

На правах рукописи

A handwritten signature in blue ink, consisting of several loops and a long horizontal stroke extending to the right.

АФАНАСЬЕВА Ольга Борисовна

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

Специальность 25. 00. 02 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 2017

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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 изучения формообразования твердых тканей.

В последние десятилетия достигнут значительный прогресс в исследовании 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.

Цель и задачи работы. 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:

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

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

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

4. Проанализировать полученную информацию по морфогенезу покровов остеоотраков 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 остеоотраков, 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 остеоотраков 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 остеоотраков 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 остеоотраков 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 (*Tremataspidae*, *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 (Benneviastpididae, Zenaspididae, Parameteoraspididae). Последние представители группы из верхнего девона (Escuminaspididae) характеризуются тессерированным щитом, покрытым бугорками разных размеров, однако сходство с ателеаспидными формами имеет внешний характер. Показано, 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 остеоотраков, 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 остеоотраков 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 костнопанцирных бесчелюстных.

Научная новизна работы. Работа представляет собой первую монографическую сводку, содержащую детальное описание экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных позвоночных, принадлежащих ко всем основным подгруппам остеоотраков. 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 остеоотраков. 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 остеоотраков проведены на основе всесторонней ревизии материалов, представленных на территории России и сопредельных стран (Систематическая часть). Сделано монографическое описание более 40 видов остеоотраков, 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 остеоотраков 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 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 биостратиграфического расчленения и корреляции отложений силура и девона.

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 остеоостракам 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 остеоостраков, принадлежащих к основным подгруппам остеоостраков. Большая часть фотоиллюстраций исследованного материала (в том числе в оптических и сканирующих электронных микроскопах) сделаны автором. Все реконструкции и рисунки исследованных объектов выполнены автором.

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 Vertébrés inférieurs” по проекту ЮНЕСКО IGCP 328 “Microvertébrés Paléozoïques” (Париж, Франция, 1995), на Международных конференциях по проекту ЮНЕСКО IGCP 406 “Circum-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 остеоостраков и проблемы, связанные с его изучением; Морфология экзоскелета остеоостраков; Развитие наружного скелета остеоостраков в онтогенезе; Развитие экзоскелета остеоостраков в филогенезе; Маркирование морфогенетических процессов в интегументе остеоостраков и основные закономерности формирования экзоскелета у ранних позвоночных), Систематической части (в Приложении), Заключение и Выводов, списка литературы из 236 наименований (из них 177 на иностранных языках), включает 17 штриховых рисунков в основном тексте и 28 рисунков в Приложении, а также 36 фототаблиц, составленных из 276 фотографий.

Благодарности.

Автор искренне благодарен своим наставникам, в свою очередь, ученицам выдающегося палеонихтиолога Д.В. Обручева, д.б.н. Л.И. Новицкой, акад. Э.И. Воробьевой, д.б.н. В.Н. Каратаюте-Талимаа (Литва), д-ру Э.Ю. Марк-Курик (Эстония). Особую благодарность автор выражает д-рам В.Н. Каратаюте-Талимаа и Т.И. Мярсс (Эстония) 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 (Эстония), 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 (США) за содействие в изучении коллекций американских и эстонских остеоотраков (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.б.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 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. Татаринovu, А.Ю. Розанову, С.В. Рожнову и А.В. Лопатину за стимулирование работы и постоянную поддержку исследований.

Исследования проведены при финансовой поддержке грантов РФФИ (проекты №№ 95-04-12579а, 97-04-49967, 14-04-01507), а также с привлечением средств Международного Циркум-арктического проекта ЮНЕСКО IGCP № 406 и Американского палеонтологического общества PalSIRP Sepkoski Grant (1999, 2000 гг.).

Материал, методы и терминология

Материал. Исследован уникальный ископаемый материал по костопанцирным 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 остеоостраков 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 dobrovlenensis* 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 мелко-фрагментарного 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, Nikon ECLIPSE 50i, МБС), фотосъемка объектов проведена цифровыми камерами (Olimpus, Nikon DS-Fi1), 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 остеоостраков различных видов были изготовлены с помощью стандартной методики с использованием канадского или пихтового бальзама.

При исследовании панцирей остеоостраков были сделаны промеры головотуловищных щитов по системе параметров, предложенной Р. Денисоном (Denison, 1951a) и существенно дополненной нами (Афанасьева, 1991, 2004). 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, в Приложении диссертации), 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 остеоостракам, принадлежащим к различным подгруппам. По длине головотуловищного щита все остеоостраки 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 фоссилизованные ткани наружного скелета древних бесчелюстных позвоночных. Таким образом, были исследованы не сами клетки и мягкие структуры (например, сосуды и нервы), а вмещавшие 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).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

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

В главе дается подробный обзор работ по изучению наружного скелета костнопанцирных бесчелюстных, история исследований которых насчитывает более 160 лет. Постепенное совершенствование методик исследования позволило получать все более детальную информацию о строении панциря этой группы ранних позвоночных. Вместе с тем анализ материалов выявил определенные проблемы в изучении экзоскелета.

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 исследования материал. В настоящее время в коллекциях палеонтологических и геологических учреждений мира накоплен относительно многочисленный мелкофрагментарный материал по остеоостракам. 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 остеоостраков 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.Вл., Куршс, 1999, Afanassieva, Märss, 1999) и Д. Фредхольм (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 остеоотраков из силурийских отложений архипелага Северная Земля (Afanassieva, 2000a) выявило целый ряд существенных проблем, касающихся идентификации микрофрагментов экзоскелета как остеоотраков, 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. Наличие указанных трудностей (обычно в сочетании) чрезвычайно осложняет сравнение и определение остеоотраков 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 остеоотраков на мелкофрагментарном материале до недавнего времени.

Проведенные исследования показали, что для силурийских остеоотраков, большая часть которых представлена трематаспидными формами (подотряд Tremataspidoidei), характерно значительное и при этом видоспецифичное разнообразие в строении экзоскелета (Afanassieva, 1995, 2000a). Это в значительной мере облегчает их сравнение и идентификацию. При предпринятом нами определении мелких фрагментов экзоскелета остеоотраков 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 остеоотраков (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 строения изолированных остатков экзоскелета ряда североземельских форм с помощью СЭМ нами были определены и детально описаны мелкофрагментарные остатки нескольких видов трематаспидных остеоотраков (Afanassieva, 2000a). Учрежден и описан по изолированному остатку

экзоскелета новый род остеоостраков *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 остеоостраков, учрежденных на мелкофрагментарных остатках (Märss, Afanassieva, Blom, 2014).

