. Местонахождение Laadjala Bridge и скважины: Kingissepa-GI, Kuressaare-804, Kõigiste-833; Lahetaguse-573, Nässumaa-825, Ohesaare-GI, Pihtla-816, Varbla-502 и другие, Эстония; скважина Kolka-54, Латвия; тахулаские слои, куресаареский горизонт, верхний лудфордиан, верхний лудлов, верхний силур.

Tahulaspis praevia Märss, Afanassieva, Blom, 2014

Tahulaspis praevia: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 133-134, fig. 38A-L, R, 39H.

Голотип — GIT 502-475, чешуя; скважина Kingissepa-GI, глубина 31,38-31,41 м, о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои, паадлаский горизонт, верхний горстиан, нижний лудлов.

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип, а также приблизительно 20 чешуй и фрагментов экзоскелета, хранятся в Институте геологии Таллинского технического университета. Местонахождение Silma Cliff, скважины Kingissepa-GI, Pihtla-816, Reo-927, Tahula-709; из скважины Nässumaa-825 несколько фрагментов и чешуй; слои соответствующие тахуласким слоям куресаареского горизонта, лудфордиан, верхний лудлов.

Диагноз (по Мярсс, Афанасьевой, Блому: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, с 133). Тонкий экзоскелет покрытый короткими прямыми или длинными изогнутыми валиками на ранних стадиях развития и пористый поверхностный слой на более поздних стадиях развития, поры варьируют в диаметре и очертаниях, распределены иррегулярно.

Распространение. Местонахождение Silma Cliff, скважины Kingissepa-GI, Pihtla-816, Reo-927, Tahula-709; химмистеские слои, паадлаский горизонт, верхний горстиан, нижний лудлов; скважина Nässumaa-825; слои соответствующие тахуласким слоям куресаареского горизонта, лудфордиан, верхний лудлов; о. Сааремаа, Эстония.

Подотряд Tannuaspidoidei

Диагноз. Положение инфраорбитальной линии сенсорной системы (ifc) и место ветвления sel₁ неизвестны. Пинеальная пластинка не развита. Головотуловищный щит консолидированный. Рога и грудные плавники отсутствуют. Дорсомедиальный гребень слабо развит. Орбиты относительно удалены друг от друга. Назогипофизное отверстие далеко отстоит от орбит. Латеральные поля широкие. Тип строения оралобранхиальной камеры неизвестен. Поверхность щита покрыта бугорками различной величины.

Состав. Семейство Tannuaspididae Obruchev, 1964.

Распространение. Азия (Россия: Тува); нижний девон.

Семейство Tannuaspididae Obruchev, 1964

Типовой род -Tannuaspis Obruchev, 1956.

Диагноз. Головотуловищный щит относительно длинный (С/А около 3), относительно широкий (З/А - около 4). Вентральная сторона щита слабовыпуклая. Латеральные поля короткие. Экзоскелет хорошо развит. Щит покрыт тесно расположенными одноразмерными бугорками.

Состав. Tannuaspis Obruchev 1956; возможно, Tuvaspis Obruchev, 1956.

Замечание. На основании немногочисленных признаков, известных для *Tuvaspis*, этот род отнесен к семейству Tannuaspididae, однако для окончательного решения вопроса необходимы дополнительные данные о его строении.

Род Tannuaspis Obruchev, 1956

Tannuaspis: Обручев, 1956, с. 918; 1961, с. 560-561; 1964, с. 98; Afanassieva, Janvier, 1985, р. 493-506; Афанасьева, 1991, с. 71; 2004, с. 241.

Типовой вид – Tannuaspis levenkoi Obruchev, 1956.

Диагноз. Остеостраки средних размеров: длина головотуловищного щита около 7 см. Ширина щита несколько уступает его длине. Передний край образует небольшой ростральный угол. Рога не развиты, заднебоковые углы щита, по-видимому, выражены. Имеется невысокий дорсомедиальный гребень. Назогипофизное отверстие круглое. Дорсальное и латеральные поля короткие, овальные, латеральные поля расположены на уровне дорсального поля. Щит орнаментирован относительно мелкими, ребристыми, тесно расположенными бугорками. На переднем и боковых краях щита имеются более уплощенные, ребристые бугорки сходных размеров.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Тува, Россия; лохков - прагиен, нижний девон.

Замечание. При предварительном исследовании материала (два образца, один из которых - голотип) экземпляр ПИН, № 1013/2 был определен как *Tannuaspis* cf. *T. levenkoi*, так как отличался от голотипа большими размерами щита, более длинным преорбитальным расстоянием, менее выраженным ростральным углом (Afanassieva, Janvier, 1985). Исследование дополнительного материала по *Tannuaspis* из коллекции Палеонтологического института РАН, проведенное нами, выявило изменчивость таких признаков, как размеры щита, степень развития рострального угла, величина орбит и расстояние между ними, уплощенность щита. Величина рострального угла, уплощенность щита, по всей вероятности, связаны с тафономическими условиями, тогда как изменчивость других признаков носит прижизненный характер. Большой временной интервал, из которого известен *Tannuaspis levenkoi* (Обручев, 1956), может свидетельствовать, с нашей точки зрения, в пользу того, что эти различия имеют видовой ранг. Однако для решения этого вопроса требуется дополнительный материал. На современном этапе исследования мы описываем все изученные нами экземпляры как *Tannuaspis levenkoi*, выделяя экземпляр № 1013/2 как *Tannuaspis cf. T. levenkoi*.

Tannuaspis levenkoi Obruchev, 1956

Рис. 26; табл. XXVII, фиг. 1, 3-4

Таппиаspis levenkoi: Обручев, 1956, с. 919, рис. 1 (1, 2), 2; 1961, с. 560-561; 1964, с. 98, табл. I, фиг. 7-8; Afanassieva, Janvier, 1985, р. 497-500, fig. 1-3, 4(A, B); Janvier, 1985b, р. 132, Aфанасьева, 1991, с. 72-74, рис. 11, табл. XIV, фиг. 1-4; 2004, с. 241-243, рис. 19; табл. IX, фиг. 1, 3-4. Голотип – ПИН, № 1013/1, ядро с дорсальной стороны с фрагментами эндоскелета и часть отпечатка вентральной стороны щита; Юргу-Даг, Тува (по данным Обручева, см. Замечания). Материал. Голотип, а также образцы ПИН, № 1013/3, 5, 6, 10-16 разной степени сохранности, из разреза р. Элегест, в долине Кутук к юго-востоку от д. Арыг-Бажи, Тува (по: Обручев, 1973); хондергейская, самагалтайская и кендейская свиты, лохков – прагиен, нижний девон. Диагноз (даны абсолютные и относительные промеры голотипа). Длина головотуловищного щита - около 7 см, ширина – около 6,5 см. Щит умеренной ширины (L/S - около 1,1; S/A - 4,3). Максимальная ширина щита находится приблизительно на середине его длины. Препинеальная часть щита - длинная (B/A - 1,6), постпинеальная средней длины (C/A - 2,9).

Передний край щита образует широкий и короткий, но четко выраженный ростральный угол. Щит резко сужается кзади. Назогипофизное отверстие круглое, находится на значительном расстоянии от края щита (Q/A - 1, 1) и от орбит. Орбиты малого размера, почти круглые (Ol/A = Os/A - 0,27; L/Ol - 17), находятся на значительном расстоянии друг от друга (Omin/A - 0,4). Дорсальное поле небольшое, овальное (L/Ld - 5,2; Ld/A - 0,87; Ld/Sd - 1,3). Латеральные поля короткие (G/A - около 1, 4), средней ширины (Sl/A - 0, 6), овальные. Вентральный ободок и задняя часть вентральной стороны щита (кзади от оралобранхиальной области) покрыты небольшими низкими ребристыми бугорками. Между бугорками расположены бороздки, образующие мелкоячеистую сеть.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит длинный, умеренной ширины, его форма близка к овалу. Передний край образует широкий и короткий ростральный угол (четко выраженный у голотипа и экземпляров ПИН №1013/3, 11, 12, 14, сравни: несколько менее выраженный у экз. ПИН №1013/2, определенный нами как *Tannuaspis* cf. *T. levenkoi* Obruchev, 1956). Боковые края выпуклые. Щит резко сужается кзади. Форма его заднего края неизвестна, однако можно предположить, что небольшие заднебоковые углы присутствовали. Задняя часть щита несла невысокий, но четко выраженный, длинный дорсомедиальный гребень.

Назогипофизное отверстие круглое, расположено на значительном расстоянии как от орбит (0,8-1 см), так и от переднего края щита (1,5-2,5 см).

Орбиты малого размера, почти круглые (у голотипа и экз. ПИН № 1013/14 — 4х4 мм, у других экземпляров — размеры близки к указанным выше, сравни: у экз. ПИН №1013/2 — 4х3 мм). Расположены на расстоянии 6-11 мм друг от друга. Никаких следов пинеальной пластинки не обнаружено.

Дорсальное поле короткое, неширокое (длина — 9-15 мм, ширина — 7-11 мм), овальной формы. Положение отверстий эндолимфатических протоков неизвестно.

Латеральные поля короткие, овальной формы (длина — около 2 см, ширина - около 1 см), удалены от бокового края щита на расстояние меньшее, чем их ширина.

Скульптура и микростроение экзоскелета. Следы скульптуры сохранились у большинства образцов в виде отпечатка. На дорсальной стороне щита бугорки мелкие (их диаметр составляет 0,5-0,7 мм, реже 1 мм), низкие. На вентральной стороне щита (отпечаток скульптуры вентрального ободка и заднебоковой части вентральной стороны щита известны

у голотипа). Бугорки несколько более крупные (1 мм). Между угорками расположены бороздки, образующие мелоячеистую сеть так, что каждой ячейке (полигону) сети соответствует один бугорок. На поверхности каждого бугорка проходят разветвляющиеся валики (ребрышки). Их расположение иногда указывает на то, что вершина бугорка может быть сдвинута к краю полигона. По краю щита проходит ряд ребристых бугорков, несколько уплощенных дорсовентрально (ширина и высота таких бугорков — 1,5-2 мм). Ребрышки краевых бугорков обычно не разветвляются.

Из-за плохой сохранности наружного скелета практически ничего нельзя сказать о его микростроении. Можно предположить, что в бороздках между полигонами располагались каналы или желобки сенсорной системы. Основные сенсорные линии среди них не прослеживаются. По-видимому, бугорки были сложены в основном средним слоем экзоскелета. Базальный слой (частично сохранился у экз. ПИН №1013/2) развит относительно хорошо.

Внутреннее строение. На голотипе сохранился естественный слепок оралобранхиальной камеры, причем видны следы, по крайней мере, трех или четырех интербранхиальных гребней, которые разделены довольно крупными бранхиальными ямками. Гребни сохранились лишь в своих латеральных отделах, так что не представляется возможным определить тип строения оралобранхиальной камеры (ортобранхиатный тип или олигобранхиатный тип). Помимо этого на голотипе видна предположительная задняя граница эндоскелета,которая простирается кзади относительно далеко (Afanassieva, Janvier, 1985, фиг. 1A, P. lim.end.). Число каналов, подходящих к латеральным полям неизвестно, на голотипе сохранился след лишь одного из них.

Замечания. На этикетке, относящейся к голотипу, не указан его точный геологический возраст. В работе Д.В. Обручева, посвященной остеостракам Тувы, отмечено, что все образцы *Tannuaspis* происходят из красноцветов "эффузивной свиты, залегающей над известняками с венлокской фауной и под отложениями эйфельского яруса" и встречаются во всей ее толще (Обручев, 1956, с. 917).

В коллекции Палеонтологического института РАН имеется экземпляр № 1013/15, сходный с другими экземплярами *T. levenkoi* формой щита и некоторыми пропорциями, но резко отличающийся от них своими малыми абсолютными размерами (длина щита - 3,4 см, ширина - 3,2 см). Форма и пропорции щита позволяют предположить, что это был

ювенильный экземпляр *Т. levenkoi*. Такие признаки как относительно крупные орбиты (более крупные, чем у дефинитивных экземпляров *T. levenkoi*), крупное дорсальное поле, короткое препинеальное расстояние могли быть обусловлены особенностями ранних стадий онтогенеза (Афанасьева, 1991, 2004).

Распространение. Тува, Россия; хондергейская, самагалтайская и кендейская свиты, лохков – прагиен, нижний девон.

Tannuaspis cf. T. levenkoi Obruchev, 1956

Табл. XXVII, фиг. 2

Экземпляр ПИН, № 1013/2, часть отпечатка дорсальной стороны щита; местонахождение Юргу-Даг, ю. склон хр. Танну-Ола, Тува, Россия; хондергейская, самагалтайская или кендейская свиты, лохков – прагиен, нижний девон (Афанасьева, 1991, табл. XIV, фиг. 2; 2004, с. 243, табл. IX, фиг. 2).

Род *Tuvaspis* Obruchev, 1956

Tuvaspis: Обручев, 1956, с. 919; 1961, с. 561; 1964, с. 100; Afanassieva, Janvier, 1985, р. 493-506, Афанасьева, 1991, с. 74-75; 2004, с. 243.

Типовой вид – *Tuvaspis margaritae* Obruchev, 1956.

Диагноз. Остеостраки мелких размеров: длина головотуловищного щита составляет около 2 см. Ширина щита близка к его длине. Ростральный край закруглен. Рога, по-видимому, отсутствуют (или слабо развиты). По краю щита проходит ряд мелких зубчиков. На поверхности щита расположены разноразмерные ребристые бугорки.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Род *Tuvaspis* в 1956 г. (и в 1964 г. со знаком вопроса) был отнесен Д.В. Обручевым к семейству Ateleaspidae (в 1964 г. - к семейству Ateleaspididae) на основании формы щита, не имеющего, по мнению этого автора, рогов и синусов, но обладающего скошенными заднебоковыми краями (Обручев, 1956, 1964). Как полагал Обручев, такая форма этих участков щита свидетельствует о наличии у *Tuvaspis* грудных плавников (Обручев, 1956). Дополнительное исследование голотипа, выполненное нами (Afanassieva, Janvier, 1985; Афанасьева, 1991), показывает, что сильное уплощение щита по краям (отражающее его прижизненную форму), размещение зубчиков вдоль всего сохранившегося края щита делает невозможным присутствие плавников. С нашей точки зрения, удлиненная форма щита, отсутствие плавников и рогов, сходный тип орнаментации сближает этот род с

родом *Tannuaspis*. На основании отмеченного сходства мы до получения новых данных по роду *Tuvaspis* помещаем оба указанных рода в одно семейство Tannuaspididae (Afanassieva, Janvier, 1985).

Распространение. Тува, Россия; лохков, возможно, прагиен, нижний девон.

Tuvaspis margaritae Obruchev, 1956

Табл. XXVII, фиг. 5

Tuvaspis margaritae: Обручев, 1956, с. 919, рис. 1 (3, 4); 1961, с. 561; 1964, табл. І, фиг. 1; Afanassieva, Janvier, 1985, р. 501, fig. 4c; Афанасьева, 1991, с. 57, табл. XIV, фиг. 5; 2004, с. 243, табл. IX, фиг. 5.

Голотип – ПИН, № 1013/7,часть ядра щита с дорсальной стороны с фрагментами экзоскелета, туловищные чешуи; местонахождение к юго-западу от г. Кызыл в районе оз. Хадын, Тува; самагалтайская свита, лохков, нижний девон (Обручев, 1956, рис. 1: 3).

Материал. Голотип, а также многочисленные туловищные чешуи и мелкие фрагменты щитов, коллекция ПИН, № 1013; местонахождение к юго-западу от г. Кызыл в районе оз. Хадын, Тува, самагалтайская свита, лохков, нижний девон.

Диагноз. Длина и ширина головотуловищного щита составляет около 2 см. Щит относительно узкий (L/S - около 1). Максимальная ширина щита находится в его задней половине. Дорсальная сторона щита резко выпуклая в постеромедиальной области, ближе к краям щит уплощается. По краю щита проходит ряд очень мелких зубчиков. Щит орнаментирован относительно крупными бугорками (диаметром около 1,5 мм) с узкими, ветвящимися валиками (ребрышками), между которыми расположены более мелкие ребристые бугорки (около 0,5 мм). На поверхности туловищных чешуй различимы узкие продольные валики.

Распространение. Тува, Россия; самагалтайская свита, лохков, возможно, прагиен, нижний девон. По данным из "Решений..." (Решения..., 1982) известен из хондергейской и кендейской свит, жедин – зиген (лохков - прагиен), нижний девон.

Замечания. Вид слабо изучен. Имеющийся мелкофрагментарный материал не позволяет дать описание более подробное, чем в диагнозе.

Отряд Cephalaspidiformes

Диагноз. Головотуловищный щит умеренной длины. Вентральная сторона щита уплощена. Пластинки, покрывающие оралобранхиальную область, мелкие. Имеются грудные плавники. Рога хорошо развиты. Латеральные поля представлены одной парой, очень длинные (часто достигают дистальных концов рогов), не заходят на поверхность интерзональной составляющей щита. Количество каналов, подходящих к латеральным полям – около 5 пар. Экзоскелет хорошо развит. Щит гладкий или покрыт очень мелкими бугорками.

Состав. Подотряд Cephalaspidoidei.

Распространение. Европа, Северная Америка; нижний девон.

Подотряд Cephalaspidoidei

Диагноз. Инфраорбитальная линия сенсорной системы (ifc) огибает латерально орбиты (*Cephalaspis lyelli*). Первая пара каналов, подходящих к латеральным полям (sel₁), дихотомически ветвится рядом с орбитами. Пинеальная пластинка отсутствует или развита слабо (*Pattenaspis*). Головотуловищный щит консолидированный. Рога не утолщены. Дорсомедиальный гребень обычно слабо развит. Орбиты расположены на умеренном расстоянии друг от друга. Латеральные поля узкие - средней ширины. Оралобранхиальная камера олигобранхиатного типа.

Состав. Cephalaspididae Agassiz, 1843; Parameteoraspididae Afanassieva, 1991; возможно Pattenaspididae Stensiö, 1958.

Распространение. Европа (Великобритания, Норвегия: Шпицберген, Украина: Подолия, Германия) и Северная Америка (Канада, США); лохков-прагиен, нижний девон.

Семейство Cephalaspididae Agassiz, 1843

Типовой род - Cephalaspis Agassiz, 1835.

Диагноз. Остеостраки мелких-средних размеров. Головотуловищный щит относительно короткий (С/А - менее 2) и узкий (S/A - около 3), треугольной или полуовальной формы. Рога обычно умеренной длины, направлены каудально. Дорсальное поле узкое (Ld/Sd - более 2). Состав. *Cephalaspis* Agassiz, 1835, возможно, *Mimetaspis* Stensiö, 1958, *Pattenaspis*, Stensiö, 1958, *Hildenaspis* Janvier, 1976.

Замечания. По данным Стенше (Stensiö, 1958) и Жанвье (Janvier, 1985a), Mimetaspis отличается

от других цефаласпидид ортобранхиатным типом строения оралобранхиальной камеры. Виды родов *Pattenaspis* и *Hildenaspis* к настоящему моменту изучены недостаточно полно и поэтому отнесены к семейству условно.

Род Mimetaspis Stensiö, 1958

Cephalaspis: Stensiö, 1927, p. 247 (pars); Stensiö, 1932, p. 87-90 (pars); Wängsjö, 1952, p. 243-252 (pars).

Mimetaspis: Stensiö, 1958, р. 213; Обручев, 1964, с. 103; Janvier, 1985а, р. 327; Афанасьева, 1991, с. 76-77; 2004, с. 244; Voichyshyn, 2011, р. 141.

Типовой вид - Cephalaspis hoeli Stensiö, 1927.

Диагноз. Цефаласпидиды мелких размеров: длина головотуловищного щита 2-5 см. Ширина щита несколько превышает его длину. Ростральный край закруглен. Рога умеренной длины, уплощенные, заходят за линию заднего края интерзональной составляющей. По их внутреннему краю проходит ряд зубчиков. Интерзональная составляющая узкая и очень короткая. Орбиты крупные, расположены приблизительно посередине щита между ростральным и задним краями. Пинеальная пластинка не развита. Дорсальное поле длинное и узкое, спереди сужено. Латеральные поля очень длинные, далеко продвинуты на поверхность рогов. Поверхность щита почти гладкая, орнаментирована очень мелкими бугорками.

Видовой состав. *M. hoeli* (Stensiö,1927), *M. exilis* (Wängsjö,1952), *M. retusa* (Wängsjö, 1952), *M. glazewskii* Janvier, 1985; *M. concordis* Voichyshyn, 1994.

Распространение. Подолия, Украина; Шпицберген, Норвегия; лохков-прагиен, нижний девон.

Mimetaspis glazewskii Janvier, 1985

Рис. 27; табл. XXVIII, фиг. 1

Mimetaspis glazewskii: Janvier, 1985a, p. 328-329, fig. 17, 18; Афанасьева, 1991, с. 78-79, рис. 12a, табл. XV, фиг. 1; 2004, с. 244-245, рис. 20, табл. X, фиг. 1; Voichyshyn, 2011, p. 141-142, fig. 83A-D.

Голотип – ВМNH, Р.20958-9, ядро и противоотпечаток дорсальной стороны щита; с. Устечко, Подолия, Украина; иваневский горизонт или устечковская свита днестровской серии, нижний - средний диттон (жедин), нижний девон (Janvier, 1985а).

Материал. Ядро дорсальной стороны щита LIG (ЛитНИГРИ), № 5-712; местонахождение в окрестностях с. Бураковка, р. Днестр, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии, верхний лохков – ?нижний прагиен, нижний девон. При составлении диагноза использованы фотография и реконструкция голотипа из коллекции Британского музея естественной истории (Janvier, 1985а), а также данные по другим видам рода *Mimetaspis* из коллекции Палеонтологического музея в Осло (Wängsjö, 1952).

Диагноз. Относительно крупный *Mimetaspis*: длина щита около 4 см, ширина - около 6 см. Головотуловищный щит умеренной ширины (L/S - 0,7; S/A - 4,8). Максимальная ширина щита находится на уровне задней половины рогов. Препинеальная часть щита средней длины (B/A - 1,7), постпинеальная часть очень короткая (C/A - 1,5). Ростральный край щита плавно закруглен. Рога средней длины и ширины (M/A - около 1,5), направлены каудально. Пекторальные синусы выражены очень слабо. Интерзональная составляющая относительно неширокая (Si/A - 2) и очень короткая. Дорсомедиальный гребень выражен слабо. Назогипофизное отверстие бобовидное, находится на умеренном расстоянии от края щита (Q/A - 1,3). Орбиты овальные, крупные (Ol/A - 0,50; Os/A - 0,35), не сближены (Omin/A - 0,4). Продольные оси орбит почти параллельны. Дорсальное поле длинное (L/Ld - 3,3; Ld/A - 0,96), узкое (Ld/Sd - 2,5), спереди сужено не резко. Латеральные поля очень длинные (G/A - 4), неширокие (Sl/A - 0,4), равномерной ширины, в своей задней части (на поверхности рогов) сужается, образуя заостренные концы. Поверхность щита почти гладкая, покрыта очень мелкими удлиненными бугорками. Сенсорные каналы, по-видимому, как и у других видов этого рода (Wängsjö, 1952), включены в экзоскелет и образуют мелкоячеистую сеть.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит умеренной ширины, его очертания близки к полуэллипсу: ростральный край относительно широко закруглен, кзади расширение замедляется, так как выпуклые боковые края лишь слегка расходятся с медиальной осью тела, переходя в направленные каудально рога. Интерзональная часть узкая (ее ширина составляет около 2,5 см), ее заднебоковые углы выражены очень слабо. Дорсомедиальный гребень короткий и низкий, начинается непосредственно позади дорсального поля.

Назогипофизная ямка относительно крупная, треугольная, находится на умеренном расстоянии от рострального края щита (около 2 см). Назогипофизное отверстие приближено к ее передней стенке, узкое, бобовидное, его назальная и гипофизарная части приблизительно равны по величине.

Орбиты овальные, крупные (длина глазных капсул — около 6 мм, ширина — около 4 мм), расположены на значительном расстоянии друг от друга (около 6 мм). Никаких следов независимой пинеальной пластинки не обнаружено.

Дорсальное поле длинное и узкое (длина - около 12 мм, ширина — около 5 мм), его передний конец, в отличие от других видов этого рода лишь слегка сужен.

Латеральные поля очень длинные (5-6 см), равномерной ширины. Далеко продвинуты в переднюю часть щита и на поверхность рогов. Спереди закруглены, сзади (на поверхность рогов) сужаются, образуя приостренные концы. Латеральные края приближены к краям щита на расстояние меньшее, чем ширина полей.

Экзоскелет на исследованном материале практически не сохранился.

Внутреннее строение. О внутреннем строении *M. glazewkii* известно очень мало. По данным Жаньве (Janvier, 1985a, фиг. 17) первый канал, идущий к латеральным полям (sel₁), ветвится в точке, расположенной приблизительно на середине расстояния между орбитой и полем; по данным того же автора из другой работы (Janvier, 1985b), sel₁ ветвится рядом с орбитой. Распространение. С. Устечко, с. Бураковка, с. Городница, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии (по данным Жанвье, также иваневский горизонт: Janvier, 1985a; по данным Войчишина, возможно, также нижняя часть хмелевской свиты: Voichyshyn, 2011), лохков - ?нижний прагиен, нижний девон.

Mimetaspis concordis Voichyshyn, 1994

Рис. 28

Mimetaspis concordis: Войчишин, 1994, с. 20-23, табл. І, фіг. 1, 2, 4, табл. ІІ; рис. 1-3; Афанасьева, 2004, с. 245, рис. 21; Voichyshyn, 2011, р. 142-144, fig. 83E, F, 84A-E.

Голотип – SMNH BP.982 (ранее ГПМ, № 35617), ядро дорсальной стороны щита и отпечаток части дорсального поля; с. Устечко, левый берег Днестра, верхняя часть обнажения напротив разрушенного моста, Залещицкий район (Подолия), Тернопольская область, Украина; нижняя часть хмелевской свиты днестровской серии, нижний девон (Войчишин, 1994, рис. 1; табл. I, фіг. 2; табл. II, фіг. 1, 2).

Материал. В коллекциях Палеонтологического института не представлен. При составлении диагноза использованы данные по экземплярам из коллекции Государственного природоведческого музея (Львов) (Войчишин, 1994).

Диагноз. Относительно мелкий *Mimetaspis*: длина щита – около 2 см, ширина – около 3 см. Головотуловищный щит сравнительно неширокий (L/S - 0,7; S/A - 3,5). Максимальная ширина щита находится приблизительно на уровне половины длины рогов. Длина препинеальной части щита почти равна постпинеальной (B/A - 1,2; C/A - 1,3). Передний край щита образует широкий угол или закруглен. Рога относительно узкие, средней длины (M/A - 1,2), направлены каудально. Пекторальные синусы мелкие, но четко выраженные. Интерзональная составляющая щита относительно узкая (Si/A - 1,8). Дорсомедиальный гребень выражен очень слабо. Назогипофизное отверстие бобовидное, относительно приближено к ростральному краю щита (Q/A - около 0,9). Орбиты овальные, относительно крупные (Ol/A - 0,5; Os/A - 0,3), не сближены (Omin/A - 0,4). Продольные оси орбит направлены антеромедиально. Дорсальное поле относительно длинное (L/Ld - 2,7; Ld/A - 0,9) и узкое (Ld/Sd - 3; Sd/A - 0,32), спереди резко сужено. Латеральные поля длинные (G/A - 3) и узкие (Sl/A - 0,3), заострены в задних частях.

Распространение. С. Устечко, с. Городница, Подолия, Украина; устечковская свита – нижняя часть хмелевской свиты, верхний лохков – нижний прагиен, нижний девон (Войчишин, 1994; Voichyshyn, 2011).

Род Pattenaspis Stensiö, 1958

Cephalaspis: Stensiö, 1927, p. 246 (pars); Stensiö, 1932, p. 87-88 (pars); Wängsjö, 1952, p. 243-244 (pars).

Pattenaspis: Stensiö, 1958, p. 216; Friman, Janvier, 1986, p. 106; Афанасьева, 2004, c. 245; Voichyshyn, 2011, p. 145.

Типовой вид - Cephalaspis whitei Stensiö, 1932.

Диагноз. Цефаласпидиды мелких - средних размеров: длина головного щита - 2–7 см. Передний край щита у большинства видов образует угол или выступ. Рога длинные, по их внутреннему краю проходит ряд зубчиков. Интерзональная составляющая средней длины и ширины, несет хорошо развитый дорсальный гребень. Пинеальная пластинка хорошо развита. Дорсальное поле относительно узкое, обычно овальной формы. Латеральные поля распространяются на поверхность рогов не далее их середины, округлые или слегка заостренные в своих задних частях. Поверхность щита гладкая или покрыта очень мелкими бугорками.

Видовой состав. P. whitei (Stensiö, 1932); P. eukeraspidoides (Stensiö, 1927); P. heintzi (Stensiö,

1927); P. acuminata (Wängsjö, 1952); P. deltoides (Wängsjö, 1952); P. foyini (Wängsjö, 1952); P. eurhynchus (Wängsjö, 1952), P. divaricata (Wängsjö, 1952); P. oreas (Wängsjö, 1952); P. pigmaea (Wängsjö, 1952); P. bardenheuer (Friman, 1986); P. woschmidti (Friman, 1986); P. rogalai (Balabai, 1962).

Распространение. Великобритания; Шпицберген, Норвегия; Рейнская область, Германия; Подолия, Украина; лохков, нижний девон.

Pattenaspis rogalai (Balabai, 1962)

Рис. 29; табл. XXVIII, фиг. 2-3

Cephalaspis rogalai: Балабай, 1962, с. 3, рис. 1.

"Cephalaspis" rogalai: Janvier, 1985a, p. 329.

Pattenaspis rogalai: Афанасьева, Войчишин, 1991, с. 67-69, рис. 1-2, табл. IX, фиг. 1, 2;

Афанасьева, 2004, с. 245-246, рис. 22; табл. Х, фиг. 2-3; Voichyshyn, 2006с, р. 30-31, pl. 2, fig. 1A, B; 2011, p. 145-147, fig. 85А-G.

Лектотип – SMNH ВР.990 (ГПМ № 17311), ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны; с. Городница, Городенковский р-н (Подолия), Ивано-Франковская область, Украина; иваневский горизонт или устечковская свита днестровской серии, нижний – средний жедин (лохков), нижний девон (на этикетке В. Зыха: O-R.I, Horodnica WI: из Афанасьева, Войчишин, 1991).

Материал. Кроме лектотипа, экземпляры из коллекции Государственного музея естественной истории (ранее, Государственного природоведческого музея), Львов: ГПМ № 17310, ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны; № 17411, часть отпечатка щита с дорсальной стороны; возможно № 17305, № 17317; с. Городница, с. Островец, Подолия, Украина. Возможно, хранящийся в Музее Земли (Варшава) экз. № VIII Vp-198, часть ядра щита с дорсальной стороны; с. Устечко, Подолия, Украина. Иваневский горизонт – устечковская свита днестровской серии, лохков - прагиен, нижний девон.

Диагноз. Относительно крупный *Pattenaspis*: длина щита – около 5 см, ширина – около 6 см. Головотуловищный щит умеренной ширины (L/S – около 0,8; S/A - около 4,5). Максимальная ширина щита находится на уровне половины длины рогов. Препинеальное расстояние – средней длины, постпинеальное – короткое (B/A = C/A - около 1,8). Передняя часть щита узкая, образует ростральный угол. Рога относительно длинные и широкие в своих проксимальных частях, направлены латеро-каудально, их дистальные части
слегка изогнуты к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая относительно широкая (Si/A - 2)и короткая. Дорсальный гребень относительно высокий, наклонен кзади. Назогипофизное отверстие длинное, бобовидное, размеры назального и гипофизного отверстия приблизительно равны. Орбиты овальные, крупные (L/Ol - около 8; Ol/A – 0,5; Os/A – 0,33). Пинеальная пластинка узкая. Дорсальное поле длинное (L/Ld - около 4) и узкое (Ld/Sd - около 2,4), овальной формы. Латеральные поля длинные (G/A - около 4), неширокие (Sl/A - около 0,4), спереди слегка сужаются, закруглены на концах.

Распространение. С. Городница, с. Островец (Zych: Ostrowczyk, Балабай: Острівчик), по данным Балабая (Балабай, 1962): с. Устечко, с. Свитанок (бывш. Риздвяны, Балабай: Різдвяний), устье р. Джуринки, Подолия, Украина; иваневский горизонт – устечковская свита днестровской серии, лохков, нижний девон (Афанасьева, Войчишин, 1991); по данным Войчишина (Voichyshyn, 2011): также с. Нагиряны, с. Хмелева; лохков — прагиен (иваневский горизонт тиверской формации — нижняя часть хмелевского горизонта днестровской формации).

Семейство Parameteoraspididae Afanassieva, 1991

Диагноз. Остеостраки средних - крупных размеров. Головотуловищный щит умеренно длинный (С/А - более 2) и очень широкий (S/A - >4), полукруглой формы. Рога длинные, обычно направлены латерокаудально. Дорсальное поле широкое (Ld/Sd - <2).

Состав. Parameteoraspis (Janvier, 1981).

Род Parameteoraspis (Janvier, 1981)

Cephalaspis: Stensiö, 1927 (pars); Wängsjö, 1952, p. 243-252 (pars).

Meteoraspis: Janvier, 1981a, p. 119; 1985b, p. 200.

Parameteoraspis: Blieck, Goujet, Janvier, 1987, p. 201; Афанасьева, 1991, с. 79-80; 2004, с. 246, Voichyshyn, 2011, p. 144.

Типовой вид – *Cephalaspis gigas* Wängsjö, 1952.

Диагноз. Остеостраки от мелких до крупных размеров: длина головотуловищного щита 4-20 см. Ширина щита намного превышает его длину. Ростральный край обычно широко закруглен. Рога длинные и широкие проксимально. Интерзональная составляющая неширокая. Орбиты расположены немного ближе к ростральному краю щита, чем к заднему. Пинеальная пластинка не развита. Латеральные поля очень длинные, распространяются на поверхность рогов почти до их задних краев. Поверхность щита обычно гладкая, реже - покрыта мелкими бугорками.

Видовой состав. *P. gigas* (Wängsjö, 1952), *P. oblonga* (Stensiö,1927), *P. lata* (Stensiö,1927), *P. laticornis* (Stensiö,1927), *P. lanternaria* (Wängsjö, 1952), *P. moythomasi* (Wängsjö, 1952), *P. semicircularis* (Wängsjö, 1952), *P. menoides* (Wängsjö, 1952), *P. caroli* (Wängsjö, 1952), *P. oberon* (Janvier, 1985b), *P. dobrovlensis* Afanassieva, 1991, а также, возможно, по данным Жанвье (Janvier, 1985b), *Parameteoraspis* sp. 1, *P. sp. 2, P. sp. 3* и *P. sp. 4*.

Распространение. Шпицберген, Норвегия; Подолия, Украина; лохков - прагиен, нижний девон.

Parameteoraspis dobrovlensis Afanassieva, 1991

Рис. 30; табл. XXVIII, фиг. 4-5

Parameteoraspis dobrovlensis: Афанасьева, 1991, с. 80-82, рис. 126, табл. XV, фиг. 2, 3; 2004, с. 246-247, рис. 23; табл. Х, фиг. 4, 5; Voichyshyn, 2011, р. 144.

Голотип - LIG (ЛитНИГРИ), № 5-538, дорсальная часть ядра с фрагментами экзоскелета; окрестности с. Добровляны, Тернопольская область, Подолия, Украина; вероятно, иваневский горизонт (см. Замечания), лохков, нижний девон (Афанасьева, 1991, рис. 126, табл. XV, фиг. 2, 3).

Материал. Голотип.

Диагноз. *Parameteoraspis* небольших размеров: длина щита - 4,5 см, ширина - около 8 см. Головотуловищный щит очень широкий (L/S - 0,56; S/A - около 6). Максимальная ширина щита находится на уровне задних концов рогов. Препинеальная часть щита средней длины (B/A - 1,5), постпинеальная - короткая (C/A - 1,95). Ростральный край щита широко закруглен. Рога широкие в своих проксимальных частях, направлены латерокаудально, в дистальных частях слегка изогнуты к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая узкая (Si/A - около 1,3). Дорсомедиальный гребень присутствует, низкий. Орбиты овальные, умеренной величины (Ol/A - 0,4; Os/A - 0,3), не сближены (Omin/A - 0,4). Дорсальное поле относительно длинное (L/Ld - 3,7; Ld/A - 0,9) и узкое (Ld/Sd - 2,7; Sd/A - 0,34). Латеральные поля очень длинные (G/A - около 3,3), умеренной ширины (Sl/A - около 0,4). Строение экзоскелета не известно.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит очень широкий, уплощенный (высота щита у голотипа — 5-6 мм). Ростральный край щита широко закруглен, переходит

в выпуклые боковые края. Рога широкие в проксимальных частях, расходятся в латерокаудальном направлении, их дистальные части слегка изгибаются к медиальной оси тела. Интерзональная часть узкая (около 17 мм). Форма ее заднебокового края известна лишь предположительно. Заднебоковые углы интерзональной составляющей, по-видимому, слабо выражены, медиальный выступ хорошо развит, длинный и широкий. Дорсомедиальный гребень низкий, начинается за дорсальным полем.

Назогипофизная ямка неглубокая, треугольной формы, удалена от рострального края приблизительно на 15 мм. Форма назогипофизного отверстия неизвестна.

Орбиты умеренной величины (длина — 5,5 мм, ширина — 4 мм), расположены на расстоянии 5,3 мм друг от друга.

Дорсальное поле относительно длинное и узкое (длина — около 12 мм, ширина — около 5 мм). Его передний край вогнут, задний край образует выступ. Отверстия эндолимфатических протоков на голотипе не сохранились.

Латеральные поля очень длинные (около 4,5 см), неширокие (их форма определена предположительно по положению и разветвлениям подходящих к ним каналов). По-видимому, как и у других видов рода *Parameteoaspis*, поля приострены на концах, распространяющихся на рога, и закруглены спереди. Расположены очень близко к краям щита.

Сохранность голотипа не позволяет ничего сказать о строении экзоскелета.

Внутреннее строение. На поверхности ядра голотипа хорошо сохранились следы парных каналов, подходивших к латеральным полям. Это позволило реконструировать их положение у *Parameteoaspis dobrovlensis* (см. рис. 30). У этого вида, как и у исследованного в этом отношении *P. oblonga* (Wängsjö, 1952), к латеральным полям подходит 5 пар крупных каналов. Первый канал (sel₁) огибает латеральную орбиту и разветвляется у ее передней части, образуя два независимых канала, подходящих к передней части каждого поля. Остальные каналы (sel₂ – sel₅) разветвляются лишь у самого поля. Каналы sel₂, sel₃ и sel₄ связаны со средней частью полей, sel₅ — с их задней частью, распространяющейся на рога. Дистальные отделы каналов sel₄ и sel₅ образуют несколько относительно толстых разветвлений, довольно большой протяженности, и лишь затем образуют многочисленные тонкие канальцы, характерные для других пар каналов, подходящих к латеральным полям. В отличие от *P. oblonga*, у *P. dobrovlensis* не наблюдается четкого подразделения каналов на группы sel₂+sel₃ и sel₄ +sel₅ в их дистальных отделах; проксимальные отделы не сохранились,

что не позволяет провести такое сравнение для этих отделов каналов.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Отложения в окрестностях с. Добровляны отнесены Г.Н. Бровковым к переходному горизонту, соответствующему по В.В. Нарбутасу в основном иваневскому горизонту (Бровков, 1954; Нарбутас, 1984), по данным Войчишина (Voichyshyn, 2011): Добровляны; иваневский горизонт, тиверская формация, лохков.

Order ?Cephalaspidiformes

Семейство incertae sedis

Род Meelaidaspis Märss, Afanassieva, Blom, 2014

Meelaidaspis: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 137.

Типовой вид – Meelaidaspis gennadii Märss, Afanassieva, Blom, 2014.

Диагноз (по Мярсс, Афанасьевой, Блому: Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Как у типового вида.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; венлок, нижний силур.

Замечение. Род *Meelaidaspis* с типовым видом *M. gennadii* учрежден по изолированному мелкому фрагменту экзоскелета (чешуе).

Meelaidaspis gennadii Märss, Afanassieva, Blom, 2014

Табл. XXV, фиг. 1-11

Meelaidaspis gennadii: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 137-142, fig. 43-45.

Голотип — GIT 502-511, чешуя; местонахождение Elda Cliff, о. Сааремаа, Эстония; кууснымеские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур.

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип, а также более чем 25 фрагментов головных щитов и чешуи, хранятся в Институте геологии Таллинского технического университета; местонахождения Elda Cliff, Viita trench, о. Сааремаа, Эстония; вийтаские - кууснымеские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур.

Диагноз (по Мярсс, Афанасьевой, Блому: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, с. 137). Относительно крупные элементы экзоскелета со скульптурой из плотно упакованных

неориентированных бугорков или валиков различного размера, leaf-видные, уплощенные и гладкие бугорки размещены между serrated бугорками и валиками с тонкоребристой поверхностью. Экзоскелет консолидированный, на некоторых элементах наблюдается очень слабая тессерированность. Экзоскелет состоит из трех слоев, поверхностный слой развит в бугорках и валиках, в среднем слое имеются поровые поля и развитое сосудистое сплетение, базальный слой хорошо развит.

Распространение. Местонахождения Elda Cliff, Viita trench, о. Сааремаа, Эстония; вийтаские - кууснымеские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний гомериан, верхний венлок, нижний силур.

Замечание. Следует отметить особое строение супраоральной пластины (экземпляр GIT 502-527), отнесенной нами к экзоскелету этого вида и рода (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 44A, B). В отличие от таковой у некоторых исследованных в этом отношении представителей Tremataspiformes, у *Meelaidaspis gennadii* данная пластина представляет собой изолированную от головотуловищного щита структуру. Для нее характерна скульптура из треугольных бугорков и заостренных уплощенных краевых валиков по наружному краю. На основании присутствия указанных признаков и выявленных отличий от трематаспидиформных остеостраков сделано предположение о том, что данный таксон может принадлежить к цефаласпидиформным остеостракам (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Род Ohesaareaspis Märss, Afanassieva, Blom, 2014

Ohesaareaspis: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 142.

Типовой вид – O. ponticulata Märss, Afanassieva, Blom, 2014

Диагноз (по Мярсс, Афанасьевой, Блому: Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Как у типового вида.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. О. Сааремаа, о. Рухну, Эстония; каугатумаский и охесаареский горизонты, пржидолий, верхний силур.

Замечение. Род *Ohesaareaspis* с типовым видом *O. ponticulata* учрежден по изолированному мелкому фрагменту экзоскелета (чешуе).

Ohesaareaspis ponticulata Märss, Afanassieva, Blom, 2014

Табл. XXVI, фиг. 1-11

Ohesaareaspis ponticulata: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, p. 142, fig. 46, 47A-F.

Голотип — GIT 232-34, чешуя; местонахождение Ohesaare Cliff, слой 3-VIII, о. Сааремаа, Эстония; охесаареский горизонт, пржидолий, верхний силур (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 46J).

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип, а также около 20 фрагментов головных щитов и целых чешуй, хранятся в Институте геологии Таллинского технического университета; местонахождение Ohesaare Cliff, скважина Ruhnu-500, глубина 157,15-176,4 м; о. Сааремаа, о. Рухну, Эстония; каугатумаский и охесаареский горизонты, пржидолий, верхний силур.

Диагноз (по Мярсс, Афанасьевой, Блому: Märss, Afanassieva, Blom, 2014, с. 142). Экзоскелет покрыт утолщенными (robust), относительно высокими и широкими удлиненными бугорками и короткими валиками; передняя часть бугорков и валиков гладко закруглена, задняя — заострена; валики горизонтальные или слегка приподнимаются кзади, бугорки и валики часто соединены короткими мостиками. Экзоскелет сильно развит, характеризуется значительной толщиной, сложен тремя слоями. В среднем слое бугорков, валиков и базальной пластины хорошо развиты сосудистые сплетения.

Распространение. Местонахождение Ohesaare Cliff, скважина Ruhnu-500, о. Сааремаа, о. Рухну, Эстония; каугатумаский и охесаареский горизонты, пржидолий, верхний силур.

Замечания. Отнесен со знаком вопроса к отряду Cephalaspidiformes на основании того, что по типу строения экзоскелет *Ohesaareaspis ponticulata* сходен с таковым остеострака, определенного Эрвигом как *Cephalaspis* sp. из отложений серии Red Bay Шпицбергена (Ørvig, 1951, fig. 11B). Характерной особенностью *O. ponticulata* является значительное развитие сосудистых сплетений в среднем слое скульптурных элементов и базальной пластины в исследованных фрагментах экзоскелета. В этой связи следует также отметить строение фрагмента экзоскелета GIT 502-53 (Märss, Afanassieva, Blom, 2014, fig. 47G, H) сходного с *O. ponticulata* типом скульптуры, однако четко отличающегося от него гистологически, прежде всего более плотной тканью скульптурных элементов (бугорков/валиков). Следует отметить, что указанный образец происходит из более древних отложений (химмистеские слои паадлаского горизонта). Эти данные позволяют, с нашей точки зрения, на данном этапе исследований определить его как остеострака неопределенной родовой и видовой принадлежности (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Отряд Benneviaspidiformes

Диагноз. Головотуловищный щит короткий - средней длины. Вентральная сторона щита уплощена. Имеются грудные плавники. Рога обычно хорошо развиты. Латеральные поля представлены одной - двумя парами, длинные, часто расширены в задней части, иногда заходят на поверхность интерзональной составляющей щита. Количество каналов, подходящих к латеральным полям - 5 пар. Экзоскелет хорошо развит. Щит гладкий или покрыт разноразмерными бугорками (обычно средних - крупных размеров).

Состав. Два подотряда: Benneviaspidoidei и Scolenaspidoidei.

Распространение. Россия, Украина, Норвегия, Великобритания; нижний девон.

Подотряд Benneviaspidoidei

Диагноз. Инфраорбитальная линия сенсорной системы (ifc) проходит латеральнее орбит, не огибая их, и расходится от медиальной оси тела к латеральным полям. Первая пара каналов, подходящих к латеральным полям (sel₁), дихотомически ветвится на половине пути от орбиты к латеральному полю или рядом с латеральным полем. Пинеальная пластинка обычно отсутствует. Головотуловищный щит консолидированный, сильно уплощен дорсовентрально. Рога не утолщены. Дорсомедиальный гребень не развит. Гипофизная часть назогипофизного отверстия равна по величине назальной. Латеральные поля различной формы, часто заходят на поверхность интерзональной составляющей щита. Оралобранхиальная камера ортобранхиатного типа. Поверхность щита без бугорков.

Состав. Benneviaspididae Denison, 1951; Boreaspididae Stensiö, 1958; Hoelaspididae Stensiö, 1958.

Семейство Benneviaspididae Denison, 1951

Типовой род – Benneviaspis Stensiö, 1927.

Диагноз. Остеостраки от мелких до крупных размеров. Головотуловищный щит относительно короткий (С/А - менее 2), обычно очень широкий (S/A - 4,5-9). Передний край щита без рострума. Рога обычно хорошо развиты, редко - отсутствуют. Дорсальное поле широкое (Ld/Sd - около 1). Латеральные поля распространяются на поверхность рогов. Перихондральное окостенение эндоскелета развито несильно (по сравнению с Boreaspididae). Состав. *Benneviaspis* Stensiö, 1927, *Citharaspis* Afanassieva, 1989, возможно, также "*Benneviaspis*" lankesteri Stensiö, 1932 и "*Benneviaspis*" anglica Stensiö, 1932, "*Benneviaspis*" platessa Wängsjö, 1952 и "*Benneviaspis*" sp. 1 Wängsjö, 1952 (см. Замечания).

Замечания. Название рода для указанных видов поставлено в кавычки согласно Жанвье (Janvier, 1985b), не включающего эти виды в род *Benneviaspis* прежде всего из-за характерного для них более узкого дорсального поля.

Род Benneviaspis Stensiö, 1927

Benneviaspis: Stensiö, 1927, p. 289 (pars); 1932, p. 152-153 (pars); Wängsjö, 1952, p. 446-447 (pars); Janvier, 1985b, p. 158 (pars); Афанасьева, 1989, с. 52; 1991, с. 83; 2004, с. 247-248; Voichyshyn, 2011, p. 147.

Типовой вид - Benneviaspis holtedahli Stensiö, 1927.

Диагноз. Остеостраки от мелких до крупных размеров: длина головотуловищного щита 3-13 см. Ширина щита значительно превышает его длину. Ростральный край щита очень широко закруглен, иногда спрямлен. Рога хорошо развиты, расходятся в латеральном или в латерокаудальном направлении. Интерзональная составляющая щита относительно широкая. Дорсальное поле и латеральные поля хорошо развиты. Дорсальное поле широкое, трехлопастное. Латеральные поля распространяются на проксимальные части рогов и образуют заднемедиальный выступ или заднемедиальную лопасть, заходящую на поверхность интерзональной составляющей. Поверхность щита гладкая, пронизана большим количеством пор. Головотуловищный щит консолидированный. В экзоскелете представлены все три слоя, однако они неравномерно развиты. Толщина поверхностного слоя незначительна. В среднем слое развита система полигональных каналов, полигоны мелкого размера. В интерзональной части щита у некоторых видов могут быть развиты радиальные каналы. Экзоскелет может достигать значительной толщины за счет развития базального слоя.

Видовой состав. *B. holtedahli* Stensiö, 1927, *B. maxima* Wängsjö, 1952, *B. whitei* Belles-Isles et Janvier, 1984, *B. zychi* Afanassieva, 1989, *B. talimaae* Afanassieva, 1990, *B. urvantsevi* Mark-Kurik et Janvier, 1995, а также, возможно, *B. loevgreeni* Wängsjö, 1952 и *B. grandis* Wängsjö, 1952.

Распространение. Шпицберген, Норвегия; Подолия, Украина; архипелаг Северная Земля, Россия; лохков-прагиен, нижний девон.

Замечания. *В. loevgreeni* и *В. grandis* включены в состав рода условно, так как они отличаются от других видов рода *Benneviaspis* рядом существенных диагностических признаков: первый имеет относительно более крупные орбиты, узкие рога и вогнутые боковые края

щита, второй - широко расставленные орбиты, размещенные ближе к переднему краю щита. Кроме того, орбиты у *B. loevgreeni* и *B. grandis* расположены кпереди от уровня пинеального отверстия, тогда как у других видов рода *Benneviaspis* уровни пинеального отверстия и середины длины орбит приблизительно совпадают.

Помимо перечисленных выше видов, в состав рода до недавнего времени (Janvier, 1985b) включали ряд форм: английские виды "B." lankesteri и "B." anglica Stensiö, 1927, а также "B." longicornis Wängsjö, 1937, "B." platessa, "Benneviaspis" sp. 1 и "B." sp. 2 Wängsjö, 1952. Все названные формы отличаются от включенных в состав рода форм узким и овальным дорсальным полем. Кроме того, "B." longicornis отличается слаборазвитыми в задней части латеральными полями, английские виды - наличием радиальных каналов в среднем слое экзоскелета центральной части головотуловищного щита, "B." lankesteri - наличием независимой пинеальной пластинки. Сохранность экземпляра, определенного Венгше (Wängsjö, 1952) как Benneviaspis sp. 2, не позволяет отнести его к той или иной подгруппе бенневиаспид.

Benneviaspis whitei Belles-Isles et Janvier, 1984

Рис. 31

Benneviaspis whitei: Belles-Isles, Janvier, 1984, p. 199-200, fig. 1, pl. 27: 1; Афанасьева, 1991, с. 86-87; 2004, с. 248-249, рис. 24; Voichyshyn, 2011, p. 147-148, fig. 86А.

Голотип–NHRM, No C2, дорсальная сторона щита; с. Устечко, Подолия, Украина; песчаники Babin ("Олд Ред"), верхний лохков, нижний девон (Belles-Isles, Janvier, 1984, pl. 27: 1, fig. 1). Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. При составлении диагноза использованы фотографии и рисунки голотипа (Belles-Isles, Janvier, 1984).

Диагноз. *Benneviaspis* мелких - средних размеров: длина щита - 3,6 см, ширина - 9,6 см. Головотуловищный щит чрезвычайно широкий (L/S - 0,38; S/A - 8,9). Максимальная ширина щита находится на уровне задних концов рогов. Препинеальная часть щита - длинная (B/A - 1,9), постпинеальная - очень короткая (C/A - 1,5). Ростральный край щита спрямлен. Рога хорошо развиты, расходятся далеко в стороны, не изогнуты к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая широкая (Si/A- 3,2). Назогипофизное отверстие бобовидное, находится на значительном расстоянии от переднего края щита (Q/A - 1,5). Орбиты овальные, малого размера (Ol/A - 0,34; Os/A - 0,24), находятся на умеренном расстоянии

друг от друга (Omin/A - 0,4). Форма и величина дорсального и латеральных полей известны лишь предположительно. Дорсальное поле длинное и широкое. Расположение отверстий эндолимфатических протоков неизвестно. Латеральные поля очень длинные, образуют сильно развитые заднемедиальные лопасти, заходящие на поверхность интерзональной составляющей.

Распространение. Типовое местонахождение; возможно, устечковская свита днестровской серии, верхний лохков, нижний девон. По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011): Устечко; нижняя часть хмелевской свиты, днестровская серия, нижний прагиен.

Benneviaspis zychi Afanassieva, 1989

Рис. 32; табл. ХХІХ, фиг. 1-3

Benneviaspis zychi: Афанасьева, 1989, с. 53-64; 1991, с. 85-86, рис. 13 а, табл. XVI; 2004, с. 249, рис. 25; табл. XI, фиг. 1-3; Voichyshyn, 2011, р. 148.

Голотип – ПИН, № 3692/88а, б, ядро и противоотпечаток дорсальной стороны щита; правый берег р. Стрыпы, села Киданов и Сапова, граница между Бучачским и Теребовлянским районами, Тернопольская область, Украина; слои с *Althaspis elongata*, хмелевская свита днестровской серии, нижний прагиен, нижний девон (Афанасьева, 1989); по данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) стрыпская свита днестровской серии, прагиен.

Материал. Кроме голотипа, часть ядра с фрагментами экзоскелета ПИН, № 3592/92, вентральная часть ядра с фрагментами эндоскелета ПИН, № 3592/91; правый берег р. Стрыпа, села Киданов и Сапова, Подолия, Украина; стрыпская свита (по: Voichyshyn, 2011) днестровской серии, прагиен, нижний девон.