Проведенные к настоящему времени исследования ископаемых остатков остеоостраков, 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. Накопленный 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 предложить, как мы полагаем, наименее противоречивые модели формообразования наружных скелетов различных типов.

Глава 2. Морфология экзоскелета остеоостраков

В главе приведены данные общего плана строения наружного скелета остеоостраков (рис. 1) и детальные описания тонкого строения костнопанцирных бесчелюстных, относящихся к основным подгруппам, выделяемым в настоящее время в этой группе древних позвоночных (около 40 видов, 27 родов, 14 семейств, 6 подотрядов, 5 отрядов). Так, среди трематаспидоидных остеоостраков наиболее полно экзоскелет развит у *Tremataspis* и *Dartmuthia* (рис. 2), в экзоскелете которых представлены все три слоя, характерные для этой группы: дентиновый поверхностный и костные, средний (губчатый) и базальный (ламеллярный). У разных таксонов костнопанцирных эти слои имеют различную толщину, степень развития и особенности строения. Хорошо развитый поверхностный слой представлен дентином особого типа – мезодентином (sensu Ørvgi, 1951), особенностью которого является присутствие в нем редких полостей одонтобластов. Трематаспидоидные остеоостраки, имеющие тонкий экзоскелет (*Witaaspis*, *Saaremaaspis*), практически лишены поверхностного слоя, который развит лишь в скульптурных элементах, расположенных по краю щита и на участках в постцефалической части панциря. В среднем слое у остеоостраков с хорошо развитым экзоскелетом, размещена сеть полигональных каналов, образующих полигональные ячейки, и напрямую связанных с системой каналов боковой линии. Система боковой линии у остеоостраков была хорошо развита, обычно она четко идентифицируется на поверхности панциря по расположению ряда желобков и бороздок (*Tremataspis*, *Hemicyclaspis*) или парных «сенсорных» бугорков (*Thyestes*). Мы полагаем, что полигональная система была чрезвычайно

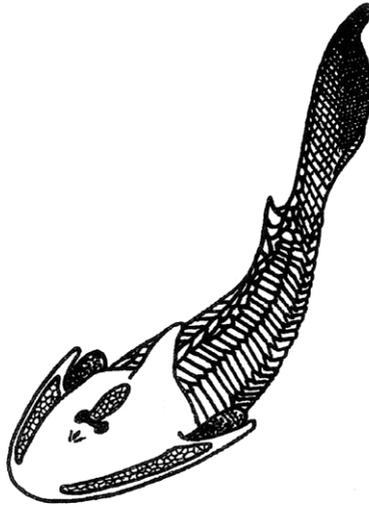


Рис. 1. Схематическая реконструкция цефаласпис-подобного остеоострака (по Afanassieva, 1991, с изменениями).

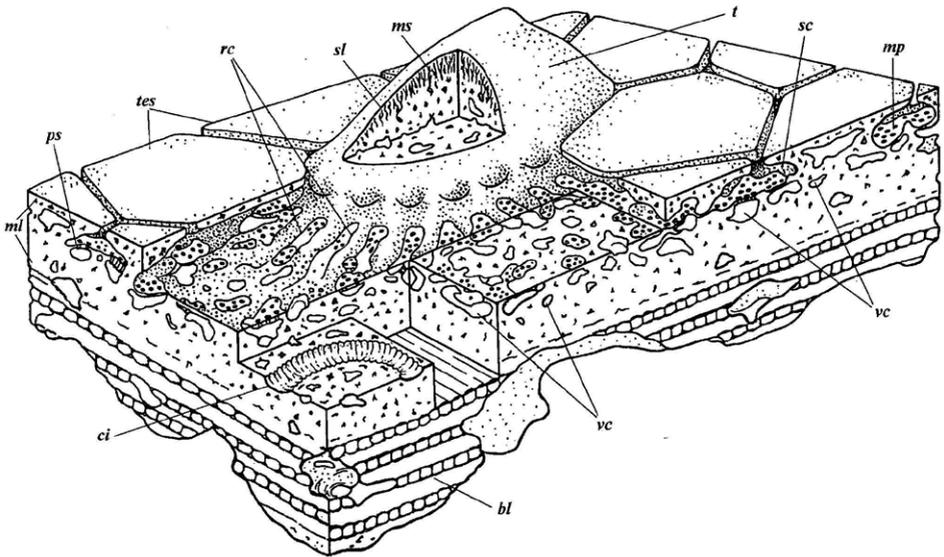


Рис. 2. Трехмерная схема строения экзоскелета дорсальной стороны щита *Dartmuthia gemmifera* Patten, 1931 (Афанасьева, 2004). Условные обозначения: *bl* – базальный слой; *ci* – круговой канал под бугорком; *ml* – средний слой; *mp* – микроотверстия перфорированной септы; *ms* – мезодентин; *ps* – перфорированная септа; *rc* – радиальные каналы; *sc* – сенсорный или слизевой канал; *sl* – поверхностный слой; *t* – бугорок; *tes* – тессеры, *vc* – сосудистые каналы.

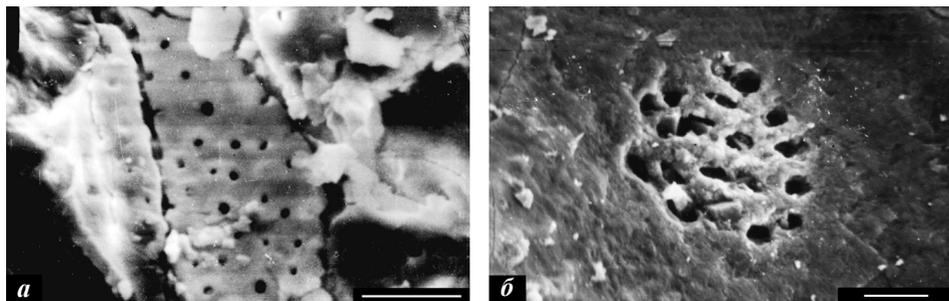


Рис. 3. Поровые структуры в экзоскелете остреоустраков: *а* – перфорированная септа в канале, образующем полигон (вид сверху) у *Tremataspis milleri* Patten, 1931 (экз. ПИН № 4219/3), масштаб – 30 мкм (Афанасьева, 1991); *б* – поровое поле, расположенное на скате крупного бугорка на дорсальной стороне головотуловищного щита *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854. (экз. ПИН № 1628/31), масштаб – 10 мкм (Афанасьева, 1991).

важна для жизнеобеспечения костнопанцирных, т. к. была полифункциональной, а ее объемная структура служила «мягкой матрицей» при формировании панциря. Особенностью каналов полигональной сети у трематаспидоидных остреоустраков является присутствие в них поровых полей или перфорированных септ (рис. 3). Предположение о прижизненном сопряжении перфорированных структур с рецепторными клетками сейсмо-сенсорной системы требует дальнейших специальных исследований.