Диагноз. *Веппеviaspis* средних размеров: длина щита около 7 см, ширина около 12,5 см. Головотуловищный щит очень широкий (L/S - 0,54; S/A - 6,3). Максимальная ширина щита находится на уровне задних концов рогов. Препинеальная часть щита длинная (B/A - 1, 9), постпинеальная очень короткая (C/A - 1,5). Ростральный край щита плавно закруглен, без спрямления. Рога хорошо развиты, умеренной длины (M/A - 0,7), изогнуты к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая средней ширины (Si/A - 2,6). Назогипофизное отверстие бобовидное, находится на значительном расстоянии от переднего края щита (Q/A - 1,5). Орбиты овальные, средней величины (Ol/A - 0,4; Os/A - 0,25), находятся на небольшом расстоянии друг от друга (Omin/A - 0,3). Дорсальное поле очень длинное (L/Ld - 2,8; Ld/A - 1,2) и очень широкое (Ld/Sd - 0,8; Sd/A - 1,45), имеет хорошо выраженную трехлопастную

форму. Отверстия эндолимфатических протоков расположены на его задней границе на значительном расстоянии друг от друга ((d1-d2)/A = 0,5; где d1 и d2 расстояние между эндолимфатическими отверстиями). Латеральные поля очень длинные(G/A - 5), широкие, заходят в проксимальные части рогов, образуют очень длинные заднемедиальные лопасти, распространяющиеся на поверхность интерзональной составляющей и доходящие почти до ее заднебоковых углов. Поверхность щита сглажена и пронизана большим количеством крупных пор так, что на его поверхности образуется сетевидная структура, обычно покрывающая весь щит.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит очень широкий, сильно уплощен (высота щита у голотипа — около 1,5 см). Ростральный край очень широко закруглен, постепенно переходит в выпуклые боковые края. Рога неширокие, направлены латерокаудально, изгибаются к медиальной оси тела. Интерзональная часть умеренной ширины (около 5 см), заднебоковые углы четко выражены, распространяются кзади почти до уровня ее медиального угла. Задний край щита между заднебоковым и медиальным углами образуют вогнутую линию, причм ее максимальная кривизна сдвинута к заднебоковому углу.

Назогипофизная ямка довольно широкая, неглубокая, треугольной формы, удалена от рострального края щита на большое расстояние (около 3 см). Назогипофизное отверстие узкое, бобовидное, величина его гипофизарной части приблизительно равна величине назальной. Гипофизарная часть расположена в более углубленной части ямки, назальная часть — на небольшом возвышении с пологими стенками.

Орбиты овальные, умеренной величины (длина около 7,5 мм, ширина — 5 мм), расположены на расстоянии 6 мм друг от друга. Пинеальное отверстие крупное (его диаметр составляет 1,5-2 мм).

Дорсальное поле очень большое (длина — 24 мм, ширина — 29 мм), сложной трехлопастной формы (Афанасьева, 1991, табл. XVII). Его передний край огибает задние части орбит и пинеальное отверстие, задний край образует изгибы внутрь поля, где располагается пара отверстий эндолимфатических протоков. Расстояние между отверстиями — 9,5 мм.

Латеральные поля сложной формы, образуют длинную заднемедиальную лопасть, распространяющуюся на поверхность интерзональной составляющей, чрезвычайно длинные (суммарная длина обоих «колен» одного поля около 10 см), широкие (ширина передней части поля 9 мм, заднемедиальной лопасти — 7 мм, максимальная ширина поля

в основании рогов около 20 мм). Латеральные поля закруглены на концах, значительно продвинуты в ростральную часть щита (расстояние между их передними концами около 11 мм) и на поверхность рогов, где образуют приостренный выступ. Расположены очень близко к краям щита.

Внутреннее строение. На ядре и противоотпечатке голотипа сохранились следы каналов некоторых нервов, а также многочисленных кровеносных сосудов (Афанасьева, 1991, табл. XVI), что позволяет реконструировать положение крупных каналов, подходивших к дорсальному и латеральным полям (см. рис.13, а). У *В. zychi* к передней части латеральных полей подходило три пары каналов, четвертая пара иннервировала изгиб поля и часть его заднемедиальной лопасти, пятая — эту лопасть. Такое расположение каналов несколько отличается от их положения у *В. whitei*, где к заднемедиальной лопасти поля подходила только пятая пара каналов (Belles-Isles, Janvier, 1984, фиг. Ia).

К дорсальному полю подходило большое количество сильно разветвляющихся коротких каналов, как и у других видов этого рода, имеющих крупное дорсальное поле.

Распространение. Села Киданов и Сапова, Подолия, Украина; стрыпская свита (по: Voichyshyn, 2011) днестровской серии, прагиен, нижний девон.

Benneviaspis talimaae Afanassieva, 1990

Рис. 33; табл. XXIX, фиг. 4

Benneviaspis talimaae: Афанасьева, 1990, с. 128-131; 1991, с. 87-89, рис. 14; табл. XVII, фиг. 1; 2004, с. 249-250, рис. 26; табл. XI, фиг. 4; Voichyshyn, 2011, р. 148.

Голотип - LIG (ЛитНИГРИ), № 5-711, передняя часть ядра головотуловищного щита с дорсальной стороны; карьер к югу от с. Городница на левом берегу Днестра, верхняя часть обнажения, Городенковский район, Ивано-Франковская область, Подолия, Украина; верхняя часть устечковской свиты днестровской серии, средний диттон (верхний лохков), нижний девон (Афанасьева, 1990).

Материал. Голотип.

Диагноз. *Benneviaspis* мелких размеров: длина головотуловищного щита около 2,5 см, длина препинеальной части щита 1,5 см (B/Omin - около 4,5). Максимальная ширина щита находится, по-видимому, на уровне концов рогов. Ростральный край щита образует очень небольшие ростральный и латеральные углы. Боковые края щита между латеральными углами и рогами образуют четкую вогнутую линию. Рога в проксимальных

частях направлены латерально, в дистальных частях не сохранились. Интерзональная составляющая, по-видимому, широкая. Назогипофизное отверстие слегка бобовидной формы, находится на значительном расстоянии (около 1 см) от переднего края щита. Орбиты почти круглые, умеренной величины (B/Ol - около 5). Независимая пинеальная пластинка отсутствует, между орбитами имеется узкая бороздка. Латеральные поля в передней части хорошо развиты, далеко продвинуты в ростральную часть щита.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит широкий, уплощенный (высота щита на уровне орбит у голотипа составляет 0,4 см). Центральная часть рострального края щита почти округлой формы, ростральный и латеральные углы выражены слабо. Боковые края щита между латеральными углами и рогами четко вогнуты. Рога, по-видимому, хорошо развиты, в проксимальных частях направлены латерально, их дистальные части не сохранились. Интерзональная составляющая щита не сохранилась, однако ее приблизительные размеры и форма могут быть восстановлены по отпечатку вентральной стороны щита. Интерзональная составляющая широкая (около 2 см), по-видимому, с хорошо выраженными заднебоковыми углами.

Назогипофизная ямка хорошо выражена, треугольной формы, находится на расстоянии 1,1 см от переднего края щита. Назогипофизное отверстие длинное (около 2,2 см), узкое, величина его гипофизарной части приблизительно равна величине назальной. Гипофизная часть отверстия расположена в более углубленной части ямки, назальная часть — на небольшом возвышении с пологими стенками.

Орбиты округлые, умеренной величины (около 3 мм), расположены на расстоянии 3,5 мм друг от друга, продольные оси орбит параллельны медиальной оси тела. Пинеальное отверстие крупное (его диаметр составляет около 1 мм), круглой формы, расположено на уровне середины длины орбит.

Латеральные поля полностью не сохранились, в передней части хорошо развиты (их ширина — около 0,4 см).

Экзоскелет практически не сохранился, ничего нельзя сказать о наличии радиальных каналов в среднем слое. На левой стороне ядра представлены остатки эндоскелета: прослеживается расположение подходящих к латеральным полям каналов sel₁, sel₂, sel₃ и часть канала sel₄. Их дистальные части многократно ветвятся в относительно широких латеральных полях. Канал sel₁ разделяется на две ветви недалеко от передней части латерального поля.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Относительно мелкими размерами и некоторыми чертами строения (наличие небольших рострального и латеральных углов, вогнутые боковые части щита) *B. talimaae* несколько напоминает "*B.*" longicornis и английские виды "*B.*" lankesteri (наличие пинеальной борозды) и "*B.*" anglica - относительно ранних бенневиаспид, в настоящее время не включаемых в состав рода *Benneviaspis*. Однако он четко отличается от них более развитой препинеальной частью щита и развитыми (более широкими и ближе расположенными друг к другу) передними частями латеральных полей, чем сходен с *B. holtedahli* и некоторыми другими более поздними бенневиасписами (*B. maxima, B. zychi*). Распространение. Городница, возможно устечковская свита или нижняя часть хмелевской

Benneviaspis urvantsevi Mark-Kurik et Janvier, 1995

свиты, днестровская формация, возможно верхний лохков, нижний девон.

Рис. 34

Benneviaspis urvantsevi: Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 459-460, fig. 8A, 13; Афанасьева, 2004, c. 250, рис 27.

Голотип – GI, Pi 1285, неполный головной щит (экзоскелет); местонахождение к северу от ледника Альбанова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; обнажение 41, нижняя часть спокойнинской свиты, прагиен, нижний девон (Mark-Kurik, Janvier, 1995, fig. 8A, 13).

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип хранится в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье: Mark-Kurik, Janvier, 1995, с. 459). Умеренно крупный вид рода *Benneviaspis* с коротким головным щитом и сильно расходящимися корнуальными отростками. Латеральные поля распространяются на абдоминальный отдел щита.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род Citharaspis Afanassieva, 1989

Benneviaspis: Belles-Isles, Janvier, 1984, p. 197 (pars).

Citharaspis: Афанасьева, 1989, с. 54; 1991, с. 89; 2004, с. 250; Voichyshyn, 2011, р. 148-149.

Типовой вид - Benneviaspis polonica Belles-Isles et Janvier, 1984.

Диагноз. Остеостраки мелких - средних размеров: длина головотуловищного щита

около 5 см. Ширина щита несколько превышает его длину. Ростральный край широко закруглен. Рога не развиты, щит образует более или менее выраженные боковые углы. Интерзональная составляющая средней ширины. Дорсальное и латеральные поля хорошо развиты, относительно широкие. Латеральные поля образуют заднемедиальные выступы. Поверхность щита гладкая.

Видовой состав. *С. polonica* (Belles-Isles et Janvier, 1984), *С. junia* Afanassieva, 1989 и, возможно, *С. salopiensis* (White, 1961).

Распространение. Подолия, Украина; возможно, Великобритания; (возможно, верхний лохков – нижний прагиен, нижний девон.

Citharaspis polonica (Belles-Isles et Janvier, 1984)

Рис. 35

Benneviaspis polonica: Belles-Isles, Janvier, 1984, p. 200-202, pl. 27: 1; fig. 2.

Citharaspis polonica: Афанасьева, 1991, с. 89-90; 2004, с. 251, рис. 28; Voichyshyn, 2011, р. 149-150.

Голотип – NHRM, No C3a, ядро с дорсальной стороны; г. Бучач, Бучачский район, Тернопольская область, Подолия, Украина; песчаники Babin ("Олд Ред" III ?), верхний жедин (верхний прагиен), нижний девон, по данным Бель-Иля и Жанвье (Belles-Isles, Janvier, 1984, pl. 27: 2; fig. 2).

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. При составлении диагноза использованы рисунки и фотографии голотипа (Belles-Isles, Janvier, 1984).

Диагноз. *Citharaspis* мелких - средних размеров: длина щита – около 4 см, ширина - 6 см. Головотуловищный щит относительно широкий (L/S - 0,66; S/A - 5). Максимальная ширина щита находится на уровне его боковых углов. Боковые углы располагаются приблизительно на уровне пинеального отверстия. Препинеальная часть щита - длинная (B/A - 1,7), постпинеальная - очень короткая (C/A - около 1,6). Форма и положение назогипофизного отверстия не известны. Орбиты овальные, малого размера (Ol/A - 0,2; Os/A - 0,21), находятся на умеренном расстоянии друг от друга (Omin/A - 0,42). Форма и величина дорсального и латеральных полей известны лишь предположительно.

Распространение. Типовое местонахождение; возможно, стрыпская свита днестровской серии, прагиен, нижний девон.

Citharaspis junia Afanassieva, 1989

Рис. 36; табл. ХХХ, фиг. 1

Citharaspis junia: Афанасьева, 1989, с. 55, табл. IV, фиг. 2; Афанасьева, 1991, рис. 136, табл. XVII, фиг. 2, 3; 2004, с.251, рис. 29; табл. XII, фиг. 1; Voichyshyn, 2011, р. 150.

Голотип – ПИН, № 3592/93 а, б, ядро и противоотпечаток дорсальной стороны щита; правый берег р. Стрыпы, села Киданов и Сапова, граница между Бучачским и Теребовлянским районами, Тернопольская область, Подолия, Украина; слои с *Althaspis elongata*, хмелевская свита днестровской серии, нижний прагиен, нижний девон (Афанасьева, 1989, табл. IV, фиг. 2).

Материал. Кроме голотипа, часть ядра с элементами экзо- и эндоскелета экз. ПИН, № 3592/94 из того же местонахождения.

Диагноз. *Citharaspis* средних размеров. Длина щита около 5 см, ширина около 6 см. Головотуловищный щит умеренной ширины (L/S - 0,81; S/A - 4,5). Максимальная ширина щита находится на уровне его боковых углов. Препинеальная часть щита очень длинная (B/A - 2, 1), постпинеальная - очень короткая (C/A - 1, 6). Ростральный край щита широко закруглен. Боковые углы находятся спереди от уровня пинеального отверстия (E/A - 0,6) (см. Замечания). Интерзональная составляющая короткая, средней ширины (Si/A - 2,8). Назогипофизное отверстие щелевидное, короткое. Находится на очень большом расстоянии от переднего края щита (Q/A - 1,7). Орбиты овальные, средней величины (Ol/A - 0,4; Os/A - 0,3), относительно сближены (Omin/A - 0,36). Дорсальное поле длинное (L/Ld - около 3,3; Ld/A - около 1,1), широкое (Ld/Sd - около 0,9; Sd/A - около 1,2). Латеральные поля очень длинные (G/A - около 4),по-видимому, образуют относительно длинные заднемедиальные выступы (лопасти), распространяющиеся на поверхность интерзональной составляющей.

Описание. Форма щита. *Citharaspis* с относительно нешироким щитом. Ростральный край закруглен, боковые края образуют почти прямые линии, расположенные под углом к продольной оси тела. Боковые углы образованы пересечением этих линий и линии рострального края, на их уровне щит имеет максимальную ширину. Задний край щита неширокий (3,6 см). Заднебоковые углы щита хорошо выражены, но не достигают уровня медиального угла. Между заднебоковыми и медиальным углами задний край щита образует вогнутую линию.

Назогипофизная ямка неглубокая, удалена от рострального края щита на значительное

расстояние (2,2 см). Назогипофизное отверстие узкое, щелевидное, расположено на небольшом возвышении, несколько понижающемся спереди.

Орбиты овальные, средней величины (длина около 5 мм, ширина — 4 мм), расположены на расстоянии 4,5 мм друг от друга. Пинеальное отверстие крупное (диаметр 1,5-1,8 мм), круглое.

Форма и размеры дорсального и латеральных полей реконструированы на основании размещения ветвящихся каналов, подходящих к ним. Дорсальное поле, судя по их положению и обилию, относительно длинное и широкое, трехлопастное. Отверстия эндолимфатических протоков, по-видимому, имели расположение, сходное с таковым у *Benneviaspis zychi*. Латеральные поля, исходя из расположения дистальных отделов каналов, длинные, значительно продвинуты в ростральную часть щита и на поверхность интерзональной составляющей.

Замечания. Для *Citharaspis* Е обозначает расстояние между пинеальным отверстием и линией, соединяющей боковые углы.

Распространение. Типовое местонахождение.

Семейство incertae sedis

Род Tauraspis Mark-Kurik et Janvier, 1995

Tauraspis: Mark-Kurik, Janvier, 1995, р. 451; Афанасьева, 2004, с. 251.

Типовой вид – Tauraspis rara Mark-Kurik et Janvier, 1995.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье: Mark-Kurik, Janvier, 1995, с. 451). Такой же как для типового вида.

Видовой состав. Род монотипический.

Распространение. Архипелаг Северная Земля, Россия; прагиен, нижний девон.

Tauraspis rara Mark-Kurik et Janvier, 1995

Рис. 37

Tauraspis rara: Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 451-457, fig. 2-6; Афанасьева, 2004, с. 251-252, рис. 30.

Голотип – GI, Pi 1277, головной щит (ядро и противоотпечаток); местонахождение на р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой 3, обнажение 54, нижняя часть спокойнинской свиты, прагиен, нижний девон (Mark-Kurik, Janvier, 1995, fig. 2-6, 2D).

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип и неполно сохранившиеся головные щиты Рі 1274-1276 из типового местонахождения хранятся в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье: Mark-Kurik, Janvier, 1995, с. 451). Представитель бенневиаспидид с длинными, тонкими, сигмоидными переднебоковыми выростами головного щита. Корнуальные отростки короткие, направлены постеролатерально. Абдоминальный отдел дермального покрова щита в своих латеральных и вентральной частях сзади очень длинный, заходит за уровень дермального покрова щита на дорсальной стороне.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род Hapilaspis Mark-Kurik et Janvier, 1995

Hapilaspis: Mark-Kurik, Janvier, 1995, р. 457; Афанасьева, 2004, с. 252.

Типовой вид – Hapilaspis apheles Mark-Kurik et Janvier, 1995.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье: Mark-Kurik, Janvier, 1995). Такой же, как для типового вида.

Видовой состав. Род монотипический.

Распространение. Архипелаг Северная Земля, Россия; прагиен, нижний девон.

Hapilaspis apheles Mark-Kurik et Janvier, 1995

Рис. 38

Hapilaspis apheles : Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 457-458, fig. 8В, 9-10; Афанасьева, 2004, с. 252-253, рис. 31.

Голотип – GI, Pi 1281, неполный головной щит с дорсальной стороны; местонахождение на р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой 3, обнажение 54, нижняя часть спокойнинской свиты, прагиен, нижний девон. (Mark-Kurik, Janvier, 1995, fig. 8B).

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип хранится в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии. Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье: Mark-Kurik, Janvier, 1995, с. 457). Очень мелкий

представитель бенневиаспидид, лишенный корнуальных отростков, у которого высота головного щита увеличивается кзади.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род Severaspis Mark-Kurik et Janvier, 1995

Severaspis: Mark-Kurik, Janvier, 1995, p.458; Афанасьева, 2004, с. 253.

Типовой вид – Severaspis rostralis Mark-Kurik et Janvier, 1995.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье: Mark-Kurik, Janvier, 1995). Такой же, как для типового вида.

Видовой состав. Род монотипический.

Распространение. Архипелаг Северная Земля, Россия; прагиен, нижний девон.

Severaspis rostralis Mark-Kurik et Janvier, 1995

Рис. 39

Severaspis rostralis: Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 458-459, fig. 8C, D, 11-12; Афанасьева, 2004, c. 253, рис. 32.

Голотип – GI, Pi 1278, неполный головной щит с дорсальной стороны; местонахождение на р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой 3, обнажение 54, нижняя часть спокойнинской свиты, прагиен, нижний девон (Mark-Kurik, Janvier, 1995, fig. 8C).

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип хранится в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье: Mark-Kurik, Janvier, 1995, с. 459). Очень мелкая бенневиаспидида с длинным ростральным отростком головного щита и короткими корнуальными отростками, на которые заходят задние части латеральных полей. Орбиты расположены на середине расстояния между основанием рострального отростка и задней вентральной границей щита.

Распространение. Типовое местонахождение.

Подотряд Scolenaspidoidei

Диагноз. Инфраорбитальная линия сенсорной системы (ifc) огибает латерально орбиты и расходится от медиальной оси тела к латеральным полям. Первая пара каналов, подходящих к латеральным полям (sel₁), дихотомически ветвится на половине пути от орбиты к латеральному полю. Пинеальная пластинка обычно имеется. Головотуловищный щит консолидированный, выпуклый дорсально и уплощенный вентрально. Рога утолщенные, обычно неширокие. Дорсомедиальный гребень хорошо развит. Гипофизная часть назогипофизного отверстия обычно превышает по величине назальную. Латеральные поля не заходят на поверхность интерзональной составляющей щита, несколько расширены спереди и сзади. Оралобранхиальная камера олигобранхиатного типа строения. Поверхность щита покрыта бугорками.

Состав. Scolenaspididae Afanassieva, 1991, Zenaspididae Stensiö, 1958, возможно, Superciliaspididae Scott et Wilson, 2014.

Распространение. Европа (Украина, Норвегия, Великобритания), возможно, Северная Америка (Канада); нижний девон.

Семейство Scolenaspididae Afanassieva, 1991

Типовой род - Scolenaspis Jarvik, 1954.

Диагноз. Остеостраки мелких - средних размеров. Головотуловищный щит умеренной длины (С/А - 2-3), широкий (S/A - около 6). Рога различной длины, узкие. Дорсомедиальный гребень обычно высокий, иногда имеет вид шипа. Пинеальная пластинка обычно хорошо развита. Гипофизная часть назогипофизного отверстия равна по величине назальной части или слегка превышает ее. Дорсальное поле обычно небольших размеров (S/Sd - около 9).

Состав. *Scolenaspis* Jarvik, 1954; *Stensiopelta* Denison; 1951, *Zychaspis* Janvier, 1985; *Machairaspis* Janvier, 1985; *Victoraspis* Carlsson et Blom, 2008; *Ukrainaspis* Sansom, 2009; а также, возможно, "*Cephalaspis*" verruculosa Wängsjö, 1952 и "*Cephalaspis*" aarhusi Wängsjö, 1952.

Замечания. "*C*." verruculosa и "*C*." aarhusi включены здесь в состав семейства, поскольку для них характерны указанные в диагнозе признаки. Название рода поставлено в кавычки, поскольку эти виды четко отличаются от других видов рода *Cephalaspis* (и других цефаласпидид) таксономически весомыми признаками (резко выпуклая дорсальная сторона щита, наличие развитого дорсомедиального гребня и другими) и, возможно,

представляют собой самостоятельные роды, с нашей точки зрения, по совокупности признаков принадлежащие к семейству Scolenaspididae.

Род Zychaspis Janvier, 1985

Zychaspis: Janvier, 1985a, p. 315-316; Афанасьева, 1991, с. 96-97; 2004, с. 254; Voichyshyn, Solodkyi, 2004, p. 172-173; Voichyshyn, 2006b, p. 16; 2011, p. 151-152.

Типовой вид - Zychaspis siemiradzkii Janvier, 1985.

Диагноз. Сколенаспидиды средних размеров: длина головотуловищного щита - около 7 см. Ширина щита несколько превышает его длину. Передняя часть щита образует небольшой ростральный выступ. Рога длинные и узкие. Интерзональная составляющая короткая и узкая. Имеется низкий дорсомедиальный гребень. Гипофизная часть назогипофизного отверстия равна по величине назальной части или немного больше ее. Орбиты малого размера. Пинеальная пластинка очень узкая. Дорсальное поле узкое. Латеральные поля длинные, узкие, заходят в проксимальные части рогов, не образуют медиальных выступов. Поверхность щита покрыта мелкими бугорками. Среди них, в центральной и интерзональной частях щита, размещены более крупные и редкие бугорки.

Видовой состав. Кроме типового вида, *Z. granulata* Voichyshyn, 1998, *Z. concinna* Voichyshyn et Solodkyi, 2004, *Z. elegans* (Balabai, 1962), возможно, *Zychaspis* sp. 1 (Voichyshyn, Solodkyi, 2004: fig.4); нижний девон Подолии, Украина.

Замечание. Жанвье (Janvier, 1985а) включил в состав рода также ?*Z. djurinensis* (Balabai, 1962), однако изучение дополнительного материала (коллекция остеостраков SMNH BP, Львов) не подтверждает отнесение этого вида к роду *Zychaspis*. На данной стадии исследований указанный материал определен как "*Cephalaspis*" *djurinensis* (Voichyshyn, 2011).

Распространение. Подолия, Украина; нижний девон.

Zychaspis siemiradzkii Janvier, 1985

Рис. 40; табл. ХХХ, фиг. 2-4

Zychaspis siemiradzkii: Janvier, 1985a, p. 316-317, fig. 5, 6; Афанасьева, 1991, с. 97-98, рис. 16а, табл. XX; 2004, с. 254, рис. 33; табл. XII, фиг. 3-5; Carlsson, Blom, 2008, fig. 3Bh; Voichyshyn, 2011, p. 152, fig. 87C, 88A, 89A.

Zychaspis bucovinensis: Janvier, 1988, р. 358 (по данным Войчишина: Voichyshyn, 2011).

Голотип – ВМ(NH), Р. 17714, дорсальная сторона щита; с. Хомяковка (или Белый Поток),

Подолия, Украина; по данным Жанвье (Janvier, 1985a) "Олд Ред" или, возможно, иваневский горизонт, диттон, нижний девон; по данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) Khomiakivka E, район Chortkiv, Тернопольская область (Подолия), Украина (Janvier, 1985a, fig. 5, 6).

Материал. Фрагменты отпечатков дорсальной стороны щита ПИН, № 3592/98, LIG (ЛитНИГРИ), № 5-597, № 5-716; окрестности сел Хомяковка (или Белый Поток), Городница, Устечко, Червоноград, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии и, возможно, иваневский горизонт, лохков, нижний девон. При составлении диагноза использованы данные по голотипу (Janvier, 1985а).

Диагноз. Длина головотуловищного щита составляет около 7 см, ширина около 9 см. Щит умеренной ширины (L/A - 3,7; S/A - 4,4). Длина щита уступает его ширине (L/S - 0,76). Максимальная ширина щита находится на уровне проксимальных частей рогов. Препинеальная часть щита длинная (B/A - 1,8), постпинеальная - короткая (C/A 1,8). Ростральная часть щита образует короткий неширокий закругленный выступ. Рога несколько расширены в проксимальных частях, быстро сужаются кзади, изогнуты к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая узкая (Si/A - 1,7), короткая. Назогипофизное отверстие узкое, расположено на значительном расстоянии от рострального края (Q/A - 1,6). Орбиты малого размера (Ol/A - 0,3; Os/A - 0,23; L/Ol - 12,4), овальные, сближены. Дорсальное поле длинное (L/Ld - 3,6; Ld/A - около 1), узкое (Ld/Sd -2,9; Sd/A - 0,34). Латеральные поля очень длинные (G/A - 3,7) и узкие (Sl/A - 0,32), начинаются за ростральным выступом, сзади заходят в проксимальные части рогов. На поверхности щита размещены многочисленные мелкие бугорки, несколько удлиненные в интерзональной части. Между ними расположены редкие относительно крупные бугорки. На ростральном выступе, на рогах, вдоль боковых краев щита присутствуют только мелкие, тесно расположенные бугорки.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит средних размеров, имеет очертания, близкие к треугольнику; ростральный край вытянут вперед и образует небольшой округлый выступ, боковые края выпуклые, постепенно переходят в длинные, медиально изогнутые рога. Задний край узкой интерзональной составляющей образует тупой медиальный выступ. Линия между ее заднебоковым углом и медиальным выступом слегка вогнута. Дорсомедиальный гребень ни, проходит по всей длине интерзональной составляющей.

Назогипофизная ямка неглубокая, ее форма близка к овальной или треугольной. Ямка находится на расстоянии около 3 см от рострального края, что составляет около 1/2,3

длины щита. Назогипофизное отверстие бобовидной формы, его гипофизная часть равна по величине назальной (экз. ЛитНИГРИ, №5-597) или чуть больше ее (голотип, по данным Жанвье: Janvier, 1985а).

Орбиты относительно небольшие (их диаметр составляет 5-7 мм), разделяющее их расстояние, занимаемое узкой пинеальной пластинкой, равно 5-8 мм.

Дорсальное поле длинное и узкое (длина поля около 20 мм, ширина — 5-7 мм), с приостренным задним краем.