Важным вкладом в изучение экзоскелета остреоустраков являются описания его структуры у таксонов, впервые выделенных по мелким фрагментам панциря на базе исследований материала из силурийских отложений о. Сааремаа (Эстония), полученного в результате растворения вмещающих пород, с привлечением сравнительных материалов из коллекций музеев мира (Märss, Afanassieva, Blom, 2014) (гистологическое исследование в указанной работе проведено диссертантом). Дано детальное описание тонкого строения экзоскелета ранее известных таксонов, а также новых трематаспидоидных (*Eldaaspis*, *Tahulaspis* и др.) и, возможно, цефаласпидоидных (*Meelaidaspis*, *Ohesaareaspis*) остреоустраков. Выявленное разнообразие в строении экзоскелета четко подтверждает предположение о том, что скульптура и гистологическое строение наружного скелета остреоустраков хорошо диагностичны и высокоперспективны для филогенетических и биостратиграфических исследований.

Среди костнопанцирных бесчелюстных со сложноорганизованным наружным скелетом, особо выделяются остреоустраки 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 Karatajute-Talimaa, 2013 (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, 2013; Афанасьева, 2011, 2014;

Afanassieva, 1999), подробное описание экзоскелета которых приведено в главе.

Установлено, что для *Paraungulaspis arctoa* характерна скульптура генерализованного типа: многочисленные мелкие более или менее удлиненные бугорки на тессерах головного щита и узкие валики на туловищных чешуях (Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 1998; Afanassieva, 1999). Форма бугорков на поверхности экзоскелета меняется с округлой на удлиненную при переходе от головного щита к туловищному отделу. Бугорки 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. 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, имеющая вид объемной сети с относительно крупными порами и залегающая на бугорках первой генерации дентина (Афанасьева, 2011, рис. 1б, табл. XII, фиг. 5-8) Диаметр пор может довольно значительно колебаться, поры расположены не упорядоченно. 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* впервые доказано существование двух генераций дентина в твердых покровах, т.е. возможность надставочного (суперпозиционного) роста при образовании экзоскелета.

Новые интересные материалы по экзоскелету нижнедевонских остеостраков Северной Земли, были получены нами в результате длительного растворения конкреций из известняка в буферном растворе слабой уксусной кислоты и тонкого механического препарирования скелетных остатков. В ходе растворения вмещающей породы и препарирования материала обнажился почти полный голову-туловищный щит остеострака средних размеров с хорошо сохранившимся экзоскелетом. Несмотря на деформацию центральной части щита, затронувшую дорсальное поле, пинеальный и назогипофизный отделы, сохранились многие детали строения, так что представилось возможным охарактеризовать значительное число признаков, задействованных у остеостраков в таксономических диагнозах разного ранга (Афанасьева, 1991, 2004). Практически вся открывшаяся дорсальная поверхность исследованного голову-туловищного щита покрыта блестящим дентиновым слоем, пронизанным многочисленными порами, образуя мелкоячеистую сеть (Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 2013, табл. IX, фиг. 4; табл. X, фиг. 1) 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* характеризуется прежде всего значительным развитием наружного скелета (сплошная дентиновая сеть на поверхности щита, преорбитальные возвышения, хорошо развитый дорсомедиальный гребень,

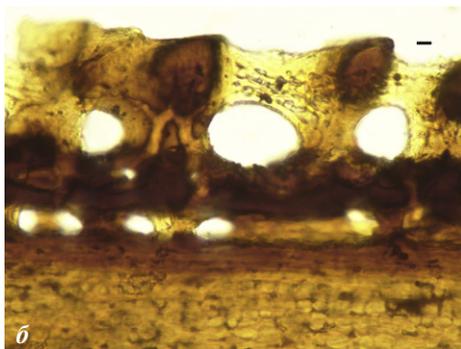
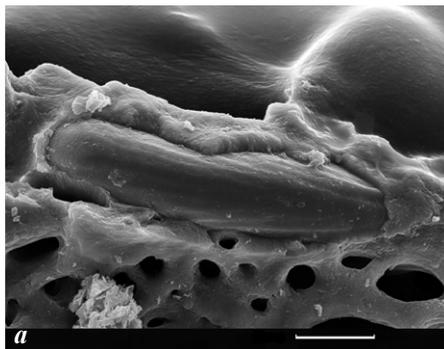


Рис. 4. Экзоскелет головатуловищного щита *Reticulaspis menneri* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 2013: *a* – разлом сети (D_{n+1}) на бугорке предыдущей генерации (D_n) (экз. ПИН 4766/52); *б* – вертикальный шлиф через дентиновую сеть в экзоскелете щита (экз. ПИН 4766/30-2) (масштаб – 10 мкм) (Афанасьева, 2016).

массивные широкие рога) при сравнительно небольших абсолютных размерах головатуловищного щита.

При исследовании в СЭМ мелких фрагментов экзоскелета *Reticulaspis menneri* под дентиновой сетью или бугорками нами обнаружены бугорки первичной генерации дентина (Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 2013, табл. II, фиг. 2-4). Таким образом, для головатуловищного щита *R. menneri* было установлено существование суперпозиционного роста экзоскелета, сходного с подробно описанным у *Paraungulaspis arctoa* для отдельной тессеры (рис. 4а).

Как было 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 (D_1). При дальнейшем исследовании топографической изменчивости скульптуры экзоскелета *R. menneri* нами было обнаружено присутствие последующих генераций дентиновых структур в его разных частях (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. 4б). Этот факт подтверждает наше предположение о том, что дентиновая сеть могла развиваться в экзоскелете остеоостраков уже на ранних стадиях онтогенеза, возникшее в связи с обнаружением следов подобной сети у ювенильного экземпляра *Nucleaspis unica* из одновозрастного местонахождения (Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 2013). Важно отметить, что отдельные сетчатые элементы четко идентифицируются и на поверхности центральной части каждой тессеры в экзоскелете UALVP 19371, рогатого остеоострака 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 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 (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

На основании исследований тонкого строения щита у *Thyestes verrucosus* Eichwald из нижнего силура о. Сааремаа (Эстония) с неполно сформированным экзоскелетом нами была предложена модель формирования его экзоскелета (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 вдоль закрытых радиальных каналов (Afanassieva, 2002, фиг. 1; 2004b, фиг. 2D). На поверхности щита у экземпляров с неполно сформированным экзоскелетом (рис. 5a) дистальные части радиальных каналов открыты (Afanassieva, 2004b, фиг. 2C), определяя приблизительные границы «тессер» и образуя типичную для остеостраков полигональную модель. В отличие от обычных тессер, «тессеры», определяемые у *T. verrucosus* на этой стадии развития, не имеют четких геометрических границ. Нами было предположено (Afanassieva, 2002, 2004b), 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