Латеральные поля очень длинные (около 70 мм) и узкие (около 6 мм). Их передние концы закруглены и слегка расширены, кзади поля несколько сужаются и затем постепенно расширяются по направлению к рогам. Поля заходят в проксимальные части рогов, образуя заостренные задние края.

Микростроение экзоскелета. На исследованном нами материале сохранились лишь отпечатки типичной скульптуры *Zychaspis siemiradzkii*, описанной выше, так что ничего нельзя сказать о микростроении наружного скелета у этого вида.

Распространение. Окрестности сел Хомяковка (или Белый Поток), Городница, Устечко, Червоноград, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии и, возможно, иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Также, с. Бураковка, иваневский горизонт тиверской формации - устечковская свита днестровской серии (по данным Войчишина: Voichyshyn, 2011).

Z. granulata Voichyshyn, 1998

Zychaspis granulata: Voichyshyn, 1998, p. 27–29, text–fig. 2, pl. 1; Voichyshyn, Solodkyi, 2004, fig. 5D; Voichyshyn, 2006c, p. 33, pl. 3, fig. 1A, B; Carlsson, Blom, 2008, fig. 3Bf; Voichyshyn, 2011, p. 152-155, fig. 36C, 87A, 88C, D, 89D.

Голотип – SMNH BP.49, отпечатки дорсальной стороны и фрагмента вентральной стороны головного щита; Устечко, район Залещики, Тернопольская область (Подолия), Украина (Voichyshyn, 2011, fig. 36C, 87A, 88C).

Материал. В коллекциях Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип хранится в Государственный музее естественной истории Национальной академии наук Украины (Львов) (Voichyshyn, 2011).

Диагноз (по Войчишину: Voichyshyn, 2011, р. 153). *Zychaspis* среднего размера с широким щитом и широкой ростральной частью переднего края.

Замечания. По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) этот вид отличается от типичных представителей рода *Zychaspis* рядом существенных признаков, позволяющих, с точки зрения этого автора, предполагать его принадлежность к отдельному роду, а именно, очертаниями передней части щита, более широкими корнуальными выростами (рогами), относительно более широким и коротким щитом. Несмотря на отсутствие информации о форме абдоминального отдела и целых корнуальных выростов, такие характеристики как невысокая дорсальная сторона щита ("low dorsal side of the shield"), очень малые размеры дорсального гребня, характер орнаментации, протяженность латеральных полей и расширение их задних концов, форма и относительные размеры дорсального и назогипофизного отделов свидетельствуют, по мнению указанного выше автора, о родстве с видами рода *Zychaspis*.

Распространение. Села Нагиряны, Городница, Городенковский район, Ивано-Франковская область (Подолия), Украина; верхняя часть устечковской свиты - нижняя часть хмелевской свиты днестровской серии, нижний прагиен (Voichyshyn, 2011).

Z. concinna Voichyshyn et Solodkyi, 2004

Zychaspis concinna: Voichyshyn, Solodkyi, 2004, p. 173–176, fig. 1, 2, 5B; Voichyshyn, 2006с, p. 33, pl. 2, fig. 2; Carlsson, Blom, 2008, fig. 3Bg, Voichyshyn, 2011, p. 155-156, fig. 36F, 87D, 89B. Голотип – SMNH BP.966/1, почти полный отпечаток головного щита с отсутствующей дистальной частью левого корнуального выроста (рога), карьер в окрестностях с. Городница, Городенковский район, Ивано-Франковская область (Подолия), Украина (Voichyshyn, 2011, fig. 36F, 87D).

Материал. В коллекциях Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип хранится в Государственный музее естественной истории Национальной академии наук Украины (Львов) (Voichyshyn, 2011).

Диагноз (по Войчишину: Voichyshyn, 2011, р. 155). *Zychaspis* среднего размера с широким ростральным углом щита, закругленным на своей вершине.

Замечания. По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) *Zychaspis concinna* отличается от других видов рода формой рострального края щита, кроме того, отличается от *Z. elegans* большими размерами щита и формой пекторальных синусов, от *Zychaspis* sp. 1 большими размерами щита, более длинной ростральной долей, формой и меньшими размерами пекторальных синусов, относительно более длинными корнуальными выростами, возможно

другой орнаментацией дермального скелета.

Распространение. С. Городница, Городенковский район, Ивано-Франковская область (Подолия), Украина; возможно устечковская свита днестровской серии, верхний лохков (Voichyshyn, 2011).

Z. elegans (Balabai, 1962)

Cephalaspis elegans: Балабай, 1962, с. 8, ріс. 10.

Zychaspis elegans: Janvier, 1985a, p. 318, fig. 7A; Voichyshyn, Solodkyi, 2004, p. 180, fig. 5E; Voichyshyn, 2006b, p. 16–17, text–fig. 3, pl. 3, fig. 2; 2006c, p. 32–33; 2011, p. 156-157, figs 87B, 89C.

Голотип - SMNH BP.41 (ранее 17329), часть головного щита с вентральной стороны; Хмелева, левый берег р. Днестр, Залещицкий район, Тернопольская область (Подолия), Украина; хмелевская свита днестровской серии, прагиен, (Балабай, 1962, ріс. 10).

Материал. В коллекциях Палеонтологического института не представлен. Голотип хранится в Государственный музее естественной истории Национальной академии наук Украины (Львов) (Voichyshyn, 2011).

Диагноз (по Войчишину: Voichyshyn, 2011, р. 156). Относительно мелкий *Zychaspis* с большой ростральной долей.

Замечания. По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) это видовое название дано Зыхом в его коллекции для экземпляра, указанного позднее Балабаем в качестве голотипа. Название "*C. elegans* Z." имеется также на этикетке Зыха для образца SMNH BP.199 (ранее 17308) из Червогограда, представленного ядром головного щита без корнуальных выростов, однако этот экземпляр не отнесен к указанному виду в работе Балабая (Балабай,1962) и, предположительно, может принадлежать другому виду.

Этот вид отнесен Жанвье к роду *Zychaspis* на основании характерной формы переднего края головного щита (Janvier, 1985а). Следует отметить, что *Z. elegans* имеет наиболее выраженную ростральную долю среди других видов рода, кроме того, он является наименьшим по абсолютным размерам щита. По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) *Z. elegans* сходен с *Zychaspis* sp. 1 относительно крупной ростральной долей, но отличается от него суженным расположением рогов и иной формой пекторальных синусов.

Распространение. С. Хмелева, Залещицкий район, Тернопольская область (Подолия), Украина; хмелевская свита днестровской серии, прагиен (Voichyshyn, 2011).

Zychaspis sp. 1 (Voichyshyn et Solodkyi, 2004)

Zychaspis sp.: Voichyshyn, Solodkyi, 2004, p. 176–178, fig. 3, 4, 5C.

Zychaspis sp. 1: Voichyshyn, 2011, p. 157, fig. 88B, 89E.

Материал. Отпечаток головного щита и туловищного отдела, известен только по фотографии, сделанной в полевых условиях in situ; образец не сохранился (Voichyshyn, 2011, fig. 88B). Замечания. Сохранность образца, представленного как головным, так и туловищным отделами, позволила дать относительно подробное его описание (Voichyshyn, Solodkyi, 2004). По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) длина щита составляет почти 7 см, максимальная ширина щита (10,7 см) находится почти на уровне концов корнуальных выростов. Общая длина экземпляра (щит плюс туловищная часть) составляет около 15 см. Передний край щита формирует широкую ростральную долю. Рога средней длины, направлены латерокаудально, не изогнуты к медиальной оси тела. Абдоминальная часть щита узкая (Si – 38 мм, Si/S – 0,36) и короткая. Дорсальный гребень вероятно малого размера, длинной около 10 мм. Препинеальная часть щита слегка длиннее постпинеальной (В/С – около 1,5). Форма и размеры назогипофизного отверстия не известны. Пинеальная пластинка не сохранилась. Орбиты овальные, среднего размера. Дорсальное поле, вероятно, продолговатое и узкое. Латеральные поля узкие, их концы относительно закругленные, передние края расположены внутри ростральной доли, задние достигают второй трети рогов. В экзоскелете щита повидимому различимы тесно расположенные тессероподобные поля или бугорки диаметром 1-1,5 мм в диаметре, что может отличать этот вид от других Zychaspis. Туловищный отдел покрыт рядами чешуй, можно выделить дорсо-латеральные и латеральные чешуи. Длина абдоминально-каудальной части составляет около 54% общей длины экземпляра.

Распространение. С. Городница, Городенковский район, Ивано-Франковская область (Подолия), Украина; устечковская свита или нижняя часть хмелевской свиты днестровской серии, верхний лохков (Voichyshyn, 2011).

Род Ukrainaspis Sansom, 2009

Cephalaspis: Zych, 1937, p. 62-94; Janvier, 1985b, p. 133.

"Cephalaspis": Janvier, 1985a, p. 331.

Heraspis: Афанасьева, 1991, с. 92-93; Афанасьева, 2004, с. 254.

Ukrainaspis: Sansom, 2009, p. 111; Voichyshin, 2011, p. 150-151.

Типовой вид - Cephalaspis kozlowskii Zych, 1937.

Диагноз (по Афанасьевой, 1991, 2004; см. Замечание). Сколенспидиды средних размеров: длина головотуловищного щита около 10 см. Ширина щита превышает его длину. Ростральный край закруглен. Рога умеренной длины, достигают уровня заднего конца интерзональной части щита или слегка заходят за него. Интерзональная составляющая хорошо выражена, несет полого поднимающийся, заостренный кзади дорсомедиальный гребень. Орбиты малого размера. Пинеальная пластинка очень узкая. Дорсальное поле относительно узкое. Латеральные поля очень длинные, расширяются кзади, не образуя медиальных выступов, заходят в проксимальные части рогов. Поверхность щита покрыта относительно мелкими невысокими бугорками. Каждый бугорок размещен в центре полигональной ячейки, образованной бороздками, проходящими между бугорками.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечание. Первое указание на отличие данного материала от рода *Cephalaspis* сделано Жанвье ("*Cephalaspis*": Janvier, 1985а). Выделение нового рода *Heraspis* впервые обосновано Афанасьевой, которая, с учетом нового материала, разработала диагноз выделяемого рода и дополнила диагноз типового вида (Афанасьева, 1991, 2004), однако название рода оказалось преоккупированным и было заменено Р. Сэнсомом (Sansom, 2009) на *Ukrainaspis*.

Распространение. Подолия, Украина; лохков, нижний девон.

Ukrainaspis kozlowskii (Zych, 1937)

Рис. 41; табл. XIII, фиг. 1-4

Cephalaspis kozlowskii: Zych, 1937, p. 62-94, pl. 1-4; Janvier, 1985b, p. 133.

"Cephalaspis" kozlowskii: Janvier, 1985a, p. 331.

Heraspis kozlowskii: Афанасьева, 1991, с. 93-96, рис. 15, табл. XVIII, XIX; Афанасьева, 2004, с. 254; рис. 34; табл. XIII, фиг. 1-4.

Ukrainaspis kozlowskii: Sansom, 2009, p. 111; Voichyshin, 2011, p. 151, fig. 36G, 37E, 86B, C.

Голотип - NHRM, С. 131, головотуловищный щит; с. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт или днестровская серия, нижний - средний диттон (лохков), нижний девон (Zych, 1937, pl. 1-4).

Материал. Отпечатки дорсальной стороны щита, ПИН, № 3592/103, 104; ядро с дорсальной стороны с противоотпечатком (неполное), LIG (ранее ЛитНИГРИ), № 5-718а, б; часть ядра

с дорсальной стороны, LIG (ЛитНИГРИ), № 5-719; отпечаток рога и части интерзональной составляющей с фрагментами экзо - и эндоскелета, ПИН, № 3592/105; с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. При составлении диагноза и описания нами использованы фотографии и данные по голотипу (Zych, 1937).

Диагноз (второе значение в интервале величин приведено для голотипа, описанного Зыхом: Zych, 1937). Длина щита около 10 см, ширина около 13 см. Головотуловищный щит довольно широкий (L/S - 0,75; S/A - 7,2-7,5). Максимальная ширина щита находится на уровне задних концов рогов. Препинеальная часть щита - очень длинная (В/А - 2,4-2,8), постпинеальная - средней длины (С/А - 2, 9). Ростральный край широко закруглен. Рога умеренной длины и ширины, сужаются постепенно, направлены латерокаудально, почти не загибаются к срединной оси тела. Интерзональная составляющая сравнительно широкая (Si/A - 3,7). Дорсомедиальный гребень длинный с широким основанием и острым верхним краем, начинается позади дорсального поля, набирает высоту постепенно. Сзади оканчивается направленным каудально заострением. Назогипофизное отверстие бобовидное, иногда с чуть расширенной гипофизной частью, сильно удалено от рострального края щита (Q/A - 2,2-2,4). Орбиты овальные, очень малого размера (Ol/A - 0,31-0,37; Os/A - 0,25), широко расставлены (Omin/A - 0,55). Пинеальная пластинка очень узкая, возможно, разделена на две части крупным пинеальным отверстием. Дорсальное поле небольшое (L/Ld - 5,8; Ld/A - 0,94 - 0,97), относительно узкое (Ld/Sd - 2), овальное с зауженным передним концом. Латеральные поля очень длинные (G/A - 4,9), спереди сильно продвинуты в ростральную часть щита, сзади в проксимальные части рогов. Они постепенно расширяются кзади, не образуя медиальных выступов. Поверхность дорсальной стороны щита покрыта мелкими, низкими, округлыми бугорками. Бугорки разделены узкими бороздками, образующими полигональные ячейки.

Описание. Форма щита. Ростральная часть щита очень широкая, передний край образует широкий полукруг. Далее латерально расширение замедляется: слабовыпуклые боковые края образуют несколько спрямленные линии, слегка расходящиеся относительно продольной оси тела. Рога почти не загнуты вовнутрь, умеренной длины и ширины (экз. ПИН №3592/104: длина — около 35 мм, ширина в основании — около 15 мм), сужаются постепенно. Интерзональная составляющая относительно широкая (не менее 6 см) с выраженными заднебоковыми углами, ее задний край образует широкий тупой угол. Дорсомедиальный гребень довольно высокий (экз. ПИН №3592/103, на голотипе

не сохранился), его максимальная высота составляет 1,5-2 см (от уровня заднего края дорсального поля). Начинается за дорсомедиальным полем, набирает высоту постепенно. Его форма в сечении близка к треугольной. Заканчивается заострением, направленным каудально и, вероятно, слегка выступающим за задний край щита (экз. ПИН, №3592/103).

Назогипофизная ямка (экземпляры ПИН №3592/103, ЛитНИГРИ №5-718) широкая, овальная, удалена от края щита на значительное расстояние (около 4 см). Назогипофизное отверстие бобовидное, его гипофизарная часть равна назальной или чуть больше ее. Гипофизарная часть расположена в довольно широком углублении в передней части назогипофизной ямки, назальная часть — на небольшом округлом возвышении с довольно крутыми стенками.

Орбиты овальные, очень малого размера (длина около 6 мм, ширина около 4 мм), расположены на расстоянии приблизительно 10 мм друг от друга. Почти на всех образцах между ними имеется узкий след, оставленный вероятно, слаборазвитой пинеальной пластинкой. Диаметр пинеального отверстия на исследованном нами материале значительно превышает ширину следа пинеальной пластинки. Это позволяет предполагать, что пинеальная пластинка была разделена пинеальным отверстием на две части.

Дорсальное поле небольшое (длина — 16-18 мм, ширина 7-9 мм), каплевидное, сужено спереди (около 6 мм, экз. ПИН №3592/103). Отверстия эндолимфатических протоков располагались на заднебоковой границе дорсального поля (экз. ЛитНИГРИ №5-718).

Латеральные поля (на голотипе плохо различимы, но хорошо видны на экземпляре ПИН, №3592/103) очень длинные (около 9 см), неравномерной ширины. Их передние части несколько расширены (0,6 см), заходят далеко в ростральную часть щита, сближаясь закругленными передними концами друг с другом (1 = 1,3-1,4 см). Латеральные поля довольно заметно сужаются в своей антеролатеральной части (0,4 см) и изгибаются кзади, постепенно расширяясь по направлению к рогам. Заходят в проксимальную часть рогов, постепенно сужаясь и образуя приостренные концы. Спереди отстоят от края щита на расстояние, примерно равное ширине полей в области их антеролатеральных концов, сзади приближаются к краю щита, отделяясь от него расстоянием примерно в половину ширины поля.

Скульптура и микростроение экзоскелета. Экзоскелет практически не сохранился. Следы скульптуры представлены на ядрах дорсальной стороны щита в виде мелких низких бугорков. Бугорки разделены бороздками, образующими полигональные ячейки так, что

каждому полигону соответствует один бугорок. Бугорки имеют более крупные размеры в интерзональной части щита и на участках панциря, примыкающих к задней области латеральных полей (1-1,5 мм), и уменьшаются в орбито-этмоидной области и в ростральной части щита (0,5 мм).

Боковая линия. Каналы сенсорной системы, по-видимому, располагались в бороздках, расположенных между бугорками и образующих полигоны. Основные каналы боковой линии на исследованном материале проходили как между полигонами, так и по полигонам через бугорки.

Распространение. По данным Зыха (Zych, 1937), материал по типовому виду известен из местонахождений Залещики (голотип и фрагменты дорсального щита Ср. 92) и Ворволинцы (фрагмент рога Ср. 2), Подолия, Украина. В разрезе местонахождения Залещики представлены отложения иваневского горизонта и днестровской серии, местонахождение Ворволинцы отнесено к иваневскому горизонту, диттон, нижний девон (по: Бровков, 1954; Нарбутас, 1984). По данным Бель-Иля и Жанвье (Belles-Isles, Janvier, 1984), этот вид известен также из верхней части чортковского горизонта. По данным Войчишина (Voichyshin, 2011), известен также из местонахождений Городница, Устечко и Вербивцы; иваневский горизонт тиверской формации — граница между устечковской и хмелевской свитами днестровской серии, лохков — нижний прагиен.

Род Stensiopelta Denison, 1951

Cephalaspis: Denison, 1951a, p. 87-90 (pars); Wängsjö, 1952, p. 243-252 (pars).

Stensiopelta: Denison, 1951a, p. 159,191; Обручев, 1964, с. 103; Janvier, 1985a, p. 318, Афанасьева, 1991, с. 98-99; 2004, с. 255-256; Voichyshin, 2011, p. 158.

Типовой вид - Cephalaspis woodwardi Stensiö, 1932.

Диагноз. Сколенаспидиды мелких - средних размеров: длина головотуловищного щита 4-7 см. Ширина щита значительно превышает его длину. Передний край образует ростральный угол или небольшую ростральную лопасть. Рога очень длинные, расходятся далеко в стороны. Интерзональная составляющая длинная и узкая, несет короткий и низкий дорсомедиальный выступ. Орбиты средней величины. Пинеальная пластинка узкая. Дорсальное поле узкое. Латеральные поля длинные, неширокие, заходят в проксимальные части рогов. На поверхности щита расположены группы разноразмерных бугорков так, что каждый крупный бугорок окружен более мелкими.

Видовой состав. S. woodwardi (Stensiö, 1932), S. pustulata Janvier, 1985.

Распространение. Подолия, Украина; Великобритания; нижний девон, лохков - прагиен.

Stensiopelta pustulata Janvier, 1985

Рис. 42; табл. XXXII, фиг. 1-4

Stensiopelta pustulata: Janvier, 1985a, p. 318-322, fig. 8-12; Афанасьева, 1991, с. 99-101, рис. 16 б; табл. XXI; 2004, с. 256-257, рис. 35; табл. XIV, фиг. 1-4; Carlsson, Blom, 2008, fig. 3Ba; Voichyshin, 2011, p. 159-160, fig. 6D, E, 35E, 37A, 90A–C, 91A, B, D, 92D, E.

Голотип – ВМ(NH), Р. 17703-4, ядро и противоотпечаток дорсальной стороны щита; с. Устечко, Подолия, Украина; "Олд Ред" I, днестровская серия, диттон, нижний девон (Janvier, 1985a, fig. 8-12).

Материал. Ядра и отпечатки дорсальной стороны щита различной степени сохранности, ПИН № 3592/101, 102a, б; LIG (ЛитНИГРИ) № 5-600, 706, 707, 708, 710, 715; дорсальный щит с фрагментами чешуй туловища, LIG (ЛитНИГРИ) № 5-636a, б; вентральный щит LIG (ЛитНИГРИ), № 5-709; окрестности сел Устечко, Иване-Золотое, Городница, Червоноград, Бураковка, Белый Поток, Подолия, Украина; устечковская свита, днестровская серия, лохков, нижний девон. При составлении диагноза также использованы фотографии и рисунки экземпляров этого вида из коллекции Британского музея естественной истории (Stensiö, 1932; Janvier, 1985а).

Диагноз. Stensiopelta относительно крупных размеров: длина щита около 6 см, ширина около 12 см. Головотуловищный щит очень широкий за счет расходящихся латерокаудально рогов (L/S - около 0,5; S/A - около 9). Максимальная ширина щита находится на уровне концов рогов. Препинеальная и постпинеальная части щита умеренной длины (B/A - 1,7; C/A - 2,7). Ростральный край щита закруглен и образует небольшую ростральную лопасть. Рога очень длинные (M/A - 2), средней ширины, сужаются постепенно, направлены латерокаудально, почти не загибаются к срединной оси тела, не имеют зубчиков по внутреннему краю. Интерзональная составляющая узкая (Si/A - около 2,5), очень длинная, постепенно сужающаяся кзади. Дорсомедиальный выступ с узким основанием, короткий, низкий, начинается на незначительном расстоянии позади дорсального поля. Назогипофизное отверстие бобовидное, иногда с чуть расширенной гипофизной частью, находится на небольшом расстоянии от рострального края (Q/A - около 1). Орбиты овальные, средней величины (Ol/A - 0,45; Os/A - 0,36), расставлены нешироко (Omin/A - 0,4). Пинеальная

пластинка узкая. Дорсальное поле довольно длинное (Ld/A - около 1), узкое (Ld/Sd - 2,5), с выпуклым задним краем. Латеральные поля длинные (G/A - 3,6), неширокие (Sl/A - 0,4), неравномерной ширины, в задней части не образуют расширения. Поверхность дорсального щита покрыта бугорками, расположенными группами. Полигональные поля выражены. На каждом поле размещен крупный бугорок, окруженный мелкими бугорками. Все бугорки с округлой вершиной. Вдоль боковых краев дорсальной стороны щита, на рогах, на вентральной стороне щита крупные бугорки отсутствуют.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит широкий за счет расходящихся далеко в стороны рогов, его очертания близки к треугольнику: ростральный край закруглен, однако образует небольшую короткую лопасть, боковые края почти прямые, переходят в длинные довольно массивные рога, расходящиеся под углом приблизительно 90° друг к другу. Задний край щита образует широкий тупой угол с коротким заостренным медиальным выступом, располагается на уровне концов рогов. Дорсомедиальный выступ короткий, низкий, равномерной высоты. Начинается на небольшом расстоянии позади дорсального поля.

Назогипофизная ямка относительно широкая, овальная или треугольная, находится на малом расстоянии от переднего края щита (около 1,5 см). Гипофизная часть назогипофизного отверстия иногда несколько крупнее его назальной части. Гипофизная часть расположена в неглубокой ямке, назальная часть — на небольшом пологом возвышении.

Орбиты овальные, среднего размера (длина глазных капсул — около 6 мм, ширина 4 мм), расположены на умеренном расстоянии друг от друга (приблизительно 5 мм).

Дорсальное поле сравнительно длинное (12 мм) и узкое (5,3 мм), его передний конец заужен, а задний образует короткий округлый выступ.

Латеральные поля длинные (35 мм), неравномерной ширины, однако без выраженного расширения в задней части, типичного для других Scolenaspidoidei. Заходят в проксимальные части рогов, образуя слегка заостренные концы. Сильно приближены к краям щита, следуют вдоль них, практически не изгибаясь к медиальной оси тела.

Скульптура панциря. На поверхности экзоскелета расположены группы бугорков с округлыми вершинами, образующие характерный орнамент: крупный бугорок, расположенный в центре полигональной тессеры, окружен более мелкими бугорками. Сходный тип скульптуры характерен, по мнению Жанвье (Janvier, 1985a, с.321), для

Diademaspis и Zenaspis.

Диаметр полигональных тессер (особенно хорошо заметных на участках с разрушенными поверхностными слоями) — 0,5-1 мм. Наиболее крупные тессеры размещены в интерзональной части щита (1,5 мм).

Замечания. Описываемый вид установлен Жанвье для формы, обнаруженной в Подолии (Janvier, 1985а). В отличие от материала хорошей сохранности, исследованного этим автором, материал, изученный нами, имеет различную степень сохранности, так что детали строения, указанные как характерные, не всегда представлены. Сравнения промеров, сделанных нами по разработанной системе параметров, показали некоторое отличие имеющегося у нас материала как от *S. pustulata*, так и от *S. woodwardi*, причем от последнего в большей степени. На основании того, что все исследованные нами экземпляры были сравнительно крупные, ни один из них не имел следов зубчиков на внутреннем крае рогов или укороченную интерзональную составляющую (как у *S. woodwardi*), мы отнесли исследованные экземпляры к виду *S. pustulata*. Следует отметить, что *S. woodwardi* и *S. pustulata* крайне сходны по многим пропорциям щита и, как отметил Жанвье (Janvier, 1985а), очень близки друг к другу. Кроме того, необходимо учесть, что вид *S. woodwardi* известен лишь по двум экземплярам (один из которых неполный).

Распространение. Окрестности сел Устечко, Иване-Золотое, Городница, Червоноград, Бураковка, Белый Поток, Подолия, Украина; устечковская свита, днестровская серия, лохков, нижний девон. По данным Войчишина (Voichyshin, 2011) также местонахождения Нагиряны, Хмелева; устечковская — хмелевская свиты днестровской серии, лохков — прагиен.

Род Victoraspis Carlsson et Blom, 2008

Victoraspis: Carlsson, Blom, 2008, c. 315; Voichyshin, 2011, p. 157-158.

Типовой вид - Victoraspis longicornualis Carlsson et Blom, 2008, нижний девон Подолии.

Диагноз (по Карлсону и Блому: Carlsson, Blom, 2008, и Войчишину: Voichyshyn, 2011, с исправлениями). Сколенаспидиды средних размеров (длина щита около 6,5 см). Ширина щита значительно превышает его длину (L/S - около 0,5). Препинеальная часть щита слегка короче его постпинеальной части (B/C — 0,8). Передняя часть щита отчасти заужена и имеет слабо выраженный тупой ростральный угол. Корнуальные выросты очень длинные и узкие, изогнуты в каудальном направлении. Абдоминальнй отдел щита узкий и, вероятно,

сужается кзади. Гипофизная часть назогипофизного отверстия больше чем его назальная часть. Орбиты малого размера (S/Os — около 32), овальные. Пинеальная пластинка хорошо развита. Дорсальное поле средней ширины и, вероятно, относительно короткое (Ld/Sd - около 2,25). Латеральные поля довольно узкие, сзади не распространяются далее проксимальных частей корнуальных выростов. Скульптура дермального скелета представлена мелкими бугорками, покрывающими тессеры.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Подолия, Украина; нижний девон.

Замечания. По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) головной щит у этого таксона особенно широкий благодаря длинным корнуальным выростам, сориентированным латеро-каудально. Длинные и тонкие рога слегка изогнуты к медиальной оси тела в задней четверти своей длины (Lrc/Ls — 2,375). Никакой информации о дорсомедиальном гребне не имеется, и, если он существовал, то был, вероятно, рудиментарным, как у *Zychaspis concinna*. Гипофизный отдел назогипофизного отдела слегка больше назального, что сходно с состоянием этих признаков у *Stensiopelta* и *Zychaspis*. Латеральные поля сохранились относительно плохо, возможно имеют иррегулярный контур. Положение их каудальных концов занимает промежуточную позицию между *Stensiopelta* и *Zychaspis*. Бугорки дермального скелета, вероятно, более или менее одноразмерные.

Victoraspis longicornualis Carlsson et Blom, 2008

Victoraspis longicornualis: Carlsson, Blom, 2008, p. 315–317, fig. 1, 3Be, 4; Voichyshin, 2011, p. 158.

Голотип – РМU 25052, ядро и противоотпечаток головного щита с частью туловищных чешуй; Раковец, Городенковский район, Ивано-Франковская область (Подолия), Украина (Carlsson, Blom, 2008, fig. 1, 3Be, 4).

Материал. В коллекциях Палеонтологического института РАН не представлен. Данные по типовому материалу, хранящемуся в Музее Эволюции (Уппсала, Швеция) приведены по: Carlsson, Blom, 2008; Voichyshin, 2011.

Замечания. По данным Войчишина (Voichyshin, 2011): происхождение типового материала не установлено. Описание вида базируется на двух экземплярах. Голотип этикетирован как "Racowiec (Rakovets') in Podolia" (по: Carlsson, Blom, 2008), однако такое местонахождение не известно среди 97 раннедевонских подольских местонахождений рыб, установленных по

литературным источникам и материалам коллекций Государственного музея естественной истории Национальной академии наук Украины, Львов (Войчишин, 2001а). В Подолии известно по крайней мере три села с таким названием: 1) одно из них в районе Збараж (Zbarazh), однако там отсутствуют нижнедевонские местонахождения; 2) другое на р. Стрыпа в районе Теребовли, но девонские отложения вдоль Стрыпы распространяются только до местонахождения Золотники, где в начале двадцатого века Ю. Семирадский (Józef Siemiradzki) обнаружил несколько образцов гетерострака *Althaspis*, в 8 км от Раковец, 3) третья в районе Городенки на правом берегу р. Днестр. Кроме того, известно, что находки девонских рыб были сделаны в окрестностях села Униж (Unizh) вниз по течению и села Пидвербцы (Pidverbtsi) вверх по течению, соответственно, от Раковец (Войчишин, 2001а, фиг. 4). Наиболее вероятным местом происхождения голотипа V. longicornualis является Раковец на р. Днестр, в таком случае этот вид принадлежит к ассоциации ископаемых стрыпской свиты (прагиан). Надпись "Iwanje Horodnica" указана на этикетке другого экземпляра (PMU 25053), являющегося фрагментом, также, вероятно, принадлежащего к V. longicornualis (Carlsson, Blom, 2008) и найденного на береговых склонах р. Днестр между селами Иване-Золотое и Городница, что обозначает стратиграфическую принадлежность к ассоциации ископаемых устечковской свиты (поздний лохков). Таким образом, V. longicornualis, возможно, является единственным видом подольских панцирных бесчелюстных, распространение которого охватывает интервал от первой до третьей фаунистических зон подольского Олд Рэда (т. е. от устечковской свиты до стрыпской свиты днестровской серии). Это положение не подтверждается в достаточной степени имеющимися в настоящее время данными (Voichyshin, 2011).

Распространение. Раковец, точное распространение не известно, возможно, либо верхний лохков, либо прагиен Подолии, Украина.

Scolenaspididae incertae sedis (?Incertae genus)

"Cephalaspis" microlepidota Balabai, 1962

Рис. 43; табл. XXXII, фиг. 5

Cephalaspis mikrolepidota: Балабай, 1962, с. 6.

Cephalaspis microlepidota: Балабай, 1962, с. 6, 8, рис. 8.

Scolenaspis mikrolepidota: Janvier, 1985a, p. 327.

"Cephalaspis" microlepidota: Афанасьева, Войчишин, 1991, с. 69-71, рис. 3; Афанасьева,

2004, с. 257, рис. 36; табл. XIV, фиг. 5; Voichyshin, 2011, р. 160-161, fig. 91С.

Лектотип – SMNH BP.989 (ранее ГПМ, № 25564), ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны (без правого рога); с. Городница, Городенковский р-н (Подолия), Ивано-Франковская область, Украина; иваневский горизонт или устечковская свита днестровской серии, лохков, нижний девон (Афанасьева, Войчишин, 1991, табл. IX, фиг. 3, 4).

Материал. Лектотип.

Диагноз. Длина головотуловищного щита составляет около 8 см, ширина – около 10 см. Щит длинный (L/S – 0,8; S/A – около 6,5), его форма приближается к треугольной. Максимальная ширина щита находится на уровне дистальных частей рогов. Препинеальная часть щита длинная (В/А - 2,2), постпинеальная – средней длины (С/А – около 3). Передняя часть щита образует слабо выраженную широкую ростральную долю. Рога уплощенные, в проксимальной части широкие, кзади резко сужаются. Интерзональная составляющая щита относительно узкая (Si/A – 2.5), несет хорошо развитый дорсомедиальный гребень, который начинается сразу за дорсальным полем. Назогипофизная ямка небольшая, удалена от рострального края на значительное расстояние (Q/A – около 2). Назальный отдел назогипофизного отверстия узкий, очертания гипофизного отдела не известны. Орбиты овальные, относительно малого размера (Ol/A – 0,38; Os/A – 0,28; L/Ol – 14). Пинеальная пластинка развитая, узкая. Дорсальное поле умеренной длины (L/Ld – 5,5), узкое (Ld/Sd - 2,4), спереди сужено, в задней части, вероятно, образует два симметричных выступа. Латеральные поля длинные (G/A > 3) и узкие (Sl/A – около 0,3), спереди закруглены и продвинуты в ростральную часть щита, сзади слегка расширены; очертания их заднего края не известны. В экзоскелете в среднем слое хорошо развиты мелкие разноразмерные полигональные поля неправильной формы (диаметром около 0,05-0,25 см).

Замечания. У лектотипа часть гребня не сохранилась, строение оставшейся части дает возможность предполагать наличие развитого дорсомедиального шипа. Таким образом, "*C.*" *microlepidota* сходен с представителями рода *Machairaspis* Janvier, 1985 размерами щита, формой рогов и латеральных полей, величиной орбит и, вероятно, сильно развитым спинным гребнем (возможно, шипом). Отсутствие сохранившегося дорсального шипа у лектотипа не позволяет, с нашей точки зрения (Афанасьева, Войчишин, 1991), включить "*C.*" *microlepidota* в состав рода *Machairaspis*.

Распространение. Типовое местонахождение.
"Cephalaspis" djurinensis Balabai, 1962

Cephalaspis djurinensis: Balabai, 1962, p. 6, fig. 7.

?Zychaspis djurinensis:Janvier, 1985b, p. 318, fig. 7B.

"*Cephalaspis*" *djurinensis*: Voichyshyn, 2006b, p. 17–19, text–fig. 4, pl. 3, fig. 1A, B; 2006c, p. 34-35; 2011, p. 161-163, fig. 92A.

Голотип - SMNH BP.42 (ранее ГПМ, № 25563 и № 25565), ядро (частично) и отпечаток головогрудного щита; Бураковка, левый берег р. Джурин, район Залещики, Тернопольская область, Подолия, Украина; возможно устечковская свита днестровской серии, верхний лохков или нижний прагиен (Voichyshyn, 2011, fig. 92A).

Материал. В коллекциях Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип хранится в Государственном музее естественной истории, Национальная академия наук Украины (Львов); местонахождение Буряковка, левый берег р. Джурин, район Залещики, Тернопольская область, Подолия, Украина; возможно устечковская свита днестровской серии, верхний лохков или нижний прагиен (Voichyshyn, 2011).

Диагноз (по Войчишину: Voichyshyn, 2011, р. 162, с исправлениями). Вид сколенаспидид среднего размера с существенно выпуклым щитом Zychaspis-подобной формы, а также полигональными полями в среднем слое дермального скелета.

Распространение. Типовое местонахождение.

Семейство Zenaspididae Stensiö, 1958

Типовой род – Zenaspis Lankester, 1870.

Диагноз. Остеостраки средних - крупных размеров. Головотуловищный щит умеренной длины (С/А - около 2), относительно широкий (S/А - 4-5). Рога различной длины, обычно узкие. Дорсомедиальный гребень умеренной высоты, пологий. Пинеальная пластинка слабо развита или отсутствует. Гипофизная часть назогипофизного отверстия обычно значительно превышает по величине его назальную часть. Дорсальное поле обычно больших размеров (S/Sd - около 6).

Состав. Zenaspis Lankester, 1870; *Diademaspis* Janvier, 1985. Возможно, к этому же семейству принадлежит род *Tegaspis* Wängsjö, 1952 (см. Замечания).

Замечания. *Tegaspis* отличается от других родов данного семейства формой щита и малыми размерами гипофизной части назогипофизного отверстия.

Zenaspis: Lankester, 1870, p. 43; Janvier, 1985a, p. 322; Voichyshyn, 2006a, p. 133; Voichyshyn, 2006b, p. 10-11; Voichyshyn, 2011, p. 163-164.

Cephalaspis: Wängsjö, 1952, p. 243-252 (pars).

Типовой вид — Cephalaspis salweyi Egerton, 1857.

Диагноз (по Войчишину: Voichyshyn, 2011, р. 163-164, с изменениями). Зенапидиды средних — крупных размеров (L=90-140 мм). Ширина щита превышает его длину (L/S=0,65-0,8). Препинеальная часть щита короче постпинеальной части (B/C=0,7-0,9). Рога, как правило, относительно длинные. Абдоминальная часть щита короткая с массивным дорсальным гребнем. Гипофизная часть назогипофизного отверстия несколько больше его назальной части. Орбитальные отверстия малого размера (S/Os=25-42), сближены (Omin/Os=2,1-3,3). Дорсальное поле относительно широкое (S/Sd=9-11). Латеральные поля значительно расширены в задних частях и заходят в основания корнуальных выростов. Расстояние от задней части латеральных полей до переднего края пекторального синуса приблизительно равно расстоянию до боковых краев щита. Скульптура представлена одиночными крупными бугорками или бугорками, сгруппированными в пределах тессеры.

Видовой состав. *Z. salweyi* Egerton, 1857, *Z. podolica* (Balabai, 1962), *Z. dzieduszyckii* Voichyshyn, 2006, *Z. kasymyri* Voichyshyn, 2011, и, возможно *Z. major* (Balabai, 1962), *Z. metopias* (Wängsjö, 1952).

Распространение. Великобритания; Подолия, Украина; и, возможно, Шпицберген, Норвегия; лохков — нижний прагиен, нижний девон.

Zenaspis podolica (Balabai, 1962)

Cephalaspis podolica: Balabai, 1962, p. 4-5, fig. 4.

"Zenaspis" podolica: Janvier, 1985a, p. 323, fig. 13.

Zenaspis podolica: Voichyshyn, 2006b, p. 9, 11–14, text–fig. 1, 2D, pl. 1, pl. 2, fig. 2, 3; 2006c, p. 31; Voichyshin, 2011, p. 165-166, fig. 6B, C, 36B, 37B, F, 92C, F, 93A, B, C, 94A, B, 98E.

Лектотип – SMNH BP.37 (ранее ГПМ, № 17538), почти полное, но плохой сохранности, ядро головного щита; окрестности с. Городница, район Городенки, Подолия, Украина; лохков — нижний прагиен, нижний девон; выделен Жанвье (Janvier, 1985а). Балабаем в работе 1962 г. ошибочно указан неправильный номер 25562 (ныне SMNH BP.36) в подписи к изображению этого образца (Балабай, 1962).

Материал. В коллекциях Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип хранится в Государственном музее естественной истории, Национальная академия наук Украины (Львов)(Voichyshyn, 2011).

Диагноз (по Войчишину: Voichyshyn, 2011, р. 165). *Zenaspis* среднего размера с массивным дорсальным гребнем и корнуальными выростами, а также большими полигональными полями регулярного размера в среднем слое экзоскелета.

Замечания. По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) *Z. podolica* сходен с *Z. salweyi* формой щита и дорсального гребня и отличается от него формой латеральных полей, более массивными и толстыми корнуальными выростами, относительно большими орбитами, приблизительно одинаковыми размерами отделов назогипофизного отверстия и, возможно, редуцированной пинеальной пластинкой. В сравнении с *Z. metopias* (L/S=0,6) этот вид имеет более узкий щит (L/S=0,70-0,75), относительно более крупные орбиты и массивные утолщенные корнуальные выросты, более крупные полигональные поля в среднем слое дермального скелета.

Распространение. Сс. Городница, Иване-Золотое, Устечко, Хмелева, Подолия, Украина; устечковская свита — нижняя часть хмелевской свиты, днестровская серия, лохков ранний прагиен, нижний девон.

Z. dzieduszyckii Voichyshyn, 2006

Zenaspis cf. salweyi: Janvier, 1985b, p. 323-324, fig. 14.

Zenaspis dziedushyckii: Voichyshyn, 2006a, p. 133–134, fig. 3, 4; 2006b, text–fig. 2C; 2006c: p. 32; 2011, p. 166-168, fig. 35D, 36D, 93D, 95A–C, 98D.

Голотип — SMNH BP.103, ядро и отпечаток головного щита без задней части и корнуального выроста с правой стороны; Городница, Городенковский район, Ивано-Франковская область (Подолия), Украина; возможно устечковская свита или нижняя часть хмелевской свиты днестровской серии, поздний лохков (Voichyshyn, 2011, fig. 95A).

Материал. В коллекциях Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип хранится в Государственном музее естественной истории, Национальная академия наук Украины (Львов) (Voichyshyn, 2011).

Диагноз (по Войчишину: Voichyshyn, 2011, p. 166). *Zenaspis* малого размера с относительно большими орбитами, широкими латеральными полями и короткими тонкими корнуальными выростами.

Замечания. По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) встречается в песчанниках местонахождения Городница совместно с *Podolaspis* sp. и *Larnovaspis* sp. Жанвье (Janvier, 1985а) отнес образец из Городницы к *Zenaspis* cf. salweyi, однако по мнению Войчишина он может быть отнесен к *Z. dzieduszyckii* на основании формы щита и морфологических деталей, а также происхождения из типового местонахождения и горизонта этого вида. Отличается от других видов рода меньшими абсолютными размерами и относительно крупными орбитами. Кроме того, отличается от *Z. salweyi* очертаниями латеральных полей, более короткими корнуальными выростами и формой абдоминального отдела щита, однако сходен с указанным видом формой дорсального поля (особенно очертаниями его заднего края). Отличается от *Z. podolica* меньшими по размеру направленными постеролатерально корнуальными выростами, формой абдоминальной части и дорсального гребня, и значительно меньшими полигональными полями среднего слоя экзоскелета. Размерами полигональных полей сходен с *Z. metopias*, однако отличается от него более узким щитом и относительно более широкими латеральными полями.

Распространение. С. Городница, Городенковский район, Ивано-Франковская область (Подолия), Украина; возможно устечковская свита или нижняя часть хмелевской свиты днестровской серии, верхний лохков (Voichyshyn, 2011).

Z. major (Balabai, 1962)

Cephalaspis major: Balabai, 1962, p. 4, fig. 3.

"Cephalaspis" major: Janvier, 1985a, p. 330, fig. 19C.

Zenaspis major: Voichyshyn, 2006b, p. 15–16, text–fig. 2E, pl. 2, fig. 1; 2006c: p. 31–32; 2011, p. 168-169, fig. 96A, 98F.

Лектотип — SMNH BP.995 (ранее ГПМ, № 25579), контур головного щита без абдоминальной части; Городница, Городенковский район, Ивано-Франковская область (Подолия), Украина; возможно устечковская свита или нижняя часть хмелевской свиты днестровской серии, верхний лохков (Voichyshyn, 2011, fig. 96А).

Материал. В коллекциях Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип хранится в Государственном музее естественной истории, Национальная академия наук Украины (Львов) (Voichyshyn, 2011).

Диагноз (по Войчишину: Voichyshyn, 2011, р. 168). *Zenaspis* больших размеров с относительно широкими и массивными корнуальными выростами направленными каудально.

Замечания. По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) этот вид близок к представителям рода *Zenaspis* и *Diademaspis* своими большими размерами, общими очертаниями щита и расположением задней части латеральных полей. По форме и положению заднего конца латеральных полей эта форма должна быть отнесена к роду *Zenaspis*, однако отсутствие других данных по морфологии щита не позволяет сделать точное определение. По мнению Войчишина (Voichyshyn, 2011) этот вид может быть конспецифичен *Z. podolica*.

Распространение. По Балабаю (Балабай, 1962) и Войчишину (Voichyshyn, 2011), образцы типовой серии этого вида происходят из местонахождений Городница и Иване, где представлены слои самой нижней части Олд Рэда; лохков (вероятно устечковская свита днестровской серии) Подолия, Украина.

Z. kasymyri Voichyshyn, 2011

Zenaspis kasymyri: Voichyshyn, 2011, p. 169-171, fig. 96E, 97, 98C.

Голотип — SMNH BP.1489, фрагментарное ядро головного щита, лишенное центральной и абдоминальной частей, и каудальные концы корнуальных выростов; система карьеров на юго-востоке от Городницы, Городенковский район, Ивано-Франковская область (Подолия), Украина; нижняя часть «Олд Рэда», возможно устечковская свита днестровской серии, верхний лохков (Voichyshyn, 2011, fig. 96E).

Материал. В коллекциях Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип хранится в Государственном музее естественной истории, Национальная академия наук Украины (Львов) (Voichyshyn, 2011).

Диагноз (по Войчишину: Voichyshyn, 2011, р. 170). *Zenaspis* с узким щитом среднего размера и массивными корнуальными выростами, изогнутыми к медиальной оси тела.

Замечания. Отсутствие центральной и абдоминальной частей щита делает определение данного материала проблематичным. Однако, по мнению Войчишина (Voichyshyn, 2011), форма и протяженность латеральных полей, положение их каудальных концов, размер орбит и расстояние между ними, и, возможно, характер орнаментации (иррегулярные тессеры среднего размера) позволяют отнести этот материал к роду *Zenaspis. Z. kasymyri* отличается от других видов рода более узким щитом, относительно более узкими передними частями латеральных полей и большим расстоянием между ними, более узкими пекторальными синусами и постеро-медиальным направлением корнуальных выростов. Сходен с *Z. podolica*, и, в меньшей степени, с *Z. salweyi* формой и размерами щита, формой латеральных

полей, однако отличается шириной и направлением корнуальных выростов.

Распространение. С. Городница, Городенковский район, Ивано-Франковская область (Подолия), Украина; возможно устечковская свита - нижняя часть хмелевской свиты днестровской серии, лохков - нижний прагиен (Voichyshyn, 2011).

Род Diademaspis Janvier, 1985

Diademaspis: Janvier, 1985a, p. 325; 1985b, p. 183; Афанасьева, 1989, с. 55-56; 1991, с. 101-102; Adrain, Wilson, 1994, p. 315 (pars); Афанасьева, 2004, с. 258; Voichyshyn, 2006a, p. 135-136; 2011, p. 171-172.

Типовой вид – Diademaspis poplinae Janvier, 1985.

Диагноз. Зенаспидиды средних - крупных размеров: длина головотуловищного щита до 25 см. Ширина щита близка к его длине или превышает ее. Ростральный край обычно закруглен. Рога хорошо развиты, различной длины, утолщены. Интерзональная составляющая сужается кзади, несет относительно высокий, заостренный кзади дорсомедиальный гребень. Гипофизная часть назогипофизного отверстия значительно превышает по величине назальную (данные по назогипофизному отверстию приведены по Жанвье: Janvier, 1985a, b). Орбиты окружены циркуморбитальным валиком. Пинеальная пластинка очень слабо развита или отсутствует. Дорсальное поле широкое. Латеральные поля длинные, заходят в проксимальные части рогов, образуют небольшой заднемедиальный выступ, обычно приближены к краям щита. На поверхности щита расположены группы разноразмерных бугорков с округлой вершиной.

Видовой состав. *D. poplinae* Janvier, 1985, *D. jarviki* (Wängsjö, 1952) из нижнего девона Шпицбергена; *D. stensioei* Afanassieva, 1991 и *Diademaspis* sp. 1 (Voichyshyn, 2011) из нижнего девона Подолии, и возможно, *Diademaspis* sp. 1–4 Janvier, 1985, из нижнего девона Шпицбергена.

Замечание. В 1985 г. Жанвье выделил род *Diademaspis*, включив в него *D. poplinae* Janvier, 1985, *D. jarviki* (= *Cephalaspis jarviki* Wängsjö, 1952) и ряд форм, определяемых им как *Diademaspis* sp. 1-4. (Janvier, 1985b). Однако диагноз рода, предложенный этим автором (Janvier, 1985b, p. 183), основан по существу только на признаках типового вида - *D. poplinae*, т. е. он не отвечает значительно более разнообразной морфологии видов, объединенных Жанвье внутри рода. В связи с этим нами дан дополненный и уточненный диагноз рода *Diademaspis* (Афанасьева, 1991).

Распространение. Подолия, Украина; Шпицберген, Норвегия; лохков — возможно прагиен, нижний девон.

Diademaspis stensioei Afanassieva, 1989

Рис. 44; табл. XXXIII, фиг. 1-2

Diademaspis stensioei: Афанасьева, 1989, с. 56-58, рис. 2-3; 1991, с. 102-104, рис. 17; табл. XXII; 2004, с. 258, рис. 37; табл. XV, фиг. 1-2; Voichyshyn, 2011, р. 172-173, fig. 36E, 96B, D, 99A.

Голотип – ПИН № 3592/95, часть отпечатка дорсальной стороны щита (правая сторона) с фрагментами экзо- и эндоскелета; с. Устечко, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии, верхний лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, часть отпечатка дорсальной стороны щита с фрагментами эндоскелета ПИН, № 3592/96; с. Устечко, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии, верхний лохков, нижний девон.

Диагноз. *Diademaspis* средних размеров: длина щита около 9 см, ширина около 11 см. Ширина головотуловищного щита несколько превышает его длину (L/S - 0,8). Максимальная ширина щита находится на уровне половины длины рогов. Рога относительно длинные, узкие, довольно массивные (толстые), овальные в сечении. Рога направлены каудально, в дистальных частях несколько изогнуты к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая средней ширины (Si/A - около 2,4). Орбиты овальные, малого размера (Ol/A - около 0,3; Os/A - около 0,2), окружены широким циркуморбитальным валиком. Латеральные поля длинные, слегка заходят в проксимальные части рогов, образуют небольшой заднемедиальный угол, сравнительно далеко отодвинуты от края щита (по крайней мере, в своей задней части). На поверхности щита размещены группы относительно крупных бугорков, между которыми располагаются мелкие бугорки. На интерзональной составляющей и на рогах бугорки имеют удлиненную форму. Циркуморбитальный валик покрыт очень мелкими бугорками.

Описание. Форма щита. Головотуловищный щит умеренной ширины, относительно высокий (высота щита у голотипа на уровне дорсального поля — около 2,5 см). Ростральная часть щита неширокая, боковые края слабовыпуклые, переходят в длинные узкие рога (у голотипа: длина рога — 2,8 см, ширина проксимальной части рога 1,3 см, ширина дорсальной части рога — 0,3 см). Рога направлены каудально, слегка изгибаются к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая относительно узкая (около 5 см). Поскольку ее центральная

часть не сохранилась, ничего нельзя сказать о форме ее заднего края и дорсомедиальном гребне. Назогипофизный отдел не сохранился.

Орбиты овальные, очень малого размера (длина — 6 мм, ширина 4,2 мм). На голотипе их продольная ось расположена под углом к медиальной оси тела. Окружены широким (2 мм) циркуморбитальным валиком.

Дорсальное поле не сохранилось, однако его приблизительные размеры могут быть определены: передняя граница — по положению орбит, задняя — по положению задней поперечной сенсорной линии (длина поля — около 2 см).

Латеральные поля длинные (около 7 см), несколько расширяются в задней части (10-12 мм, экз. ПИН №3592/96), слегка заходят в проксимальные части рогов, образуют небольшой заднемедиальный угол. Латеральные поля у *D. stensioei* довольно далеко отодвинуты от края щита в своей задней части (экз. ПИН №3592/96), чем этот вид сходен с материалом, определенным Жанвье как ? *Diademaspis* sp. (Janvier, 1985b, с.194-195), а также с видами рода *Tegaspis*.

Скульптура щита. На поверхности щита размещены группы из разноразмерных бугорков. В центре каждой группы расположены 3-4 относительно крупных бугорка, вокруг них несколько более мелких. На небольших участках щита между орбитами и передней частью латеральных полей имеются группы с единственным крупным бугорком в центре (сходно с *D. poplinae* и *Diademaspis* sp.2). На поверхности интерзональной составляющей многие бугорки имеют удлиненную форму. На поверхности рогов бугорки расположены более равномерно, не образуя групп.

Боковая линия представлена основными каналами, типичными для этого рода остеостраков (Janvier, 1985b. фиг. 99). На расположение основных сенсорных линий указывают парные удлиненные бугорки на поверхности щита (Афанасьева, 1991, табл. XXII, фиг. 2). На голотипе хорошо различимы инфраорбитальная и посторбитальная линии и задняя поперечная (супратемпоральная по Робертсону: Robertson, 1938a) линия, показывающая приблизительную заднюю границу дорсального поля (см. рис. 44).

Распространение. С. Устечко, по данным Войчишина (Voichyshyn, 2011), возможно, верхний лохков — нижний прагиен (возможно, устечковская свита - нижняя часть хмелевской свиты днестровской серии).

Diademaspis sp.: Voichyshyn, 2006a, p. 136, fig. 5, 6.

Diademaspis sp. 1: Voichyshyn, 2011, p. 173-174, fig. 96C.

Экземпляр GMLSU 478, 4, ядро центральной части головного щита от назогипофизного отверстия до дорсального гребня; местонахождение неизвестно, Подолия, Украина; вероятно, верхний лохков — нижний прагиен (возможно нижняя часть днестровской формации), нижний девон (Voichyshyn, 2011).

Замечания. По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) отличается от *D. poplinae* меньшими размерами, формой пинеальной пластинки (щелевидное), формой дорсального поля (более выпуклые боковые края), более развитым дорсальным гребнем; от *D. jarviki* — наличием пинеальной пластинки, формой дорсального поля, бо́льшими размерами гипофизного отдела назогипофизного отверстия. Предположительная длина головного щита 9-10 см, поскольку расстояние между передней границей назогипофизного отверстия и задней границей дорсального гребня составляет 7 см. Орбиты овальные, относительно малого размера (Ol=0,7 см, Os - около 0,5 см), относительно сближены (Omin=1,3 см). Циркуморбитальный валик 1,2-1,3 мм шириной. Гипофизный отдел назогипофизного отверстия относительно увеличен и погружен во впадину, назальный отдел малого размера. Пинеальная пластинка по-видимому редуцирована, не контактирует с орбитами. Ее ширина не превышает таковую переднего края дорсального поля. Углубление пинеальной пластинки имеет форму трещины ("cleft-like") с максимальной длиной 1,5 мм и шириной 6,5 мм. Дорсальное поле (Ld=2,2 см; Sd=1,2 см) имеет вогнутые узкие передний и задний края и выпуклые боковые края. Задний край дорсального поля образует два латеральных отростка, разделенных полостью глубиной 2 мм. Его максимальная ширина расположена на уровне его второй трети. Дорсальный гребень хорошо развит, его длина составляет около 2,5 см, его высота от уровня дорсального поля — 1 см, со склоном, который начинается сразу позади заднего края дорсального поля. Орнаментация экзоскелета плохо сохранилась. Повидимому, имелись тессеро-подобные поля размером около 1мм, на которых размещались относительно крупные округлые бугорки, окруженные более мелкими.