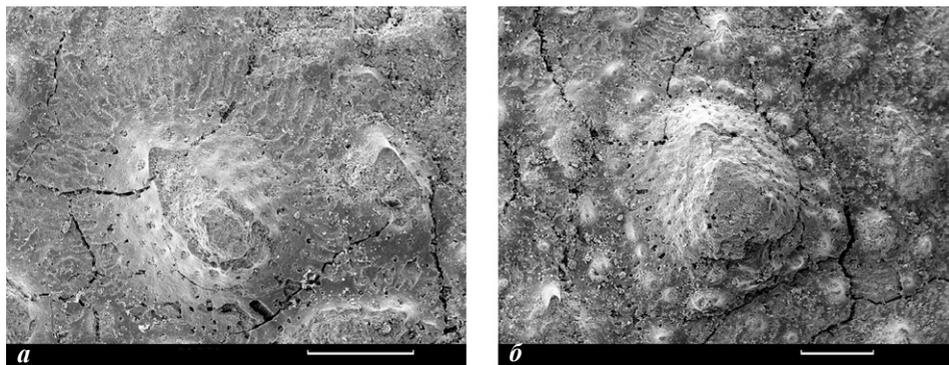


Рис. 5. Скульптура на поверхности дорсальной стороны щита *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854: *a* – крупный бугорок в окружении радиальных каналов; *б* – крупный бугорок в окружении первого кольца мелких бугорков (масштаб – 300 мкм) (Afanassieva, 2014).

развиваться относительно быстро, однако медленнее, чем у видов рода *Tremataspis*, для которых характерен длинный консолидированный щит с гладкой дентиновой поверхностью. Поскольку образование панциря материал- и, соответственно, энергозатратно, пролонгация связанных с этим процессов распределяла нагрузку на организм во времени. Существование системы единиц («тессеры»), постепенно увеличивавшихся в размерах, позволяло животному продолжать свой рост в течение более длительного периода времени вплоть до образования консолидированного щита (Afanassieva, 2002, 2004б). Новая информация по хорошо сохранившимся ювенильным экземплярам *Superciliaspis gabrielsei* (Dineley et Loeffler, 1976) из нижнего девона Канады, Северо-Западные Территории, позволила определить способы развития дермального скелета в онтогенезе у тессерированных форм (Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008). Формирование твердых наружных покровов 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 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.

Сравнение данных по развитию щита у *Thyestes* и тессерированного *Superciliaspis*, а также дополнительное изучение материала по *Thyestes verrucosus*, подтвердило правильность сделанных нами ранее выводов и выявило новые особенности формирования экзоскелета у этого вида (Afanassieva, 2014). Мелкие

бугорки, появляющиеся в онтогенезе *Thyestes verrucosus* позднее крупных и формирующиеся на их склонах, сгруппированы в виде концентрических колец по периферии каждой «тессеры» (рис. 5б). 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, рис. 7). 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. X, фиг. 5), но и между ними и независимо от них (там же, табл. X, 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. На головотуловищном щите *Thyestes* выявлена специфическая модель роста, а данный тип панциря отнесен нами к частично консолидированным.

Другой способ формирования твердых покровов был описан нами у *Paraungulaspis arctoa* и *Reticulaspis menneri* из отложений североземельской свиты нижнего девона о. Октябрьской Революции архипелага Северная Земля, Россия (Афанасьева, 2011, 2016; Афанасьева, Каратают-Талимаа, 2013, Afanassieva, 2014). Как было установлено, поверхность щита у этих остеоостраков 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 таксонов 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 них было доказано существование двух генераций дентина в твердых покровах, т.е. возможность надставочного (суперпозиционного) роста при формировании экзоскелета.

Следует отметить, что впервые существование феномена суперпозиционного роста в твердых покровах остеоостраков было зафиксировано Т. Эрвигом (Ørvig, 1951) на материале, происходящем из нижнего девона Шпицбергена. Эрвиг

привел изображение шлифа вертикального сечения экзоскелета остеоострака, 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 разных групп остракодерм и рыб.

Г. Венгше в своей монографии по остеоостракам Шпицбергена (Wängsjö, 1952) специально останавливается на проблеме вторичного роста экзоскелета у остеоостраков и, в частности, обсуждает существование надставочного способа формирования сложных (составных) дентиновых бугорков у *Tegaspis 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). 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*).

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. Было показано (там же, рис 1а), что на поверхности панциря *Reticulaspis* 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 остеоостраков, 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 остеоостраков 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 – униполярный и биполярный рост экзоскелета (Afanassieva, 2004a). При униполярном росте первыми в онтогенезе остеоостраков закладывались дентиновые структуры поверхностного слоя с дальнейшим развитием экзоскелета в базальном направлении. При биполярном росте утолщение щита происходило в двух противоположных направлениях за счет формирования последующих генераций дентина в апикальном направлении и нарастания костных тканей ламинарного слоя базально. Таким образом, при сравнении 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 остеоостраков (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 остеоостраков, чем это предполагалось ранее. Мы полагаем, что, при всем разнообразии скульптуры наружного скелета, встречающемся в этой группе панцирных бесчелюстных, в каждой филетической линии остеоостраков 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 остеоостраков. Имеющаяся в настоящее время информация по *Paraungulaspis arctoa* и *Reticulaspis menneri* не позволяет отнести их к какой-либо известной подгруппе остеоостраков. 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 остеоостраков, для каждой из которых характерен особый способ формирования твердых покровов.

В главе проанализированы имеющиеся данные по тонкому строению наружного скелета у остеоостраков с тессерированным, частично консолидированным, консолидированным типом панцирей и предложены возможные способы их формирования. Так, чрезвычайно информативным и полезным для выявления закономерностей морфогенеза твердых покровов 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. На дорсальной стороне удлиненного и безрогого головуловищного 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* (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. 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 щита 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.

Глава 4. Развитие экзоскелета остеоостраков 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, Blicck, 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, Blicck, 2013). Наружный скелет ранних позвоночных имеет разнообразное строение и складывается как из мелких составляющих (чешуи, тессеры), так и макроэлементов (пластины, щиты). В ордовике находки позвоночных редки, и, как правило,

представлены мелкими фрагментами. 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 (головотуловищные 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 вертебрал. 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 остеоотраков является необходимым для понимания процессов становления разнообразных морфологических и физиологических адаптаций в эволюции первичноводных позвоночных. Данные по остеоотракам 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, Каратайте-Талимаа, 1986; Mallat, 1981; Reif, 1982; Janvier, 1985b, 1996).