Род Tegaspis Wängsjö, 1952

Cephalaspis: Stensiö, 1927, p. 278-279 (pars).

Tegaspis: Wängsjö, 1952, p. 437-438; Belles-Isles, Janvier, 1984, p. 202; Janvier, 1985b, p. 130;

Афанасьева, 1991, с. 104-105; 2004, с. 258-259; Voichyshyn, 2011, р. 174.

Типовой вид. Tegaspis kolleri Stensiö, 1927.

Диагноз. Зенаспидиды средних - крупных размеров: длина головотуловищного щита 9-15 см. Ширина щита значительно превышает его длину. Ростральный край обычно образует широкий ростральный угол. Рога хорошо развиты, длинные, уплощенные. Интерзональная составляющая резко сужается кзади, несет низкий дорсомедиальный гребень. Назогипофизное отверстие узкое, его гипофизная часть приблизительно равна по величине назальной части. Имеется циркуморбитальный валик. Пинеальная пластинка не развита. Дорсальное поле неширокое. Латеральные поля длинные, не заходят на поверхность рогов, образуют заднемедиальную лопасть, далеко удалены от края щита. На поверхности щита расположены низкие, обычно удлиненные продольно бугорки.

Видовой состав. *T. kolleri* (Stensiö, 1927); *T. waengsjoei* Belles-Isles et Janvier, 1984; а также, возможно, *T. pedata* (Wängsjö, 1952).

Распространение. Подолия, Украина; Шпицберген, Норвегия; лохков, нижний девон.

Tegaspis waengsjoei Belles-Isles et Janvier, 1984

Рис. 45

Tegaspis waengsjoei: Belles-Isles, Janvier, 1984, p. 202-205, pl. 27: 3a, b; fig. 3, 4; Афанасьева, 1991, с. 105; 2004, с. 259, рис. 38; Voichyshyn, 2011, p. 175.

Голотип - NHRM, No C1a, b; с. Застиночье, Подолия, Украина; горизонт не определен, песчаники Babin ("Олд Ред"), жедин, нижний девон (Belles-Isles, Janvier, 1984, pl. 27: 3a, b; fig. 3, 4).

Материал. В коллекциях Палеонтологического института РАН не представлен. При составлении диагноза использованы данные по голотипу по работе Бель-Иля и Жанвье (Belles-Isles, Janvier, 1984).

Диагноз. *Tegaspis* средних размеров: длина щита - 9,4 см, ширина - около 14 см. Головотуловищный щит умеренной ширины (L/S - 0,63; S/A - около 5,4). Максимальная ширина находится на уровне половины длины рогов. Препинеальная часть щита - длинная (B/A - около 1,8), постпинеальная - короткая (C/A - около 1,6). Ростральный край щита известен лишь предположительно, по-видимому, образует широкий ростральный угол. Дистальные части рогов не сохранились, проксимальные части рогов - широкие и утолщенные. Интерзональная составляющая узкая (Si/A - около 1,7; S/Si - 3,3).

Назогипофизная ямка короткая. Орбиты овальные, малого размера (Ol/A - около 0,3; Os/Aоколо 0,2; L/Ol - 12,5), находятся на умеренном расстоянии друг от друга (Q/A - около 0,4). Размеры и форма дорсального поля известны лишь предположительно. По-видимому, поле длинное и узкое (L/Ld - около 3,4; Ld/Sd - около 2,3). Латеральные поля длинные (G/A около 3), расширяются кзади, образуют хорошо выраженную заднемедиальную лопасть, расположены относительно близко к краям щита (особенно спереди). На поверхности щита расположены группы удлиненных бугорков. Бугорки более крупные в центральной части щита и относительно мелкие и тесно расположенные на его краевых частях.

Распространение. Типовое местонахождение. По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011), возможно, иваневский горизонт тиверской формации, лохков.

Scolenaspidoidei incertae sedis

Род Wladysagitta Voichyshyn, 2006

"Cephalaspis": Janvier, 1985a, p. 331 (pars).

Wladysagitta: Voichyshyn, 2006a, p. 136-138; 2011, p. 175-176.

Типовой вид. Wladysagitta janvieri Voichyshyn, 2006.

Диагноз (по Войчишину: Voichyshyn, 2011, р. 175). Рогатые остеостраки малого размера. Длина щита (4-6 см) приблизительно равна ширине или несколько меньше (L/S=0,8-1,0) Передний край головного щита удлиненный вплоть до формирования треугольного рострального выступа. Латеральные поля длинные, слегка расширены в задней трети. Их закругленные передние края близко подходят к основанию рострального выступа, их заостренные задние края достигают средних частей корнуальных выростов (рогов). Корнуальные выросты относительно короткие и узкие. Орнаментация дермального скелета состоит из мелких удлиненных бугорков.

Видовой состав. *Wladysagitta janvieri* Voichyshyn, 2006, *Wladysagitta acutirostris* (Stensiö, 1932).

Распространение. Великобритания, Подолия, Украина; устечковская свита – нижняя часть хмелевской свиты днестровской серии, нижний девон.

Scolenaspidoidei incertae sedis

Wladysagitta janvieri Voichyshyn, 2006

"Cephalaspis" cf. acutirostris: Janvier, 1985b, p. 331, fig. 20A.

Wladysagitta janvieri: Voichyshyn, 2006a, p. 138–139, fig. 7, 8, 9B–D; 2006c, p. 34; 2011, p. 176-177, fig. 99B, C.

Голотип - SMNH BP.102, фрагментарное ядро головного щита и его отпечаток; Устечко, левый берег р. Днестр, район Залещики, Тернопольская область, Подолия, Украина (Voichyshyn, 2011, fig. 99B, C).

Материал. В коллекциях Палеонтологического института РАН не представлен. При составлении диагноза использованы данные по голотипу по работе Войчишина (Voichyshyn, 2011).

Диагноз (по Войчишину: Voichyshyn, 2011, р. 176). Относительно крупный вид *Wladysagitta* с асимметричными пекторальными синусами и узкими передними и задними краями латеральных полей.

Распространение. Сс. Устечко, Городница, Подолия, Украина; верхний лохков — нижний прагиен (устечковская свита - нижняя часть хмелевской свиты днестровской серии), нижний девон (Voichyshyn, 2011).

Замечания. Отличается от других сколенаспидоидных остеостраков наличием рострального выступа. По данным Войчишина (Voichyshyn, 2011) сходен типом орнаментации с *Zychaspis* (Janvier, 1985a; Voichyshyn, Solodkyi, 2004), для которого также характерен небольшой ростральный выступ. По мнению этого автора также может быть сходен с некоторыми представителями рода *Pattenaspis*, имеющими ростральный выступ (долю), особенно с *P. eurhynchus* (Wängsjö, 1952), таким образом *Wladysagitta* морфологически может занимать промежуточное положение между *Pattenaspis* и примитивными зенаспидидами.

Incertae sedis

Род Ilemoraspis Obruchev, 1961

Петогаspis: Обручев, 1961, с. 561; 1964, с. 105; Afanassieva, Janvier, 1985, р. 493-506, Афанасьева, 1991, с. 106, Афанасьева, 2004, с. 259-260; Sansom, Rodygin, Donoghue, 2008, с. 614-615.

Типовой вид - Ilemoraspis kirkinskayae Obruchev, 1961.

Диагноз (по Афанасьевой, 1991, 2004; Сэнсому, Родыгину и Донохью: Sansom, Rodygin, Donoghue, 2008, с изменениями). Остеостраки мелких-средних размеров: длина головного щита 3-7 см (см. Замечание). Длина щита несколько превышает его ширину. Ростральный край широко закруглен. Заднебоковые углы щита выражены слабо или отсутствуют. Небольшие рога имеются. Назогипофизное отверстие круглое. Орбиты широко расставленные. Пинеальная пластинка в виде тессеры. Перед орбитами размещена пара антеромедиальных каналов. Дорсальное и латеральные поля небольшие, овальные, латеральные поля расположены на уровне дорсального поля. Щит покрыт крупными полигональными пластинками (тессерами), дорсальное и латеральные поля - более мелкими пластинками. На поверхности тессер размещены относительно крупные, иногда разветвляющиеся валики (гребни), образующие пучки. На поверхности туловищных чешуй имеются тонкие продольные валики (гребешки).

Видовой состав. Род монотипический.

Распространение. Хакасия, Россия; эмс, живет, нижний и средний девон.

Замечание. В коллекции Палеонтологического института РАН имеется образец № 1642/2, представляющий собой заднюю часть ядра головотуловищного щита с дорсальной стороны и часть туловищного отдела остеострака, очень сходного с *I. kirkinskayae* типом скульптуры, но значительно превосходящего его по абсолютным размерам. Чрезвычайное сходство скульптуры, формы тессер и чешуй наводят на мысль о возможной принадлежности этого фрагмента очень крупному дефинитивному экземпляру того же вида (*I. kirkinskayae*). Однако до появления дополнительных материалов вопрос о таксономической принадлежности этого экземпляра мы оставляем открытым.

Ilemoraspis kirkinskayae Obruchev, 1961

Табл. XXXIII, фиг. 3-5

Ilemoraspis kirkinskayae: Обручев, 1961, с. 561; 1964, с. 105, табл. II, фиг. 1; Afanassieva,

Janvier, 1985, p. 501-504, fig. 5-7; Janvier, 1985b, p. 133, Афанасьева, 1991, с. 106-108, табл. XXIII; Афанасьева, 2004, с. 260, табл. XV, фиг. 3-5; Sansom, Rodygin, Donoghue, 2008, p. 613-623, fig. 3-7.

Голотип – ПИН, № 1642/1, отпечаток дорсальной стороны щита и части туловищного отдела с фрагментами экзоскелета; Чазы-Койза, Южно-Минусинская впадина, Хакасия, Россия; илеморовская свита, живет, средний девон (Обручев, 1964, табл. II, фиг. 1).

Материал. Голотип. При составлении диагноза также использованы данные по образцам из коллекции Палеонтологического музея Томского государственного университета (PM TGU) и реконструкции панциря *Ilemoraspis kirkinskayae* из работы Сэнсома, Родыгина и Донохью (Sansom, Rodygin, Donoghue, 2008).

Диагноз (по Афанасьевой, 1991, 2004; Сэнсому, Родыгину и Донохью: Sansom, Rodygin, Donoghue, 2008, с изменениями и дополнениями). Остеострак мелких-средних размеров. Длина головотуловищного щита 3-7 см, ширина - около 5-6 см (см. Замечание). Щит умеренно широкий (L/S - 0,8; S/A - 6,5; H/A - 4,7). Максимальная ширина щита находится на уровне концов рогов. Препинеальная часть щита длинная (В/А - около 3), постпинеальная короткая (С/А - около 2,3). Ростральный край щита умеренно широкий. Боковые части щита хорошо развиты, в своих заднебоковых отделах оканчиваются небольшими узкими рогами, направленными латерокаудально в проксимальных частях и каудально в дистальных частях. Интерзональная составляющая широкая и очень короткая, дорсомедиальный гребень не развит или развит слабо. Назогипофизное отверстие круглое, находится на значительном расстоянии от края щита (Q/A - около 1,6). Орбиты овальные, относительно крупные (Ol/A - 0,5; Os/A - 0,3; L/Ol — около 10), очень широко расставлены (Omin/A - 1,25). Парные антеромедиальные каналы расположены симметрично спереди от орбит, каждый начинается на примыкающей к орбите тессере и распространяется до краевой тессеры. Между орбитами имеется несколько полигональных пластин. Пинеальное отверстие находится на небольшой срединной тессере, отделенной от орбит другими тессерами. Дорсальное поле небольшое (L/Ld - 4,5; Ld/A - 1,17; Ld/Sd — 2,3), удлиненное, заоваленное. Латеральные поля короткие (G/A- 1,3), умеренной ширины (Sl/A - 0,5), бобовидной формы. На поверхности щита хорошо различимы крупные пяти-шестиугольные тессеры. По ним проходят направленные в одну сторону (чаще продольно) валики (гребни), многие из которых ветвятся. Дорсальное и латеральные поля покрыты мелкими пластинками,

орнаментированными короткими валиками. Туловищные чешуи относительно широкие, орнаментированы очень узкими продольными ветвящимися валиками. Переход между тессерами щита и туловищными чешуями - постепенный, однако он довольно четко определяется сменой типа скульптуры (на тессерах - пучки гребней, на чешуях - узкие продольные гребешки).

Распространение. Чазы-Койза, Хакасия, Россия; илеморовская свита, живет, средний девон (Обручев, 1961; Afanassieva, Janvier, 1985; Афанасьева, 1991, 2004). По данным из "Решений..." (Решения..., 1982) известен из согархаинской свиты, эмс. По данным Сэнсома, Родыгина и Донохью (Sansom, Rodygin, Donoghue, 2008), обнаружен также в местонахождении в 2 км от Ширы, Хакасия, Россия; матаракская свита, нижний эмс, нижний девон.

Замечание. Поскольку исследованный нами голотип (Afanassieva, Janvier, 1985; Афанасьева, 1991, 2004) значительно отличается своими абсолютными размерами от материалов, описанных позднее (Sansom, Rodygin, Donoghue, 2008), мы полагаем необходимым привести здесь промеры и пропорции щита для голотипа, а также дать его описание. Длина головотуловищного щита у голотипа составляет около 3 см, ширина - около 5 см. Щит широкий (L/S - 0,58; S/A - 6,6; H/A - 4,6). Препинеальная часть щита относительно длинная (B/A - около 1,7), постпинеальная - короткая (C/A - около 2,3). Ростральный край щита очень широкий. Интерзональная составляющая широкая и очень короткая, несет низкий дорсомедиальный гребень. Назогипофизное отверстие находится на значительном расстоянии от края щита (Q/A - около 1,3). Орбиты овальные, относительно крупные (Ol/A - 0,42; Os/A - 0,35; L/Ol - 9,1), очень широко расставлены (Omin/A - 1,3). Дорсальное поле небольшое (L/Ld - 4,4; Ld/A - 0,87; Ld/Sd - 1,6), овальное. Латеральные поля короткие (G/A - 1,3), умеренной ширины (Sl/A - 0,5), овальные (Афанасьева, 1991, 2004).

Описание голотипа. Головотуловищный щит очень широкий, уплощенный (высота щита — около 0,5 см на уровне дорсомедиального гребня). Ростральный край дугообразно плавно закруглен, постепенно переходит в выпуклые боковые края. Задние части боковых краев плохо сохранились, что не позволяет с уверенностью говорить о присутствии развитых рогов. Задняя часть щита очень широкая. Интерзональная составляющая щита имеет короткий широкий заднемедиальный выступ, развитый на ней гребень, вероятно, покрыт коньковыми чешуями. Никаких следов грудных плавников не сохранилось. Назогипофизное отверстие круглое, расположено на небольшой срединной тессере, окружено невысоким

валиком, размещено несколько впереди от уровня верхнего края орбит, на расстоянии около 1 см от рострального края щита. От переднего края назогипофизного отверстия по направлению к ростральному краю щита отходит короткая (в пределах тессеры) бороздка. Орбиты овальные, длиной 3,5 мм, шириной - 3 мм, расположены на расстоянии 10,5 мм друг от друга, разделены несколькими тессерами, средняя из которых прободена небольшим пинеальным отверстием так, что единая пинеальная пластинка отсутствует. Дорсальное поле сравнительно короткое, овальной формы (длина - 7,2 мм, ширина - 4,6 мм). Латеральные поля короткие, удлиненно-овальные (длина - 11 мм, ширина - 4 мм), слегка расширены сзади, расположены на значительном расстоянии от боковых (около 4 мм) и заднего (5 мм) краев щита.

Скульптура и микростроение экзоскелета. Скульптура дорсальной стороны щита и чешуй туловища на голотипе почти не сохранилась, но имеются ее четкие отпечатки. Тессеры щита относительно крупные (2-4 мм), пяти- и шестиугольные. Их смещение относительно друг друга, с нашей точки зрения, может свидетельствовать о том, то они могли быть соединены не очень прочно, чем, возможно, объясняется сильная уплощенность щита у голотипа. На поверхности тессер расположены ветвящиеся узкие валики (гребни), образующие характерный рисунок (Афанасьева, 1991, табл. XXIII, фиг. 3; 2004, табл. XV, фиг. 4). Расположение валиков на граничащих друг с другом тессерах таково, что валики одной из тессер имеют продолжение на соседних тессерах. Валики огибают орбиты, назогипофизное отверстие, латеральные и дорсальное поля и прерываются, слегка изгибаясь, у бороздок системы боковой линии так, что такие бороздки обычно расположены перпендикулярно по отношению к валикам тессер. Валики, размещенные на краевых тессерах, ориентированы субпараллельно краям головотуловищного щита. Дорсальное и латеральные поля были покрыты мелкими (около 0,5 мм) округлыми и полигональными тессерами, на которых расположены короткие однонаправленные валики. Судя по глубине отпечатков, между тессерами полей, по-видимому, размещались относительно глубокие и широкие желобки (Афанасьева, 1991, табл. XXIII, фиг. 2). Чешуи туловищного отдела удлиненные, относительно широкие (около 2 мм), скульптированы очень узкими, ветвящимися, продольно ориентированными валиками (гребешками) (Афанасьева, 1991, табл. XXIII, фиг. 4; 2004, табл. XV, фиг. 5). У заднего края головотуловищного щита тессеры отделены друг от друга не полностью (хорошо различимы их продольные границы). Таким образом, переход от тессер щита к типичным чешуям туловища осуществляется

постепенно, при этом задняя граница щита может быть определена по появлению скульптуры, типичной для туловищных чешуй. На голотипе сохранились небольшие фрагменты экзоскелета, наблюдаемые с его внутренней стороны. На сколах наружного скелета видно, что его средний слой хорошо развит, включает очень мелкие радиальные каналы, ориентированные перпендикулярно к краям тессер. Базальный слой относительно хорошо развит, представлен как в тессерах щита, так и в чешуях туловищного отдела. В экзоскелете голотипа прослеживаются элементы системы боковой линии. На расположение основных сенсорных каналов указывают желобки, проходящие по поверхности пластин головотуловищного щита. Желобки прослеживаются четко, поскольку они прерывают ход валиков на тессерах. Таким образом, на голотипе *Ilemoraspis kirkinskayae* установлено присутствие инфраорбитальной и поперечной сенсорных линий (Afanassieva, Janvier, 1985).

Род Balticaspis Lyarskaya, 1981

Balticaspis: Лярская, 1981, с. 437-438, Афанасьева, 1991, с. 108; Афанасьева, 2004, с. 261. Типовой вид - *Balticaspis latvica* Lyarskaya, 1981.

Диагноз. Остеостраки, по-видимому, мелких размеров: ширина головотуловищного щита - около 4 см. Щит широкий, его длина намного уступает ширине. Рога длинные и широкие, вдоль их внутреннего края расположены серповидные пластинки с зубчиками по внутреннему краю рогов. Вентральная сторона щита покрыта полигональными пластинками (тессерами) размером около 1,5 мм. Ротожаберное отверстие округлое, умеренной величины (S/Sor - около 2,3), по его заднему краю проходит ряд крупных, утолщенных тессер. На поверхности тессер размещены бугорки и короткие ребрышки.

Видовой состав. Род монотипический.

Распространение. Латвия; эйфель, средний девон.

Balticaspis latvica Lyarskaya, 1981

Табл. XXXVI, фиг. 1-2

Balticaspis latvica: Лярская, 1981, с. 438-440, Афанасьева, 1991, с. 108-109, табл. XXIV; 2004, с. 261, табл. XVII, фиг. 1-2.

Голотип – LDM № 58-5, отпечаток и противоотпечаток вентральной стороны щита (без переднего края); глубина 379,4 м, скважина Талсы-55, Латвия; пярнуский горизонт, эйфель, средний девон (Лярская, 1981).

Материал. Голотип.

Диагноз. Остеострак мелких размеров: ширина головотуловищного щита 4,2 см. Щит очень широкий (L/S - гораздо меньше 1). Максимальная ширина щита находится на уровне задних концов рогов. Ростральный край щита, по-видимому, широко закруглен. Боковые части щита хорошо развиты, переходят в длинные и широкие (М - 1,2 см) рога, направленные латерокаудально. Вдоль внутреннего края рогов расположена относительно широкая (0,18 см) серповидная пластинка. По свободному краю пластинки размещены крупные, направленные вперед зубчики (около 18 штук на каждой пластинке). На боковых краях щита и внешней стороне рогов расположены крупные, загнутые назад зубчики. Интерзональная составляющая относительно широкая на уровне основания рогов (Si - более 2 см), резко сужается кзади, ее длина неизвестна. Ротожаберное отверстие относительно некрупное (продольный диаметр около 1,4 см, поперечный диаметр - 1,8 см). На вентральной стороне щита хорошо различимы пяти-, шестиугольные тессеры размером до 2 мм. Вдоль заднебоковых краев ротожаберного отверстия расположены относительно крупные, утолщенные пятиугольные тессеры. Поверхность тессер покрыта мелкими высокими бугорками и короткими валиками. На поверхности серповидных пластинок представлены длинные тонкие валики.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род Paraungulaspis Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013

Ungulaspis: Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, с. 62-63; Афанасьева, 2004, с. 260.

Paraungulaspis: Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013, с. 53.

Типовой вид - Ungulaspis arctoa Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998.

Диагноз. Остеостраки крупных размеров: длина головотуловищного щита около 11 см. Ширина щита превышает его длину. Ростральный край закруглен. Орбиты относительно малого размера. Пинеальная пластинка, вероятно, в виде бороздки. Гипофизная часть назогипофизного отверстия слегка превышает по величине назальную. Дорсальное и латеральные поля хорошо развиты, длинные. Имеется хорошо развитый дорсомедиальный гребень. Поверхность головотуловищного щита покрыта мелкими округлыми бугорками, на которых (у дефинитивных особей) расположена объемная сеть последующей генерации дентина, поверхность туловищных чешуй - удлиненными валиками. Развиты плавники, покрытые мелкими чешуями.

Видовой состав. Род монотипический.

Распространение. Архипелаг Северная Земля, Россия; лохков, нижний девон.

Paraungulaspis arctoa (Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998)

Табл. II, фиг. 1-2; табл. XVIII; табл. XXXIV, фиг. 1-3

Ungulaspis arctoa: Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, с. 62-63, табл. VI; Afanassieva, 1999, р. 119-123, pl. I, fig. 1-6; Афанасьева, 2004, с. 260-261, табл. I, фиг. 1-2; табл. XVI.

Paraungulaspis arctoa: Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013, с. 53; Afanassieva, 2014, р. 975-978, text-fig. 3, pl. 1, fig. 7, 8; Märss, Afanassieva, Blom, 2014, р. 133.

Голотип – LIG (ЛитНИГРИ) № 35-670, отпечаток головотуловищного щита с сохранившимся экзоскелетом и фрагментами эндоскелета, с частью туловищных чешуй; слой 12, местонахождение 67, р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля; североземельская свита, лохков, нижний девон (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, табл. VI).

Материал. Голотип.

Диагноз. Длина головотуловищного щита - около 12 см, ширина, вероятно, - около 15 см (см. Замечания). Препинеальная часть щита средней длины (B/Ld - около 1,4), постпинеальная - короткая (C/Ld - около 1,8). Задний край щита обозначен нечетко. Интерзональная составляющая сужается кзади, со слабо выраженными заднебоковыми углами. Дорсомедиальный гребень относительно длинный (более 3 см), начинается сразу за дорсальным полем. Назогипофизная ямка треугольная, размещена на значительном расстоянии от края щита (Q/Ld – около 1,3). Назогипофизное отверстие удлиненное, гипофизная его часть четко крупнее назальной части. Орбиты овальные, относительно малого размера (длина - 8 мм, ширина - 6 мм, L/Ol - около 14). Независимая пинеальная пластинка не обнаружена, между орбитами имеется узкая бороздка. Дорсальное поле длинное и узкое (длина - около 3,5 см; L/Ld –около 3,4; Ld/Sd – около 2,5), вероятно, с выпуклым задним краем. Латеральные поля длинные (длина - не менее 7,5 см; G/ Ld – более 2), покрыты крупными тессерами. Количество подходящих к ним каналов, вероятно, составляло 5 пар. Спереди их границы очерчены нечетко, возможно, они сравнительно далеко продвинуты в ростральную часть щита. Сзади поля относительно далеко отодвинуты от края щита, по-видимому, образуют небольшие заднемедиальный и заднелатеральный углы. На поверхности щита, на относительно крупных тессерах (2-3

мм) размещены мелкие округлые бугорки, на которых может быть расположена объемная дентиновая сеть последующей генерации (возможно, лишь на некоторых участках щита). На интерзональной составляющей бугорки имеют удлиненную форму. Вдоль края щита проходит ряд (возможно, несколько рядов) относительно крупных, блестящих, уплощенных дорсовентрально бугорков (зубчиков). Туловищные сегменты покрыты узкими разветвляющимися валиками. Все три слоя экзоскелета хорошо развиты. Бугорки на поверхности тессер сложены дентином (полностью или только их верхняя часть). Некоторые бугорки и валики соединяются в своих верхних частях, образуя анастомозы. В среднем слое экзоскелета хорошо развиты радиальные каналы.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Из-за сильной поперечной деформации щита известны лишь приблизительные значения ширины щита и дорсального поля. Кроме того, для расчета более точных значений пропорций щита вместо значения А взято значение Ld (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013).

Род Reticulaspis Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013

Reticulaspis: Афанасьева, Караюте-Талимаа, 2013, с. 57-58.

Типовой вид - Reticulaspis menneri Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013.

Диагноз. Остеостраки средних размеров: длина головотуловищного (L) около 7 см. 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 отверстием. Дорсальное поле неширокое. Интерзональная часть щита сужается кзади, несет развитой 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, могут быть вторично соединены дентиновыми анастомозами и/или покрыты дентиновой сетью.

Reticulaspis menneri Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013

Табл. XIX, фиг. 1-8; табл. XX, фиг. 1-4; табл. XXXV, фиг. 1-2

Reticulaspis menneri: Афанасьева, Караюте-Талимаа, 2013, с. 58-59, рис. 1, табл. IX, фиг. 1-8; табл. X, фиг. 1-4.

Голотип — ПИН, № 4766/30, почти целый головотуловищный щит с хорошо сохранившимся экзоскелетом; слой 12, местонахождение 67, р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; североземельская свита, лохков, нижний девон (Афанасьева, Караюте-Талимаа, 2013, рис. 1, табл. IX, фиг. 1-8; табл. X, фиг. 1-4).

Диагноз. Длина головотуловищного щита около 7 см, ширина щита около 10 см. Головотуловищный щит широкий (L/S около 0,7), 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 (у голотипа длина рога около 30 мм, ширина в дистальной части около 20 мм). Рога в дистальных частях изогнуты к медиальной оси тела. 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 назогипофизного отверстия не известны. 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. 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 не упорядоченно. Сеть расположена на мелких бугорках (диаметром около 30 мкм) первой генерации дентина, имеющих тонкую исчерченность на поверхности, или непосредственно на поверхности щита (т. е. первично). Вдоль краев щита, а также на его вентральной стороне размещены более крупные удлиненные бугорки, местами соединенные друг с другом анастамозами. Перед орбитами и по бокам от дорсального поля расположены небольшие возвышения, на которых экзоскелет утолщен, при этом на возвышениях перед орбитами размещены крупные удлиненные бугорки, соединенные между собой дентиновыми мостиками, тогда как возвышения вдоль поля укреплены в основном за счет многослойного развития радиальных каналов и базального слоя. Тессеры головного щита относительно крупные (2-4 мм). Радиальные каналы хорошо развиты, обычно развит по ребрам жесткости щита. На туловищных чешуях размещены удлиненные бугорки (валики), соединенные мостиками так, что местами образуется сеть. Под ними могут размещаться бугорки предыдущей генерации дентина.

Замечания. У голотипа крайняя дистальная часть левого рога отделилась при растворении, что позволяет наблюдать округлое сечение этой части рога и его хорошо развитый экзоскелет (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, табл. I, фиг. 2, 3). Точная форма и положение назогипофизного отверстия не установлены из-за деформации этой части щита; судя по взаимному расположению сохранившихся бугорков, оно умеренных размеров с небольшой перетяжкой в средней части. Следы латеральных полей на голотипе имеют вид складок экзоскелета вдоль передне-бокового края щита и отдельных тессер в проксимальной части рога. Размеры тессер щита можно определить по распределению радиальных каналов (там же, табл. I, фиг. 8).

Род Nucleaspis Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013

Nucleaspis: Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013, с. 59.

Типовой вид - Nucleaspis Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013.

Диагноз. Остеостраки очень мелких размеров: длина головотуловищного щита около 10 мм, общая длина тела около 30 мм. Головотуловищный 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 головотуловищного 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. Типовой вид.

Распространение. Архипелаг Северная Земля, Россия; лохков, нижний девон.

Nucleaspis unica Afanassieva et Karatajūte-Talimaa, 2013

Табл. ХХ, фиг. 5-8; табл. ХХХУ, фиг. 3

Nucleaspis unica: Афанасьева, Караюте-Талимаа, 2013, с. 59-60, рис. 2, табл. Х, фиг. 5-8.

Голотип — LIG, № 35-671, ядро головотуловищного щита и часть туловищного отдела с фрагментами экзо- и эндоскелета; слой 12, местонахождение 41, р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; североземельская свита, лохков, нижний девон (Афанасьева, Караюте-Талимаа, 2013, рис. 2, табл. Х, фиг. 5-8).

Диагноз. Длина головотуловищного щита около 10 мм, ширина около 20 мм, при этом длина индивидуума составляет около 30 мм. Головотуловищный щит широкий и относительно короткий, широко закруглен спереди. Интерзональная часть щита, вероятно, короткая. Ротожаберная полость олигобранхиатного типа строения. В передней части головотуловищного щита представлены экзоскелетные полигоны небольшого размера (около 0,5 мм). На поверхности экзоскелета имеются тессеры с мелкими (около 30 мкм) одноразмерными регулярно расположенными бугорками или округлыми и вытянутыми бугорками. На поверхности некоторых участков щита (в его задней части) может быть развита сетеподобная структура с ячеями того же размерного класса. Туловищный отдел относительно короткий (длина около 18 мм), резко сужается кзади. Туловищные чешуи имеют большую длину относительно размеров туловища (длина чешуи составляет около 0,7 мм).

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Очень малые абсолютные размеры, пропорции головотуловищного щита, соотношение щита и туловищной части, относительные размеры чешуй туловищной части свидетельствуют в пользу того, что этот вид представлен ювенильной формой. Длина туловищного отдела у голотипа составляет около 18 мм, таким образом, длина особи составляет около 30 мм. Размеры его головотуловищного щита определены

по сохранившемуся экзоскелету его вентральной стороны. 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 (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, табл. II, фиг. 5). В передней части головотуловищного щита на поверхности слепка справа сохранились отпечатки полигональных структур небольшого размера (около 0,5 мм), интерпретируемые нами как отпечатки полигонов экзоскелета. Справа на поверхности слепка четвертого жаберного мешка хорошо различимы отпечатки тессер, с округлыми и вытянутыми бугорками (там же, табл. II, фиг. 6). В задней части слепка ротожаберной полости сохранились следы мелких одноразмерных регулярно расположенных бугорков (там же, табл. II, 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 головотуловищного щита, сохранились следы сетеподобной структуры (там же, табл. II, фиг. 8), размерный класс которой также совпадает с таковым дентиновой сетки у *Reticulaspis*. На отпечатке туловишного отдела с левой стороны четко прослеживаются следы 8 чешуй, последовательно расположенных друг за другом в передне-заднем направлении.

Род Afanassiaspis Otto et Laurin, 2001

Afanassiaspis: Otto, Laurin, 2001, р. 142; Афанасьева, 2004, с. 261.

Типовой вид - Afanassiaspis porata Otto et Laurin, 2001.

Диагноз (по Отто и Лорену: Otto, Laurin, 2001). Как у типового вида.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Местонахождение Tori Pôrgu, Эстония; нижний эйфель, средний девон.

Замечания. Род *Afanassiaspis* с типовым видом *A. porata*, учрежден по мелкому изолированному фрагменту экзоскелета (тессере).

Afanassiaspis porata Otto et Laurin, 2001

Табл. XXXVI, фиг. 3-4

"Type 1": Otto, Laurin, 1999, fig. 1A-C.

Afanassiaspis porata: Otto, Laurin, 2001, р. 142-143, Афанасьева, 2004, с. 262, табл. XVII, фиг. 3-4.

Голотип – MB, f. 3785, отдельная тессера; местонахождение Tori Pôrgu, южная Эстония; пярнуский горизонт, самая нижняя часть эйфеля, средний девон (Otto, Laurin, 2001, ссылка на изображение в: Otto, Laurin, 1999, fig. 1A, B).

Материал. В коллекции Палеонтологического института РАН не представлен. Голотип, две тессеры MB. f. 3786, MB. f. 3839 и шлифы тессер MB. f. 3837 и MB. f. 3840, хранятся в Музее естествознания Университета Гумбольдта (Берлин); местонахождение Tori Pôrgu, южная Эстония; пярнуский горизонт, самая нижняя часть эйфеля, средний девон.

Диагноз (по Отто и Лорену: Otto, Laurin, 2001, р. 143). Рогатый остеострак, имевший дермальный панцирь, слагающийся из отдельных тессер, которые соединялись друг с другом при помощи шарпеевых волокон. Эти волокна проникают в базальный слой радиально, образуя пучки и нарушая четкую слоистость изопедина. В базальном слое имеются лакуны остеоцитов. Радиальные каналы и субэпидермальное сосудистое сплетение представлены, но плохо дифференцированы друг от друга. Субэпидермальное сосудистое сплетение открывается наружу многочисленными крупными поровыми каналами. Они располагаются вокруг плоских бугорков, лишенных слоя эмалеподобной ткани.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечание. Указанные тессеры были впервые описаны М. Отто и М. Лореном в 1999 году как тессеры остеострака "Туре 1" (Otto, Laurin, 1999). В 2001году, на этом материале ими был учрежден новый род *Afanassiaspis* с типовым видом *A. porata* (Otto, Laurin, 2001).



Рис. 18. *Tremataspis schmidti* Rohon: *a* – реконструкция дорсальной стороны щита (масштаб – 1 см); *б* – схема расположения основных сенсорных линий.



Рис. 19. *Dartmuthia gemmifera* Patten: *a* – реконструкция дорсальной стороны щита (масштаб – 1 см); *б* – схема расположения основных сенсорных линий.



Рис. 20. *Saaremaaspis mickwitzi* (Rohon): *а* – реконструкция дорсальной стороны щита (масштаб – 1 см); *б* – схема расположения основных сенсорных линий.



Рис. 21. *а* – *Oeselaspis pustulata* (Patten), схема расположения основных сенсорных линий (Denison, 1951a); *б* – *Timanaspis kossovoii* Obruchev, схематическая реконструкция дорсальной стороны щита (Афанасьева, 1991). Масштаб – 1 см.



Рис. 22. *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelievre: *а* – реконструкция дорсальной стороны щита, масштаб – 1 мм (Афанасьева, Мярсс, 1997); *б* – схема расположения основных сенсорных линий (Афанасьева, 1991).



Рис. 23. *Dobraspis uralensis* Mark-Kurik et Janvier, реконструкция дорсальной стороны щита: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку (Mark-Kurik, Janvier, 1997). Масштаб – 0,5 см.



Рис. 24. *Thyestes verrucosus* Eichwald: *а* – реконструкция дорсальной стороны щита, (масштаб – 0,5 см); *б* – схема расположения основных сенсорных линий (Афанасьева, 1991).



Рис. 25. Схемы расположения основных сенсорных линий: *а* – *Procephalaspis oeselensis* (Robertson) (Denison, 1951a); *б* – *Witaaspis schrenkii* (Pander) (Афанасьева, 1991). Масштаб – 1 см.



Рис. 26. Схематическая реконструкция щита *Tannuaspis levenkoi* Obruchev: *a* – дорсальная сторона щита (Обручев, 1964); *б* – дорсальная сторона щита (Afanassieva, Janvier, 1985). Масштаб – 1 см.



Рис. 27. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Mimetaspis* glazewskii Janvier (Афанасьева, 1991). Масштаб – 1 см.



Рис 28. Схематическая реконструкция щита *Mimetaspis concordis* Voychishin: *а* – дорсальная сторона щита; *б* – вентральная сторона щита (Voychishin, 1994). Масштаб – 1 см.



Рис. 29. Схематическая реконструкция щита *Pattenaspis rogalai* (Balabai): *а* – вид сверху; *б* – вид сбоку (Афанасьева, Войчишин, 1991). Масштаб – 1 см.



Рис. 30. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Parameteoraspis dobrovlensis* Afanassieva, показано расположение каналов, подходящих к латеральным полям (Афанасьева, 1991). Масштаб – 1 см.


Рис. 31. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Benneviaspis whitei* Belles-Isles et Janvier (Belles-Isles, Janvier 1984). Масштаб – 1 см.



Рис. 32. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Benneviaspis zychi* Afanassieva, показано расположение каналов, подходящих к латеральным полям (Афанасьева, 1991). Масштаб – 1 см.



Рис. 33. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Benneviaspis talimaae* Afanassieva, показано расположение каналов, подходящих к латеральным полям (Афанасьева, 1990). Масштаб – 1 см.



Рис. 34. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Benneviaspis urvantsevi* Mark-Kurik et Janvier (Mark-Kurik, Janvier, 1995). Масштаб – 0,5 см.



Рис. 35. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Citharaspis polonica* (Belles-Isles et Janvier) (Belles-Isles, Janvier, 1984). Масштаб – 0,5 см.



Рис. 36. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Citharaspis junia* Afanassieva, показано расположение каналов, подходящих к латеральным полям (Афанасьева, 1989). Масштаб – 1 см.



Рис. 37. Реконструкция щита *Tauraspis rara* Mark-Kurik et Janvier: *а* – вид сверху; *б* – вид сбоку (Mark-Kurik, Janvier, 1995). Масштаб – 0,5 см.



Рис. 38. Реконструкция щита *Hapilaspis apheles* Mark-Kurik et Janvier: *а* – вид сверху; *б* – вид сбоку (Mark-Kurik, Janvier, 1995). Масштаб – 0,5 см.



Рис. 39. Реконструкция щита *Severaspis rostralis* Mark-Kurik et Janvier: *а* – вид сверху; *б* – вид сбоку (Mark-Kurik, Janvier, 1995). Масштаб – 0,5 см.



Рис. 40. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Zychaspis* siemiradzkii Janvier (Афанасьева, 1991). Масштаб – 1 см.



Рис. 41. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Ukrainaspis kozlowskii* (Zych) (Афанасьева, 1991). Масштаб – 1 см.



Рис. 42. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Stensiopelta pustulata* Janvier (Афанасьева, 1991). Масштаб – 1 см.



Рис. 43. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита "*Cephalaspis*" *microlepidota* Balabai, *a* – вид сверху; *б* – вид сбоку (Афанасьева, Войчишин, 1991). Масштаб – 1 см.



Рис. 44. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Diademaspis* stensioei Afanassieva (Афанасьева, 1989). Масштаб – 1 см.



Рис. 45. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Tegaspis waengsjoei* Belles-Isles et Janvier (Belles-Isles, Janvier, 1984). Масштаб – 0,5 см.

Объяснения к таблицам

Табл. І. Ткани экзоскелета и характерные гистоструктуры остеостраков. Фиг. 1-2. Мезодентин поверхностного слоя бугорка, вертикальные шлифы фрагментов экзоскелета: 1 – Procephalaspis oeselensis (Robertson, 1939), экз. GIT 502-32, масштаб — 20 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 35C, с изменениями); 2 – Tremataspis milleri Patten, 1931, экз. ПИН 4219/10, масштаб — 10 мкм (Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009: fig. 4В). Фиг. 3. Губчатая ткань среднего слоя бугорка Dartmuthia gemmifera Patten, 1931, вертикальный шлиф фрагмента экзоскелета, экз. GIT 502-19, масштаб — 10 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 13A, с изменениями). Фиг. 4. Поверхностный, средний и базальный слои экзоскелета Timanaspis kossovoii Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962, вертикальный шлиф фрагмента экзоскелета, через валик дорсальной стороны щита, поперечно, экз. ПИН 1934/21, масштаб — 100 мкм (Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009: fig. 3A). Фиг. 5. Базальный слой экзоскелета Aestiaspis viitaensis Janvier et Lelièvre, 1994, вертикальный шлиф чешуи, экз. GIT 502-74-2, масштаб — 20 мкм (Афанасьева, Мярсс, 2014: табл. XIII, фиг. 5). Фиг. 6-7. Экзоскелет Oeselaspis pustulata (Patten, 1931a): 6 — средний и базальный слои, горизонтальный, частично косой, шлиф чешуи, экз. GIT 502-13, масштаб — 100 мкм; 7 — поровые поля (отмечены стрелками), расположенные между бугорками на поверхности щита, вертикальный шлиф чешуи, экз. GIT 502-73, масштаб — 50 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 27F, H). Фиг. 8. Перфорированные септы (отмечены стрелками) в экзоскелете Tremataspis sp., вертикальный шлиф фрагмента экзоскелета, экз. GIT 502-55, масштаб — 100 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 9E).

Табл. **П.** Ткани экзоскелета и характерные гистоструктуры остеостраков. Фиг. 1-2. *Paraungulaspis arctoa* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998. Экз. ПИН № 4766/5, микрофрагмент экзоскелета голотипа LIG № 35-670. Местонахождение на р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; североземельская свита, лохков, нижний девон. 1 – вертикальный слом бугорка, расположенного на боковом крае щита, масштаб – 100 мкм; 2 – то же, поверхностный слой, масштаб – 30 мкм (Afanassieva, 2000а: pl. 1, fig. 4, 5; Афанасьева, 2004: табл. І, фиг. 1-2). Фиг. 3, 7. *Tremataspis milleri* Patten, 1931. Экз. ПИН № 4219/3. Местонахождение Эльда, о. Сааремаа, Эстония; кууснымеские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур. 3 - вертикальный разлом верхней части экзоскелета; 7 – перфорированная септа в канале, образующем полигон (вид сверху), масштаб – 30 мкм (Афанасьева, 1991: табл. І, фиг. 3; табл. ІІ, фиг. 5; 2004: табл.

I, фиг. 3, 7). Фиг. 4. *Tremataspis* sp. Экз. ПИН № 3257/606. О. Сааремаа, Эстония; венлок или лудлов, силур. Средний (губчатый) слой экзоскелета (вид сверху), масштаб – 30 мкм (Афанасьева, 1991: табл. II, фиг. 3; 2004: табл. I, фиг. 4). Фиг. 5, 6. *Dartmuthia gemmifera* Patten, 1931. Экз. ПИН № 3256/520. О. Сааремаа, Эстония; паадлаский горизонт, нижний лудлов, верхний силур. 5 – базальный слой (вид сверху), масштаб – 10 мкм; 6 – борозда на поверхности базального слоя, огибающая основание бугорка (вид сверху), масштаб – 30 мкм (Афанасьева, 1991: табл. III, фиг. 4, 6; 2004: табл. I, фиг. 5, 6). Фиг. 8. *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854. Экз. ПИН № 1628/31. О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур. Поровое поле, расположенное на скате крупного бугорка на дорсальной стороне головотуловищного щита, масштаб – 10 мкм (Афанасьева, 1991: табл. I, фиг. 8).

Табл. **Ш.** Фиг. 1-4. Особенности скульптуры и характерные гистоструктуры остеостраков. Фиг. 1-3. Бугорки на поверхности дорсальной стороны головотуловищного щита *Thyestes* verrucosus Eichwald, 1854: 1 – полностью сохранившийся типичный крупный бугорок, вид сбоку, экз. ПИН 1628/9; масштаб — 500 мкм ; 2 – парный «сенсорный» бугорок, вид сверху, экз. ПИН 1628/37, масштаб — 100 мкм (Афанасьева, 1985б: фиг. 2б, табл. VI, фиг. 1, с изменениями); 3 — радиальные каналы, размещенные между бугорками, вид сверху, экз. ПИН 1628/31, масштаб — 100 мкм. Фиг. 4. Радиальные каналы в среднем слое экзоскелета Reticulaspis menneri Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013, вид сверху, поверхностный слой и часть среднего слоя экзоскелета удалены, масштаб — 100 мкм(Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013: табл. IX, фиг. 9). Фиг. 5-6. Экзоскелет Ateleaspis cf. Ateleaspis tessellata Traquair, 1899: 5 — тессера головотуловишного шита из трех фрагментов, вид сверху, экз. GIT 502-224-(1-3); 6 – вертикальный шлиф фрагмента экзоскелета, экз. GIT 502-224-3; масштаб — 500 мкм (5), 100 мкм (6) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 5A, C). Фиг. 7-8. Hemicyclaspis murchisoni (Egerton, 1857), вертикальный шлиф чешуи из хвостовой части туловищного отдела: 1 – общий вид, масштаб — 100 мкм, 2 — поверхностный слой экзоскелета, масштаб — 20 мкм.

Табл. **IV.** Экзоскелет видов рода *Tremataspis* Schmidt, 1866. Фиг. 1-4. Чешуи: 1 – *Tremataspis schmidti* Rohon, 1892, вид сверху, экз. GIT 502-270; 2 – *T. milleri* Patten, 1931, вид сбоку, экз. GIT 502-328; 3 – *T. mammillata* Patten, 1931, вид сверху, экз. GIT 502-276; 4 – *T. rohoni Robertson, 1938, вид сверху, экз.* GIT 502-452; масштаб — 200 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 8D, J, M, R). Фиг. 5-10. Вертикальные шлифы экзоскелета: 5 – *T. schmidti* Rohon, чешуя, экз.

GIT 502-54; 6-8 – *T. milleri Patten; 6 – чешуя, экз.* GIT 502-59; 7 – чешуя, экз. GIT 502-28; масштаб – 100 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 9A, C, D); 8 – фрагмент дорсальной стороны головотуловищного щита, экз. ПИН 4219/10, масштаб – 10 мкм (Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009: fig. 3H); 9, 10 – чешуи, *T. mammillata Patten, 9 – экз.* GIT 502-62; 10 – экз. GIT 502-63; масштаб – 100 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 9G, I).

Табл. V. Экзоскелет головотуловищного щита видов рода *Dartmuthia* Patten, 1931. Фиг. 1-5. *D. gemmifera Patten, 1931; 1-2 — скульптура дорсальной стороны щита, 1 — боковая часть щита, экз.* TUG 865-154, 2 — задняя часть щита, экз GIT 502-437, масштаб — 5 мм, 3 — скульптура вентральной стороны щита, экз. TUG 865-155, масштаб — 1 мм, 4, 5 — вертикальные шлифы краевого ребра (4) и дорсальной стороны щита (5), экз. 502-20, масштаб — 100 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 11H, I, fig. 12E). Фиг. 6-10. *D. procera* Märss, Afanassieva, Blom, 2014; 6-8 — чешуи, вид сверху: 6, 8 — экз. GIT 502-193, 7 - экз. GIT 502-340, масштаб — 500 мкм (6, 7), масштаб — 100 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 14G, H, K); 9, 10 — вертикальные шлифы: 9 — продольный срез крупного бугорка, экз. GIT 502-45, масштаб — 50 мкм, 10 — поперечный срез тессер, экз. GIT 502-377-1, масштаб — 20 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 15В, 1).

Табл. VI. Экзоскелет *Saaremaaspis mickwitzi* (Rohon, 1892). Фиг. 1-6. Скульптура головотуловищного щита: 1 — вентральная сторона щита, экз. ПИН 3257/566, масштаб — 1 мм, 2 — экз. GIT 502-6-2, масштаб — 100 мкм; 3 — задне-боковая часть щита, экз. GIT 502-524, масштаб — 500 мкм, 4-6 — фрагменты щита, экз. GIT 502-311, GIT 502-268, GIT 502-420, масштаб — 200 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 16C, G, K, fig. 18A-C). Фиг. 8, 9. Горизонтальные сломы бугорков: 8 — у основания бугорка, 9 — в средней части бугорка; вентральная сторона щита, экз. ПИН 3257/566 (Афанасьева, 1991: табл. IV, фиг. 3, 4). Фиг. 10, 11. Шлифы экзоскелета: 10 - вертикальный шлиф, экз. GIT 502-52; 11 - горизонтальный шлиф через бугорки, экз. 502-23; масштаб — 50 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 19). Фиг. 7. Микрорельеф на поверхности экзоскелета *Saaremaaspis* aff. *S. mickwitzi* (Rohon, 1892), экз. GIT 502-222, масштаб — 100 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 18E).

Табл. VII. Экзоскелет Oeselaspis pustulata (Patten, 1931). Фиг. 1-7. Скульптура экзоскелета головотуловищного щита: 1, 6 — экз. GIT 502-136, масштаб — 100 мкм (1), 200 мкм (6); 2, 7 – экз. GIT 502-145, масштаб — 200 мкм (2), 500 мкм (7); 3 – экз. GIT 502-138, 4 – экз. GIT 502-147, масштаб — 200 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 25A-G). Фиг. 8-11. Вертикальные шлифы экзоскелета: 8 — через удлиненный бугорок продольно,

экз. GIT 502-9; 9, 11 — чешуя, GIT 502-12; 10 — чешуя, GIT 502-11; масштаб — 100 мкм (8, 9), 50 мкм (10, 11) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 27А-D).

Табл. **VIII.** Экзоскелет *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelièvre, 1994. Фиг. 1-6. Скульптура экзоскелета: 1, 3, 4 — фрагмент головотуловищного щита, 1, 4 — экз. GIT 502-302, 3 - экз. GIT 502-317; 2 — чешуя, экз. GIT 502-279; масштаб — 200 мкм (1, 2), 100 мкм (3, 4) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 21A-D); 5, 6 - чешуя, экз. GIT 502-74 (расшлифована, см. 7-10), 5 — вид сверху, 6 — вид снизу, масштаб — 500 мкм (Афанасьева, Мярсс, 2014: табл. XIII, фиг. 1, 2). Фиг. 7-10. Вертикальные шлиф через среднюю часть чешуи продольно, экз. GIT 502-74, 7 — общий вид, 8 — поверхностный слой экзоскелета, 9 — средний слой экзоскелета (видны срезы поровых полей), 10 — базальный слой экзоскелета, масштаб — 100 мкм (7), 10 мкм (8, 9), 50 мкм (10) (Афанасьева, Мярсс, 2014: табл. XIII, фиг. 3-6).

Табл. IX. Экзоскелет *Timanaspis kossovoii* Obruchev in Kossovoi et Obruchev, 1962. Фиг. 1, 2. Скульптура экзоскелета дорсальной стороны щита: 1- бугорок и валики, экз. LIG 20-547, масштаб — 2 мм (Афанасьева, 2012: рис. 1); 2 — валики и бугорки, размещенные в продольные ряды, масштаб — 1 мм (Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009: fig. 1B, с изменениями). Фиг. 3-8. Вертикальные шлифы экзоскелета: 3, 4, 6 — дорсальная сторона щита, 3, 6 — бугорок, поперечно, экз. ПИН 1934/23, масштаб — 100 мкм (3), 10 мкм (6); 4 — валик, продольно, экз ПИН 1934/22; масштаб — 10 мкм; 5, 7, 8 — вентральная сторона щита, экз ПИН 1935/24, 5 - обший вид, масштаб — 100 мкм, 7 - три слоя экзоскелета, масштаб - 10 мкм, 8 - поверхностный слой (Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009: fig. 3B-G). Табл. X. Экзоскелет *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854. Фиг. 1-5. Скульптура экзоскелета: 1 -разноразмерные бугорки на дорсальной стороне головотуловишного щита, экз. ПИН 1628/30 (Afanassieva, 2014: pl. I, fig. 1); 2 — задняя часть интерзональной составляющей щита, экз. ПИН 1628/9, масштаб — 1 мм (1, 2); 3, 4 — чешуи хвостового отдела туловища, экз. AMNH 20200, масштаб — 100 мкм (3), 200 мкм (4) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 29J, K); 5 — тонкая ребристость на поверхности мелкого бугорка, экз. ПИН 1628/31, масштаб — 30 мкм (Afanassieva, 2004b: fig. 2A). Фиг. 6-9. Вертикальные шлифы экзоскелета: 6 — ткань с большим количеством полостей клеток, крупный бугорок фрагмента щита, экз. GIT 502-27; 7, 9 – экз. GIT 502-24, 7 - плотная ткань мезодентина с узкими дентиновыми канальцами, крупный бугорок, возможно, расположенный на краю щита, продольно, 9 – средний слой экзоскелета (видны срезы поровых полей); 8 - экз. GIT 502-68, средний слой экзоскелета (видны срезы поровых полей, отмечено стрелкой); масштаб — 50 мкм (6-9) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig 31D-G).

Табл. XI. Экзоскелет *Procephalaspis oeselensis* (Robertson, 1939). Фиг. 1-10. Скульптура экзоскелета: 1-7 — чешуи, 1 - экз. GIT 502-155, 2 - экз. GIT 502-150, 3 - экз. GIT 502-151, 4 - экз. GIT 502-99, 6 - экз. GIT 502-158, 6 - экз. GIT 502-417, 7 - экз. GIT 502-152, 8 - экз. GIT 502-149, масштаб — 500 мкм; 9, 10 — фрагмент головотуловищного щита, экз. GIT 502-92, масштаб — 200 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 33A, B, fig. 34A-H). Фиг. 11-14. Вертикальные шлифы экзоскелета: 11 — фрагмент экзоскелета с бугорками, экз. GIT 502-473, 12 - через бугорок поперечно, экз. GIT 502-472, 13, 14 — через валик продольно, экз. GIT 502-37, масштаб — 100 мкм (11,13), 50 мкм (12), 20 мкм (14) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 35A-D, с изменениями).

Табл. XII. Фиг. 1-4. *Witaaspis schrenkii* (Pander, 1856). О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский и паадлаский горизонты, верхний венлок - нижний лудлов, силур. Дорсальная сторона щита, общий вид: 1 - экз. ПИН № 3256/521, ядро; 2 - экз. ПИН № 3256/529, отпечаток с фрагментами экзо- и эндоскелета; масштаб – 0,5 см; (Афанасьева, 1991: табл. XIII, фиг. 1, 2; 2004: табл. VIII, фиг. 1-2). Скульптура экзоскелета: 3 – экз. ПИН № 1628/13, бугорки на поверхности щита; 4 – экз. ПИН № 1628/25, группы бугорков, разбитые бороздами на полигональные поля (вид с внутренней стороны экзоскелета, часть ткани среднего слоя и базальный слой отсутствуют), масштаб – 100 мкм (Афанасьева, 1991: табл. VII, фиг 3; 2004: табл. VIII, фиг. 4). Фиг. 5-7. *Septaspis pectinata* Afanassieva, 2000. Голотип – ПИН № 4765/45. Местонахождение на р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур. Фрагмент экзоскелета: 5 – общий вид, масштаб – 100 мкм, 6 – микрорельеф на поверхности бугорков, масштаб – 30 мкм, 7 – перфорированная септа, масштаб – 10 мкм (Afanassieva, 2000a: pl. 2, fig. 3a, e; Афанасьева, 2004: табл. VIII, фиг. 5-7).