В настоящее время данные об исходной группе остеоотраков 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 остеоотракам (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 остеоотраков 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. halsteadii* 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 остеоотраков группой с наибольшим количеством плезиоморфных признаков, которая может расцениваться как ближайшая к анцестральной, в настоящее время следует считать безрогих тессерированных остеоотраков, объединенных нами (Афанасьева, 2004) в подотряд *Ateleaspidoidei* отряда *Ateleaspidoformes*. 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, Ritchie, 1998). В конце девяностых годов двадцатого века остатки представителя этого рода были описаны нами также из лохкова (ранний девон) архипелага Северная Земля (Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 1998), где он представляет собой реликт среди типичных девонских форм бесчелюстных и рыб. В этой связи

важным для понимания филогенеза остеостраков стало обнаружение в маазских слоях яагарухского 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 ателеаспис-подобные 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, 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. Головотуловищные щиты этих остеостраков (*Tremataspis*, *Saaremaaspis*, *Oeselaspis*, *Aestiaspis*, *Thyestes*, *Witaaspis*) 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 остеоостраков можно наметить несколько основных линий (рис. 6). Ранее (Афанасьева, 1991, 2004) на исследованном материале (остеоостраки с территории России и сопредельных стран) были намечены крупные филогенетические ветви, выделенные нами в качестве подотрядов: *Tremataspidoidei*, *Tannuaspidoidei*, *Cephalaspidoidei*, *Benneviaspidoidei*, *Scolenaspidoidei*. Подотряды *Tremataspidoidei* и *Tannuaspidoidei* составляют отряд *Tremataspidiformes*, подотряд *Cephalaspidoidei* – отряд *Cephalaspidiformes*, подотряды *Benneviaspidoidei* и *Scolenaspidoidei* – отряд *Benneviaspidiformes*.

Остеоостраки подотряда ***Tremataspidoidei*** разделяют набор специфических признаков, таких как сходная модель расположения инфраорбитального канала боковой линии (ifc), место разветвления канала sel_1 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*, изменившей многие черты их внешнего строения. В 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 *Tremataspidae*, *Timanaspidae*) и цефаласпис-подобного (другие семейства этой подгруппы) (Афанасьева, 1991, 2004; Afanassieva, 1992). С нашей точки зрения, важно отметить мелкие абсолютные размеры практически всех трематаспидоидных остеоостраков, резко отличающие их от архаичных ателеаспидоидных форм. Анализ накопленного к настоящему времени материала показывает, что для силурийского пика разнообразия костнопанцирных бесчелюстных, представленных в это время в основном трематаспидоидными остеоостраками, характерна значительная вариабельность в строении экзоскелета (в скульптуре и гистологии, толщине панциря), а также уменьшение абсолютных размеров (миниатюризация) в большинстве подгрупп (*Tremataspidae*, *Thyestidae*, *Witaaspidae*). Форма головуловищного щита оставалась при этом относительно стабильной, для большинства остеоостраков был характерен полуовальный (*Procephalaspis*, *Thyestes*, *Witaaspis*) или овальный щит (*Tremataspis*, *Dartmuthia*, *Aestiaspis* и др.).

В подотряд ***Tannuaspidoidei*** входит одно семейство *Tannuaspidae* (Обручев, 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 *Tremataspidae* и *Tannuaspidae* в отряде *Tremataspida*: 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.

В настоящее время имеется сравнительно небольшое количество данных о строении наружного скелета остеостраков группы **Cephalaspidoidei**, для которой характерны ветвящиеся у орбит каналы sel_1 , отсутствие или слабое развитие пинеальной пластинки, относительно удаленные друг от друга орбиты, обычно узкие латеральные поля, олигобранхиатный тип строения оралобранхиальной камеры. 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 размеров у цефаласпидид. Форма головуловищного щита при этом остается относительно стабильной (широкий полукруглый щит: *Parameteoraspis*; полукруглый – узкий полукруглый щит: *Cephalaspis*, *Pattenaspis*, *Mimetaspis*).

В отряд *Benneviaspidoformes* нами объединены две большие группы девонских остеостраков – **Benneviaspidoidei** и **Scolenaspidoidei** (Афанасьева, 1991, 2004), для которых характерны головуловищные 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, а также 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 высоко специализированных родов, для которых был характерен сильно уплощенный дорсовентрально короткий щит с развитыми грудными плавниками, обширные, часто имеющие сложную форму дорсальное и латеральные поля, хорошо развитый рострум (*Boreaspis*, *Noelaspis*) и рога (вторично утрачены у *Citharaspis* и, возможно, *Napilaspis*), 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 остеоостраками, однако резко отличаются от них такими таксономически весомыми признаками, как место ветвления канала sel_1 , 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 панциря. Наиболее специализированы поздние представители *Benneviaspidae*, характеризующиеся чрезвычайно обширными полями. Известные представители семейства *Boreaspidae* имели малые абсолютные размеры (длина щита 1-2 см), в то время как сосуществовавшие с ними *Benneviaspidae* приобрели размеры, близкие к максимальным для этой группы бесчелюстных (*Benneviaspis maxima*, нижний прагиен, длина щита 12,5 см, ширина щита 30 см).

Таким образом, в подотряд *Benneviaspidoidei* включены сильно уплощенные дорсовентрально формы с обычно не развитой пинеальной пластинкой, с каналом sel_1 , 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 эволюции этой группы выявлена тенденция к исчезновению радиальных каналов и пинеальной пластинки. 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 головутуловищного 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 остеоостраков (п/отр. *Benneviaspidoidei*) типично большое разнообразие в форме и размерах головутуловищных щитов. Так, если для представителей семейства бенневиаспидид (*Benneviaspidae*) были характерны крупные абсолютные размеры и широкие щиты с закругленным передним краем, то для бореаспидид (*Boreaspidae*) были типичны мелкие абсолютные размеры и узкие головутуловищные 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 aberrantных *Tauraspis*, *Severaspis* и *Hapilaspis* из нижнего девона Северной Земли 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 остеоостраков многочисленные ответвления дала еще одна из рассматриваемых здесь групп, выделенная нами в подотряд **Scolenaspidoidei** (Афанасьева, 1991). Для этих остеоостраков характерен массивный, выпуклый дорсально щит, развитые рога (обычно неширокие и утолщенные) и грудные плавники, развитая пинеальная пластинка, крупный дорсомедиальный гребень, бугорки средних – крупных размеров в скульптуре щита. К этой группе отнесены многие подольские формы, достигавшие значительных размеров (*Tegaspis*, *Diademaspis*, длина щита – до 25 см), среднеразмерные (*Ukrainaspis*, длина щита – около 10 см) и сравнительно некрупные (*Victoraspis*, *Stensiopelta*, *Zychaspis*). Подотряд *Scolenaspidoidei* объединяет таксоны с ветвящимся на половине пути к латеральному полю каналом *sel*₁, имеющие ротожаберную камеру олигобранхиатного типа строения, назогипофизное отверстие, гипофизная часть которого по величине превышает назальную, несколько расширенные в своих передних частях латеральные поля, скульптуру щита в виде крупных ребристых бугорков.