Табл. XIII. Экзоскелет *Eldaaspis miklii* Märss, Afanassieva, Blom, 2014. Фиг. 1-11. Скульптура чешуй: 1, 11 - голотип GIT 502-457, 2 - экз. GIT 502-495, 3 - экз. GIT 502-456, 4 - экз. GIT 502-494, 5 - экз. GIT 502-487, 6 - экз. GIT 502-503, 7 - экз. GIT 502-505, 8, - экз. GIT 502-502, 9 - экз. GIT 502-498, 10 - экз. GIT 502-493, масштаб — 200 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 41A-K). Фиг. 12, 13. Вертикальный шлиф экзоскелета, экз. GIT 502-76: 12 — бугорок, поверхностный и средний слои, 13 - средний слой, видны срезы перфорированных септ, масштаб — 20 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 42B, C).

Табл. XIV. Экзоскелет *Tahulaspis ordinata* Märss, Afanassieva, Blom, 2014. Фиг. 1-9. Скульптура экзоскелета: 1, 4 - чешуя, голотип GIT 502-395, масштаб — 1 мм (1), 200мкм (2), 2, 3 — фрагменты головотуловищного щита, экз. GIT 502-343, экз. GIT 502-393, масштаб — 500 мкм (2), 200 мкм (3), 5-9 — чешуи, экз. GIT 502-176, экз. GIT 502-190, экз. GIT 502-394, экз. GIT 502-341, экз. GIT 502-347, масштаб — 1 мм (5, 6, 7), 500 мкм (9), 200 мкм (8) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 37A-I). Фиг. 10-14. Вертикальные шлифы экзоскелета: 10, 11 — чешуя продольно, экз. GIT 502-42, 12, 13 — чешуя, экз. GIT 502-39, 14 — фрагмент экзоскелета, экз. GIT 502-40, масштаб — 200 мкм (10, 12, 14), 50 мкм (11, 13) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 39A-E).

Табл. **XV.** Экзоскелет *Meelaidaspis gennadii* Märss, Afanassieva, Blom, 2014. Фиг. 1-6. Скульптура экзоскелета головотуловищного щита: 1-4 — фрагменты щита, экз. GIT 502-514, экз. GIT 502-509, экз. GIT 502-516, экз. GIT 502-517, масштаб — 200 мкм; 5, 6 — фрагмент щита, голотип GIT 502-511, масштаб — 200 мкм (5), 20 мкм (6) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 43A-E, M). Фиг. 7-11. Вертикальные шлифы фрагментов экзоскелета: 7, 8 - экз. GIT 502-530, масштаб — 200 мкм (7), 100 мкм (8); 9 - экз. GIT 502-528, масштаб — 100 мкм; 10, 11 - экз. GIT 502-531, масштаб — 100 мкм (10), 50 мкм (11) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 49A, B, E, J, I).

Табл. XVI. Фиг. 1-11. Экзоскелет *Ohesaareaspis ponticulata* Märss, Afanassieva, Blom, 2014. Фиг. 1-6. Скульптура экзоскелета: 1, 4 — фрагменты головотуловищного щита, экз. GIT 570-26, экз. GIT 502-261, 2, 3 — пластинки, экз. GIT 570-28, экз. GIT 570-25, 5, 6 — чешуи, экз. GIT 570-21, голотип GIT 232-34, масштаб — 500 мкм (1-3, 5, 6), 200 мкм (4), (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 46E-J). Фиг. 7-11. Вертикальные шлифы фрагментов экзоскелета: 7, 8 - экз. GIT 502-380-2; 9, 10 - экз. GIT 502-75; 11 - экз. GIT 502-380-1, масштаб — 100 мкм (7, 9, 11), 50 мкм (8, 10) (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 47A-D, F). Фиг. 12. Экзоскелет остеострака неопределенной систематической принадлежности, вертикальный шлиф через бугорок, масштаб — 100 мкм (Märss, Afanassieva, Blom, 2014: fig. 47H).

Табл. XVII. Фиг. 1. Экзоскелет *Benneviaspis zychi* Afanassieva, 1989, скульптура экзоскелета головотуловищного щита, вид сверху, фрагмент экз. ПИН № 3592/92, масштаб — 200 мкм. Фиг. 2. Экзоскелет *Escuminaspis laticeps* (Traquair, 1890), вертикальный шлиф через бугорок, фрагмент экз. МНNM 01-82, масштаб — 30 мкм.

Табл. XVIII. Экзоскелет Paraungulaspis arctoa Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998.

Фиг. 1-8. Скульптура головотуловищного щита, 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 щита; 2 - бугорки на извлеченном из породы микрофрагменте экзоскелета из передней части щита (экз. ПИН № 4766/9); 3 - тонкая исчерченность на поверхности краевого бугорка щита (экз. ПИН № 4766/6); 4 - радиальные каналы на сломе микрофрагмента экзоскелета щита (экз. ПИН № 4766/2); 5-8 - объемная сеть последующей генерации дентина на поверхности экзоскелета головотуловищного щита (экз. ПИН № 4766/10) (7, 8 – виден поглощенный сетью бугорок первой генерации дентина), масштаб – 0.5 мм (1), 30 мкм (2, 4, 6); 10 мкм (3, 8), 100 мкм (5, 7) (Афанасьева, 2011: табл. XII, фиг. 1-8). Табл. IX. Экзоскелет остеостраков рода *Reticulaspis* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013. Фиг. 1-8. *Reticulaspis menneri* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013, 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 головотуловищного щита (вид сверху). Масштаб – 1 мм (1), 0,5 мм (2-5, 7), 2 мм (9) (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013: табл. IX).

Табл. **XX.** Экзоскелет *Reticulaspis menneri* и *Nucleaspis unica* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013. Фиг. 1-4. *Reticulaspis menneri*, голотип ПИН № 4766/30; Россия, 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) (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013: табл. IX, фиг. 1-4). Фиг. 5-8. *Nucleaspis unica*, 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 головотуловищного щита: 7 – округлые бугорки; 8 – сетевидная структура. Масштаб – 100 мкм (1, 3, 7, 8), 30 мкм (2, 4), 300 мкм (5, 6) (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013: табл. IX, фиг. 5-8).

Табл. XXI. Ateleaspis sp. Экз. LIG (ЛитНИГРИ), № 35-669. Местонахождение на р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; североземельская свита, лохков, нижний девон. 1 - отпечаток дорсальной стороны головотуловищного щита и части туловища (x1,4), 2 – базальная часть грудного плавника (x5,4). (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998: табл. V, фиг. 3; Афанасьева, 2004, табл. II, фиг. 1, 2).

Табл. XXII. ФИГ. 1. Tremataspis schmidti Rohon, 1892. Экз. ПИН № 3256/534. О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, нижний силур. Дорсальная сторона головотуловищного щит, масштаб – 1 см (Афанасьева, 1991: табл. VIII, фиг. 1; 2004, табл. III, фиг. 1). Фиг. 2. *Tremataspis milleri* Patten, 1931. Лектотип – AMNH 11219 (ранее 38-71-9813 = Т. 564). Колл. У. Пэттена. Американский музей естественной истории, Нью-Йорк. О. Сааремаа, Эстония; силур. Дорсальная сторона щита, масштаб – 1 см (Robertson, 1938a: pl. II, fig. 2). Фиг. 3. Tremataspis mammillata Patten, 1931. Лектотип – AMNH 11529 (ранее 38-71-9713 = T. 445). Колл. У. Пэттена. Американский музей естественной истории, Нью-Йорк. О. Сааремаа, Эстония; лудлов, верхний силур. Дорсальная сторона щита, масштаб – 1 см (Robertson, 1938a: pl. II, fig. 3.). Фиг. 4. Tremataspis rohoni Robertson, 1938. Голотип – AMNH 11523 (ранее 38-71-9379 = Т. 106). Колл. У. Пэттена. Американский музей естественной истории, Нью-Йорк. О. Сааремаа, Эстония; нижний лудлов, верхний силур. Дорсальная сторона щита, масштаб – 1 см (Robertson, 1938a: pl. II, fig. 4). Фиг. 5. Tremataspis obruchevi Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998. Голотип – LIG № 35-667. Местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур. Дорсальная сторона щита, масштаб – 1 см. (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998: табл. V, фиг. 2; Афанасьева, 2004, табл. III, фиг. 5). Фиг. 6-7. Dartmuthia *gemmifera* Patten, 1931. Экз. ПИН № 3256/520. О. Сааремаа, Эстония; паадлаский горизонт, нижний лудлов, верхний силур. 6 - дорсальная сторона головотуловищного щита, масштаб – 1 см (Афанасьева, 1991: табл. VIII, фиг. 2). 7 – скульптура на поверхности щита (бугорки и тессеры), масштаб – 1 мм (Афанасьева, 2004, табл. III, фиг. 6-7).

Табл. XXIII. Фиг. 1-2. Saaremaaspis mickwitzi (Rohon, 1892). О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур. 1- голотип ПИН № 3257/536, дорсальная сторона щита (вид с внутренней стороны), масштаб – 1 см; 2 – экз. ПИН № 3256/566, бугорки на вентральной стороне щита (x100) (Афанасьева, 1991: табл. IV, фиг. 1; табл. IX, фиг. 1; 2004: табл. IV, фиг. 1-2). Фиг. 3-4. Saaremaspis aff. S. mickwitzi (Rohon, 1892). Экз. ПИН № 4765/7. Местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур. Фрагмент экзоскелета: 3 – общий вид, масштаб – 100 мкм, 4 – бугорки на поверхности, масштаб – 30 мкм (Afanassieva, 2000a, pl. 2, fig. 2; Афанасьева, 2004: табл. IV, фиг. 3-4). Фиг. 5-8. Oeselaspis pustulata (Patten, 1931). Архипелаг Северная Земля, Россия; силур. Фрагменты экзоскелета: 5 – экз. ПИН № 4765/8; местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции; средняя часть устьспокойнинской свиты, лудлов, верхний силур; фрагмент туловищной чешуи, масштаб – 300 мкм; 6 – экз. ПИН № 4765/65; участок Соседний, пролив Юнгштурм, сев. побережье, о. Пионер; ?верхняя часть самойловичской свиты, верхний венлок, нижний силур; фрагмент головотуловищного щита, масштаб – 300 мкм; 7, 8 – экз. ПИН № 4765/66; участок Соседний, пролив Юнгштурм, сев. побережье, о. Пионер; ?верхняя часть самойловичской свиты, верхний венлок, нижний силур; фрагмент головотуловищного щита, масштаб – 100 мкм (7), 30 мкм(8) (Afanassieva, 2000a, pl. 1, fig. 1, 2a, 4a; Афанасьева, 2004: табл. IV, фиг. 5-8).

Табл. XXIV. Фиг. 1-2. *Тітапазріз kossovoii* Obruchev іп Kossovoi et Obruchev, 1962. Голотип – ПИН № 1934/1. Местонахождение на р. Великой, Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, гребенской горизонт, верхний пржидолий, верхний силур. Ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны: 1 – общий вид (Афанасьева, 1991: табл. IX, фиг. 1), 2 – скульптура на поверхности щита, масштаб – 1 см (Афанасьева, 2004: табл. V, фиг. 1-2). Фиг. 3-6. *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994. О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур. Голотип – GIT 247-1 (ранее TAGI Pi 7279), Институт геологии Таллинского технического университета; местонахождение Вийта; вийтаские слои; головотуловищный щит: 3 – общий вид с дорсальной стороны (х около 6)

(Афанасьева, Мярсс, 1997: рис. 1а); 5 – фрагмент скульптуры на вентральной стороне щита (х31). Экз. ПИН № 3257/607; вероятно, вийтаские или везикуские слои; головотуловищный щит: 4 – экз. ПИН № 3257/607а; отпечаток цефалического отдела с дорсальной стороны и ядро брюшного отдела щита с вентральной стороны, масштаб – 5 мм (Афанасьева, 1996: табл. XII, фиг. 1); 6 – экз. ПИН № 3257/607б; отпечаток брюшного отдела щита той же особи с фрагментами экзоскелета (вид с внутренней стороны экзоскелета), масштаб – 0,5 мм (Афанасьева, 2004: табл. V, фиг. 3-6).

Табл. XXV. Фиг. 1-3, 6, 7. Aestiaspis viitaensis Janvier et Lelievre, 1994. О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур. Экз. ПИН № 3257/6076; вероятно, вийтаские или везикуские слои; головотуловищный щит (вид с внутренней стороны экзоскелета): 1 – уплощенный зубчик с края щита, масштаб – 30 мкм, 2 – каналы и полости среднего и базального слоев экзоскелета брюшного отдела щита с вентральной стороны щита, масштаб – 300 мкм, 3 – перфорированная септа, там же, масштаб – 3 мкм. Голотип – GIT 247-1 (ранее TAGI Pi 7279), Институт геологии Таллинского технического университета; местонахождение Вийта; вийтаские слои; головотуловищный щит: 6 – фрагмент чешуи с заднебокового края щита, масштаб – 100 мкм. Экз. TAGI, Pi 7372; местонахождение Вийта; вийтаские слои; туловищная чешуя: 7 – общий вид (x38) (Афанасьева, Мярсс, 1997: табл. VI, 1-3, 6, 7; 2004: табл. VI, фиг. 1-3, 6, 7). Фиг. 4-5. Aestiaspis aff. A. viitaensis Janvier et Lelievre, 1994. Экз. ПИН № 4765/14. Местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур. Мелкий фрагмент экзоскелета: 4 – общий вид, масштаб – 300 мкм, 5 – узкие гребешки и поровые поля на поверхности экзоскелета, масштаб -30 мкм (Afanassieva, 2000a, pl. 2, fig. 1; Афанасьева, 2004: табл. VI, фиг. 4-5). Фиг. 8-13. ? А. viitaensis Janvier et Lelievre, 1994. О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур. Туловищные чешуи: 8 – экз. ТАGI, Рі 7399 (х30); 9 – экз. ТАGI, Рі 7401, фрагмент скульптуры (х88); 10 – экз. TAGI, Pi 7398 (x17); местонахождение Эльда; кууснымеские слои (Афанасьева, Мярсс, 1997: табл. VI, фиг. 8-10); 11 – экз. ТАGI, Рі 7379 (х32); 12 – экз. ТАGI, Рі 7381 (х32); 13 – экз. ТАGI, Рі 7380 (x28); местонахождение Везику; везикуские слои (Афанасьева, Мярсс, 1997: табл. VI, фиг. 11-13; 2004: табл. VI, фиг. 8-13). Фиг. 14. ? Aestiaspis sp. Экз. ТАGI, Рі 7374 (х25). Местонахождение Сильма, о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур. Туловищная чешуя (Афанасьева, Мярсс, 1997: табл. VI, фиг. 14; 2004: табл. VI, фиг. 8).

Табл. XXVI. *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854. О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур. Фиг. 1-6: дорсальная сторона головотуловищного щита: 1 – экз. ПИН № 256/537, ядро, общий вид, масштаб – 1 см; 2 – экз. ПИН № 1628/10, отпечаток с фрагментами экзоскелета, передняя часть щита, масштаб – 1 мм; 3 – экз. ПИН № 1628/30, бугорки среднего и малого размеров на поверхности щита, масштаб – 100 мкм; 4 – экз. ПИН № 1628/9, крупный бугорок на интерзональной составляющей щита с сохранившейся апикальной частью (шип), масштаб – 0,5 мм; 5 - экз. ПИН № 1628/23, уплощенные зубчики на боковом крае щита, масштаб – 0,5 мм; 6 - экз. ПИН № 1628/31, парные «сенсорные» бугорки на поверхности интерзональной составляющей щита, масштаб – 100 мкм. Фиг. 7 – экз. ПИН № 1628/12, удлиненные бугорки на вентральной стороне рога, масштаб – 0,5 мм. (Афанасьева, 1991: табл. VI, фиг.2, 6, табл. XI, фиг. 3, табл. XII, фиг. 1, 4; 2004: табл. VII, фиг. 1-7).

Табл. XXVII. Фиг. 1, 3-4. *Таппиаspis levenkoi* Obruchev, 1956. Местонахождение Юргу-Даг, Тува, Россия; хондергейская, самагалтайская или кендейская свиты, лохков – прагиен, нижний девон. Голотип – ПИН № 1013/1: 1 - ядро с дорсальной стороны с фрагментами эндоскелета и часть отпечатка вентральной стороны щита, масштаб – 1 см; 3 – отпечатки бугорков вентральной стороны щита, масштаб – 1 мм (Афанасьева, 1991: табл. XIV, фиг. 1, 4). Экз. ПИН № 1013/16: 4 – отпечатки бугорков с дорсальной стороны щита с частично сохранившимся экзоскелетом, масштаб – 1 мм (Афанасьева, 1991: табл. XIV, фиг. 3; 2004: табл. IX, фиг. 1-4). Фиг. 2. *Таппиаspis* cf. *T. levenkoi* Obruchev, 1956. Экз. ПИН № 1013/2. Местонахождение Юргу-Даг, Тува, Россия; хондергейская, самагалтайская или кендейская свиты, лохков – прагиен, нижний девон. Часть отпечатка дорсальной стороны щита. Масштаб – 1 см. (Афанасьева, 1991, табл. XIV, фиг. 2). Фиг. 5. *Тиvaspis margaritae* Obruchev, 1956. Голотип – ПИН № 1013/7. Местонахождение к юго-западу от г. Кызыл в районе оз. Хадын, Тува; самагалтайская свита, лохков, нижний девон. Часть ядра щита с дорсальной стороны с фрагментами экзоскелета, туловищные чешуи, масштаб – 1 мм. (Афанасьева, 1991: табл. XIV, фиг. 5; 2004: табл. XIV, фиг. 5).

Табл. XXVIII. Фиг. 1. *Mimetaspis glazewskii* Janvier, 1985. Экз. LIG (ЛитНИГРИ), № 5-712. Местонахождение в окрестностях с. Бураковка, р. Днестр, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии, верхний лохков – ?нижний прагиен, нижний девон. Ядро дорсальной стороны щита, масштаб – 1 см (Афанасьева, 1991, табл. XV, фиг. 1; 2004, табл. X, фиг. 1). Фиг. 2-3. *Pattenaspis rogalai* (Balabai, 1962). Местонахождение в окрестностях с. Городница, Городенковский р-н (Подолия), Ивано-Франковская область, Украина; иваневский горизонт или устечковская свита днестровской серии, нижний – средний жедин (лохков), нижний девон. 1 - лектотип – SMNH BP (ранее ГПМ), № 17311, Государственный природоведческий музей (Львов), ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны; 2 – паралектотип — экз. SMNH BP (ранее ГПМ), №17310, часть ядра головотуловищного щита с дорсальной стороны; 2 – паралектотип — экз. SMNH BP (ранее ГПМ), №17310, часть ядра головотуловищного щита с дорсальной стороны, масштаб – 1 см (Афанасьева, Войчишин, 1991: рис. 2; табл. IX, фиг. 1, 2; 2004: табл. X, фиг. 2-3). Фиг. 4-5. *Рагатеteoraspis dobrovlensis* Аfanassieva, 1991. Голотип - LIG (ЛитНИГРИ), № 5-538. Местонахождение в окрестностях с. Добровляны, Подолия, Украина; вероятно иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Дорсальная часть ядра с фрагментами экзоскелета, масштаб – 1 см (Афанасьева, 1991: табл. XV, фиг. 2, 3; 2004: табл. X, фиг. 4-5).

Табл. XXIX. Фиг. 1-3. *Benneviaspis zychi* Afanassieva, 1989. Голотип – экз. ПИН № 3692/88а, б. Села Киданов-Сапова, р. Днестр, Подолия, Украина; хмелевская свита днестровской серии, нижний прагиен, нижний девон. 1, 2 – экз. ПИН № 3692/88а, ядро дорсальной стороны щита (1 – отмечено место ветвления канала sel₁; 3 – экз. ПИН № 3692/886, противоотпечаток дорсальной стороны щита, масштаб – 1 см (Афанасьева, 1991: табл. XVI, фиг. 1, 2). Фиг. 4. *Benneviaspis talimaae* Afanassieva, 1990. Голотип - LIG (ЛитНИГРИ) № 5-711. Местонахождение в окрестностях с. Городница на левом берегу Днестра, Подолия, Украина; верхняя часть устечковской свиты днестровской серии, верхний лохков, нижний девон. Передняя часть ядра головотуловищного щита с дорсальной стороны, масштаб – 1 см (Афанасьева, 2004, табл. XI, фиг. 1-4).

Табл. ХХХ. Фиг. 1. *Citharaspis junia* Afanassieva, 1989. Голотип – ПИН № 3592/93а. Правый берег р. Стрыпы, села Киданов-Сапова, Подолия, Украина; хмелевская свита днестровской серии, нижний прагиен, нижний девон. Ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны, масштаб – 1 см (Афанасьева, 1991: табл. XVII, фиг. 1; 2004: табл. XII, фиг. 1-2). Фиг. 2-4. *Zychaspis siemiradzkii* Janvier, 1985. Подолия, Украина; днестровская серия, верхний лохков – нижний прагиен, нижний девон. 2 - экз. LIG (ЛитНИГРИ) № 5-597, с. Устечко, отпечаток передней части дорсальной стороны щита; 3 – экз. LIG (ЛитНИГРИ) № 5-716, с. Городница, отпечаток передней части дорсальной составляющей с фрагментами эндоскелета, масштаб – 1 см (Афанасьева, 1991: табл. XX, фиг. 1-3; 2004: табл. XII, фиг. 3-4).

Табл. XXXI. Фиг. 1-4. Ukrainaspis kozlowskii (Zych, 1937). Местонахождения в окрестностях с. Устечко, Подолия, Украина; устечковская свита, днестровская серия, верхний лохков – нижний прагиен, нижний девон. 1 – экз. LIG (ЛитНИГРИ) № 5-718а, дорсальная часть ядра с фрагментами экзоскелета; 2, 3 – экз. ПИН № 3592/103, отпечаток дорсальной стороны щита с фрагментами эндоскелета: 2 – вид сверху, 3 – вид сбоку; 4 - экз. ПИН № 3592/105, отпечаток рога и части интерзональной составляющей с фрагментами экзо- и эндоскелета, масштаб – 1 см. (Афанасьева, 1991: табл. XVIII, фиг. 1, 2; табл. XIX, фиг. 1, 2; 2004: табл. XIII, фиг. 1-4).

Табл. XXXII. Фиг. 1-4. Stensiopelta pustulata Janvier, 1985. Местонахождения в окрестностях с. Устечко, Подолия, Украина; устечковская свита, днестровская серия, верхний лохков, нижний девон. Головотуловищные щиты: 1 – экз. LIG (ЛитНИГРИ) № 5-636а, дорсальная часть ядра с фрагментом туловищного отдела; 2 - экз. LIG (ЛитНИГРИ) № 5-715, отпечаток части дорсальной стороны щита; 3 – экз. ПИН № 3592/101, дорсальная часть ядра с фрагментами экзоскелета; 4 - экз. LIG (ЛитНИГРИ) № 5-709, вентральная часть ядра, масштаб – 1 см (Афанасьева, 1991: табл. XXI, фиг. 1-4; 2004, табл. XIV, фиг. 1-4). Фиг. 5. "Cephalaspis" microlepidota Balabai, 1962. Лектотип – SMNH BP (ранее ГПМ) № 25564, Государственный природоведческий музей (Львов). Местонахождение в окрестностях с. Городница, Городенковский р-н (Подолия), Ивано-Франковская область, Украина; иваневский горизонт или устечковская свита днестровской серии, лохков, нижний девон. Ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны (без правого рога), масштаб – 1 см (Афанасьева, Boйчишин, 1991: табл. IX, фиг. 3, 4; Афанасьева, 2004, табл. XIV, фиг. 5).

Табл. XXXIII Фиг. 1-2. *Diademaspis stensioei* Afanassieva, 1989. Местонахождение в окрестностях с. Устечко, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии, верхний лохков, нижний девон. 1 - голотип ПИН № 3592/95, часть отпечатка дорсальной стороны щита (правая сторона) с фрагментами экзо- и эндоскелета; 2 – экз. ПИН № 3592/96, отпечаток рога и части интерзональной составляющей щит, масштаб – 1 см (Афанасьева, 1991: табл. XXII, фиг. 1, 3; 2004, табл. XV, фиг. 1-2). Фиг. 3–5. *Ilemoraspis kirkinskayae* Obruchev, 1961. Голотип – ПИН № 1642/1. Чазы-Койза, Южно-Минусинская впадина, Хакасия, Россия; илеморовская свита, живет, средний девон. Отпечаток дорсальной стороны щита и части туловищного отдела с фрагментами экзоскелета. 3 – общий вид, масштаб – 1 см; 4 – тессеры рядом с орбитой, масштаб – 1 мм; 5 – туловищные сегменты, масштаб – 1 мм (Афанасьева, 2004, табл. XV, фиг. 3-5).

Табл. XXXIV. *Paraungulaspis arctoa* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998. Голотип - LIG (ЛитНИГРИ) № 35-670. Местонахождение на р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; североземельская свита, лохков, нижний девон. Отпечаток дорсальной стороны головотуловищного щита и части туловища с фрагментами экзо- и эндоскелета (x1,2). 1 – общий вид (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998: табл. VI); 2 — тессеры головотуловищного щита (вид с базальной стороны); 3 — отпечаток туловищной части с фрагментами чешуй (x6) (Afanassieva, 1999: fig. 1).

Табл. XXXV. Фиг. 1-2. *Reticulaspis menneri* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013. Голотип - ПИН, № 4766/30; архипелаг Северная Земля, о. Октябрьской Революции, р. Подъемная, местонахождение 67, слой 12; нижний девон, лохков, североземельская свита: а — головотуловищный щит, вид с дорсальной стороны; б — прорисовка по фотографии. Обозначения: с – корнуальный вырост, dc – дорсомедиальный гребень, df – дорсальное поле, nh – назогипофизное отверстие, orb – орбита, pd – валик, огибающий латерально дорсальное поле, ро – преорбитальное возвышение, ps – пинеальная борозда, sc – туловищные чешуи, tl - следы тессер латерального поля. Масштаб — 10мм (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 2013: рис.1). Фиг. 3. *Nucleaspis unica* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013. 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, с – корнуальный вырост, dac – канал дорсальной аорты, igs – след межжаберной перегородки, orb – след орбиты, sc – отпечатки туловищных чешуй. Масштаб — 5 мм.

Табл. XXXVI. Фиг. 1-2. *Balticaspis latvica* Lyarskaya, 1981. Голотип – LDM № 58-5, Музей естественной истории Латвии (Рига), скважина Талсы-55, Латвия; пярнуский горизонт, эйфель, средний девон. 1 - отпечаток вентральной стороны щита (без переднего края); 2 - противоотпечаток вентральной стороны щита (без переднего края), масштаб – 1 см (Афанасьева, 2004: табл. XVII, фиг. 1, 2). Фиг. 3-4. *Afanassiaspis porata* Otto et Laurin, 2001. Голотип – MB, f. 3785. Местонахождение Tori Pôrgu, южная Эстония; пярнусский горизонт, самая нижняя часть эйфеля, средний девон. Отдельная тессера: 3 – вид сверху; 4 – вид сбоку, масштаб – 0,1 см (Otto, Laurin, 1999: fig. 1A, B)

Таблица I



Таблица II



Таблица III



Таблица IV















Таблица V



Таблица VI





Таблица VIII













Таблица IX





Таблица XI





_____ 14

Таблица XII












Таблица XVI



Таблица XVII





Таблица XVIII



Таблица XIX









Таблица XXIII







Таблица XXIV







Таблица XXVII







Таблица ХХХ

















Таблица XXXV



Таблица XXXVI