Сравнение имеющихся данных показывает, что для представителей семейства *Scolenaspidae* в филогенезе характерна относительная стабильность в абсолютных размерах головуловищного 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 остеоостраков. Для представителей семейства *Zenaspidae* 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 головуловищного щита, у поздних представителей рода *Zenaspis* (*Z. major*, *Z. podolica*) из верхнего прагиена Подолии щит достигает наиболее крупных абсолютных размеров в данной подгруппе остеоостраков. Анализ имеющихся данных по экзоскелету *Scolenaspidoidei* показывает, что и для ранних, и для поздних родов остеоостраков этой группы характерна скульптура, представленная разноразмерными (обычно сравнительно крупными) бугорками, и тессерированность головуловищного 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 остеоостраков, 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 головуловищного щита и сложенными хорошо развитой мезодентиновой тканью. Отсутствие данных по тонкому строению наружного скелета у более поздних форм зенаспидид не

позволяет провести сравнение на данном этапе изучения группы, однако сильное развитие ребер жесткости головуловищного щита (его утолщенных краев и рогов, дорсомедиального гребня) свидетельствует о сохранении тенденции на дальнейшее укрепление конструкции щита в филогенезе.

Для наиболее ранних известных остеостраков (*Ateleaspis*) происходящих из нижнего силура (нижний венлок, ягарахуский горизонт) о. Сааремаа и Шотландии, и для наиболее поздних (*Escuminaspis*, *Levesquaspis*) – из верхнедевонских отложений лагерштетта Мигуаша (фран, формация Эскуминак) Квебек, Канада (Arsenault, Janvier, 1995) характерен хорошо развитый экзоскелет, выраженная тессерированность головуловищного 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 хорошо 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.

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

Ранее нами было предложено наиболее целесообразным для остеостраков использовать 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, 2000a; Mårss, Afanassieva, Blom, 2014).

На основании проведенных исследований предлагается следующий список систематического состава остеостраков, известных с территории России и сопредельных стран (монографическое описание таксонов см. Систематическая часть, в Приложении диссертации).

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 Tremataspidioidei

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 Lelièvre, 1994
A. viitaensis Janvier et Lelièvre, 1994
Aestiaspis aff. *A. viitaensis* Janvier et Lelièvre, 1994
 ? *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelièvre, 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 Procephalaspidae 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 Tannuaspidae 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 Cephalaspidioidei
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 Benneviastidiformes
Подотряд Benneviastidoidei
Семейство Benneviastidae Denison, 1951
Род *Benneviastis* 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 Scolenaspidae Afanassieva, 1991
Род *Zychaspis* Janvier, 1985
 Z. siemiradzki Janvier, 1985
 Z. granulata Voichyshyn, 1998
 Z. concinna Voichyshyn et Solodkyi, 2004
 Z. elegans (Balabai, 1962)
 Zychaspis sp. 1
Род *Ukrainaspis* Sansom, 2009
 U. kozlowski (Zych, 1937)
Род *Stensiopelta* Denison, 1951
 S. pustulata Janvier, 1985
Род *Victoraspis* Carlsson et Blom, 2008
 V. longicornualis Carlsson et Blom, 2008
Scolenaspidae incertae genus
 “*Cephalaspis*” *microlepidota* Balabai, 1962
 “*Cephalaspis*” *djurinensis* Balabai, 1962
Семейство Zenaspidae Stensiö, 1958
Род *Zenaspis* Lankester, 1870
 Z. podolica (Balabai, 1962)
 Z. major (Balabai, 1962)
 Z. dzieduszycki 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 остеоостраков и основные закономерности формирования экзоскелета у ранних позвоночных

Анализ скульптуры наружного скелета остеоостраков (как макроскульптуры, так и микрорельефа) позволил установить (Afanassieva, 2004b), что с одной стороны, она 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.

При исследовании гистологического строения экзоскелета остеоостраков 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 остеоостраков»). 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. 7а) дентиновые трубочки отходят от полостей каналов сосудистого сплетения, расположенного в центре бугорка, и расходятся центробежно к поверхности бугорка, т.е. размещены радиально (рис. 8а). 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.

Д л я о б ъ е м 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. 7б). 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

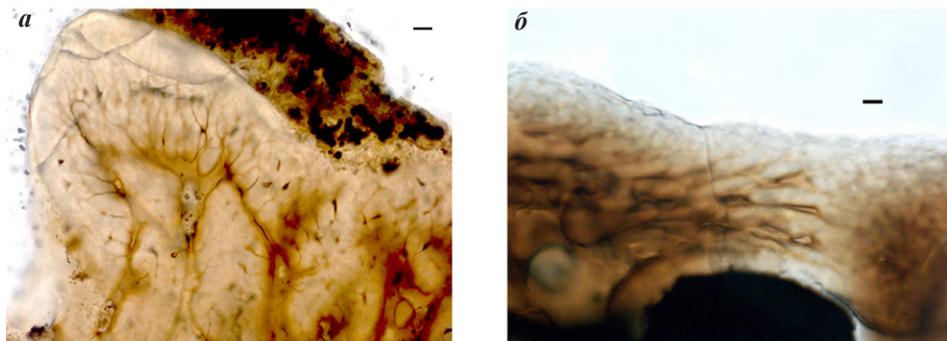


Рис. 7. Вертикальные шлифы экзоскелета щита *Reticulaspis menneri* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa: *a* – через бугорок (экз. ПИН 4766/30-1) (масштаб – 10 мкм); *б* – через трубчатый фрагмент сети (экз. ПИН 4766/30-3) (масштаб – 5 мкм) (Афанасьева, 2016).

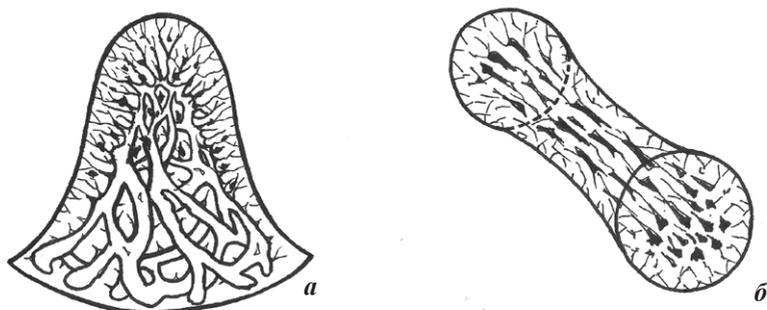


Рис. 8. Схемы расположения полостей одонтоцитов в скульптурных элементах экзоскелета остоостраков: *a* – в бугорке, *б* – в трубчатом фрагменте сети (Афанасьева, 2016).

зрения, произошло лишь изменение размеров полостей (предположительное увеличение), в то время как взаимная ориентация и приблизительная форма полостей и трубочек сохранились, что позволяет с уверенностью судить о прижизненных напряжениях внутри тканей (рис. 8б).

Анализ имеющейся информации, накопленной к настоящему времени (прежде всего собственные исследования, а также литературные данные), позволяет предположить, что многообразие в строении наружного скелета остоостраков, как и возможность построения панцирей различного типа (в том числе и слитных), достигается 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. 9). Для рассмотрения процессов формообразования в трехмерном пространстве введем параметр времени.

Тогда, одновременная закладка (рис. 10а) определенного количества одинаковых точек приведет к формированию скульптуры, состоящей из одномерных 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. Последовательная закладка 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. 11а). 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 е р т и к а л ь н ы й р о с т (рис. 11б). 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 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. 10б). 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

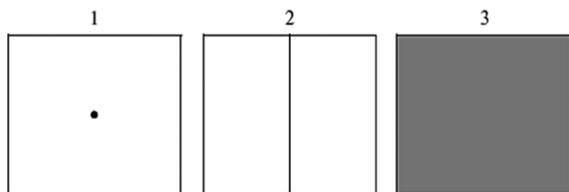


Рис. 9. Схема базовых элементов построения : точка (1), линия (2), плоскость (3) (Афанасьева, 2012).

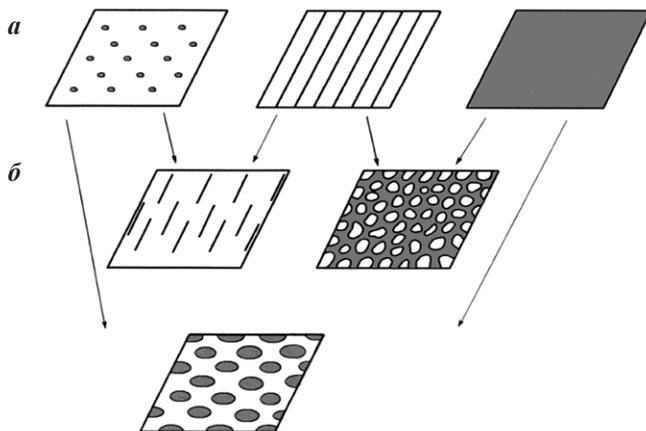


Рис. 10. Схема основных (а) и промежуточных (б) вариантов плоскостной организации базовых элементов построения при одновременной закладке дентиновых структур (Афанасьева, 2012).

пластина»), соответственно, – более или менее широкая сглаженная поверхность дентиновых бугорков или гладкая поверхность тессеры и чешуи, покрытая дентином.

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

С нашей точки зрения, экзоскелет остеоостраков 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 впервые. 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

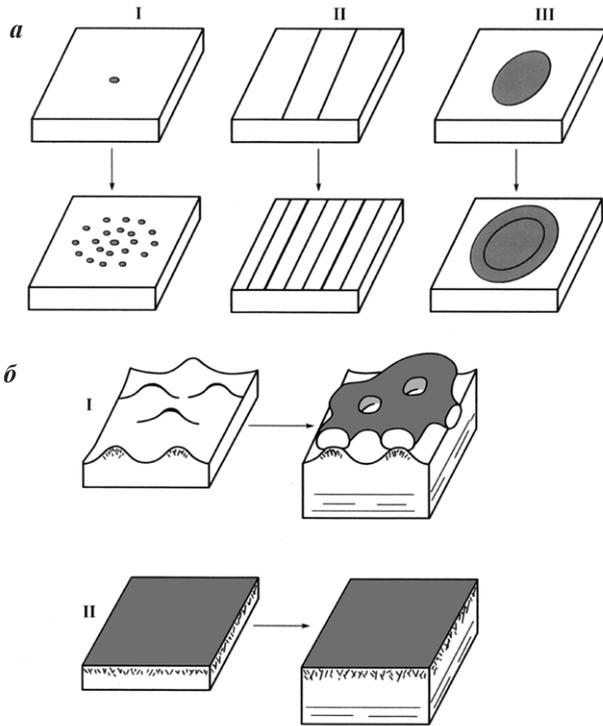


Рис. 11. Способы развития твердых покровов; **а** – при горизонтальном росте: ареальный (I), фронтальный (II), циркумзональный (III) рост; **б** – при вертикальном росте: I – bipolarный рост, первая генерация дентина – бугорки, вторая генерация дентина – сеть, II – unipolarный рост (Афанасьева, 2012).

восприятие потока информации по древним и современным покровным структурам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. На основании собственных исследований и литературных данных изучено и описано строение наружного скелета остеоостраков, 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 остеоостраков 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 (D_1), 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 дентинойной 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 (тессерированные, частично консолидированные, консолидированные) на конкретных примерах (*Thyestes*, *Timanaspis*, *Reticulaspis* и др.).

Предложено выделение двух типов вертикального роста (утолщения) твердых покровов у низших позвоночных – униполярный и биполярный рост экзоскелета. При униполярном росте первыми в онтогенезе остеоостраков закладывались дентиновые структуры поверхностного слоя с дальнейшим развитием экзоскелета в базальном направлении. При биполярном росте 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 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 остеоостраков 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 понимания филогенеза остеоостраков стало обнаружение в маазиских слоях яагарахуского горизонта (нижний венлок) о. Сааремаа фрагмента экзоскелета остеоострака, 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) остеоостраком. Относительно слабо специализированные безрогие ателеаспис-подобные формы признаются большинством исследователей наиболее примитивными в группе остеоостраков. 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 удлинённые и заостренные валики.

В результате изучения новых материалов установлено, что для наиболее ранних остеоостраков был характерен тессерированный щит, покрытый разноразмерными бугорками генерализованного типа (*Ateleaspididae*), это состояние признается исходным в филогенезе группы. На протяжении своей эволюционной истории остеоостраки по крайней мере дважды достигали наибольшего разнообразия – в середине силура (*Tremataspidioidei*) 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 головуловищного 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 (Benneviaspidae, Zenaspididae). Форма головуловищного щита чрезвычайно разнообразна (парные передние отростки и непарные роstrумы различной длины, корнуальные выступы различной длины и направленности, вторичное отсутствие корнуальных выступов). Последние представители группы из верхнего девона (Escumiaspididae) 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 остеоостраков на разных уровнях обобщения. В настоящей работе данные по результатам исследований введены в диагнозы таксонов различного ранга (Систематическая часть в Приложении диссертации). Новые данные, касающиеся индивидуального и исторического развития экзоскелета остеоостраков, должны быть учтены в будущих ревизиях этой группы.

4. Показано, что скульптура наружного скелета остеоостраков (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 головуловищного щита некоторых остеоостраков. 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 головуловищного щита у остеоостраков) 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 остеоостраков, 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 остеоостраков.

ВЫВОДЫ

1. Исследование тонкого строения и гистологии наружных и внутренних структур экзоскелета у разных таксонов остеоостраков, 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 остеоостраков показывает, что для форм с тессерированным щитом был характерен неограниченный рост (*Ateleaspis*, *Escuminaspis*), у меньшего количества форм с консолидированным головуловищным щитом (*Tremataspis*, *Timanaspis*) рост был детерминированным. Детерминированность и неограниченность роста у остеоостраков 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 остеоостраков 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 головуловищного 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 остеоостраков, 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 остеоостраков 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 костнопанцирных бесчелюстных.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монографии:

1. **Афанасьева, О.Б.** Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha) / О.Б. Афанасьева // Труды ПИН АН СССР. – 1991. – Т. 248. – С. 1-144.
2. **Афанасьева, О.Б.,** Каратаюте-Талимаа В.Н. Остеостраки // Стратиграфия силура и девона архипелага Северная Земля / Ред. Р.Г. Матухин, В.Вл. Меннер. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1999. – С. 137-139.

3. **Афанасьева, О.Б.** Остеостраки. *Osteostraci* // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Беспчелюстные и древние рыбы / Ред. Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева. – М.: ГЕОС, 2004. – С. 210-268.
4. Mårss, 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.

Статьи:

5. **Афанасьева, О.Б.** Особенности наружного скелета тиестин (*Agnatha*) // Палеонтологический журнал. – 1985. – № 4. – С. 70-75.
6. **Afanassieva, O.**, Janvier, P. *Tannuaspsis*, *Tuvaspsis* and *Ilemoraspsis*, endemic osteostracan genera from the Silurian and Devonian of Tuva and Khakassia (USSR) // *Geobios*. – 1985. – Vol. 18. – P. 493-500.
7. **Афанасьева, О.Б.** Строение экзоскелета цефаласпид из силура Эстонии // Палеонтологический журнал. – 1986. – № 2. – С. 67-74.
8. **Афанасьева, О.Б.** Новые цефаласпиды (*Agnatha*) из нижнего девона Подолии // Палеонтологический журнал. – 1989. – № 3. – С. 51-59.
9. **Афанасьева, О.Б.** Новый бенневиаспис (*Agnatha*) из нижнедевонских отложений Подолии // Палеонтологический журнал. – 1990. – № 4. – С. 128-131.
10. **Афанасьева, О.Б.**, Войчишин, В.К. К ревизии подольских остеостраков (*Agnatha*) // Палеонтологический журнал. – 1991. – № 2. – С. 65-72.
11. **Afanassieva, O.B.** Some peculiarities of osteostracan ecology // *Fossil fishes as living animals* / Ed. E. Mark-Kurik. – Tallinn: Academia, 1992. – P. 61-69.
12. **Afanassieva, O.B.** The structure of the exoskeleton of the Tremataspidioidei and its significance in the taxonomy of osteostracans (*Agnatha*) // *Geobios*. – 1995. – MS. № 19. – P. 13-18.
13. **Афанасьева, О.Б.** К морфологии и систематическому положению трематаспидного остеострака *Aestiaspis viitaensis* (*Agnatha*) // Палеонтологический журнал. – 1996. – № 4. – С. 68-72.
14. **Афанасьева, О.Б.**, Мярсс, Т. Строение экзоскелета и распространение *Aestiaspis viitaensis* (*Agnatha*) из силура Эстонии // Палеонтологический журнал. – 1997. – № 6. – С. 75-80.
15. **Афанасьева, О.Б.** Особенности ротожаберного аппарата остеострака (*Agnatha*) из нижнего девона архипелага Северная Земля // Палеонтологический журнал. – 1998. – № 2. – С. 77-81.
16. **Афанасьева, О.Б.**, Каратайте-Талимаа В.Н. Новые остеостраки (*Agnatha*) из силура и нижнего девона архипелага Северная Земля (Россия) // Палеонтологический журнал. – 1998. – № 6. – С. 60-64.
17. **Afanassieva, O.B.** The exoskeleton of *Ungulaspsis* and *Ateleaspsis* (*Osteostraci*, *Agnatha*) from the Lower Devonian of the Severnaya Zemlya, Russia // *Acta Geol. Pol.* – 1999. – Vol. 49, № 2. – P. 119-123.
18. **Afanassieva, O.B.** New osteostracans from the Silurian of Severnaya Zemlya Archipelago (Russia) and some problems relating to the parataxonomy of armored agnathans // *Paleontol. J.* – 2000. – Vol. 34, suppl. 2. – P. 138-146.
19. **Afanassieva, O.B.** Microrelief on the exoskeleton of some early osteostracans (*Agnatha*): preliminary analysis of its significance // *Acta Univ. Latviensis, Earth and Environ. Sci.* – 2004. – Vol. 679. – P. 14-21.

20. **Afanassieva, O.B.**, Karatajūtë-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.
21. **Афанасьева, О.Б.** К морфологии и систематическому положению *Ungulaspis arctoa* (Agnatha, Vertebrata) из нижнего девона архипелага Северная Земля // *Палеонтологический журнал.* – 2011. – № 5. – С. 89-93.
22. **Афанасьева, О.Б.** О формировании наружного скелета у древних бесчелюстных (Agnatha, Vertebrata) // *Доклады Академии наук.* – 2012. – Т. 442, № 6. – С. 837-840.
23. **Афанасьева, О.Б.**, Каратайте-Талимаа, В.Н. Новые данные об остеостраках (Agnatha) из нижнего девона архипелага Северная Земля // *Палеонтологический журнал.* – 2013. – № 5. – С. 53-61.
24. **Афанасьева, О.Б.**, Мярсс, Т. Новые данные о наружном скелете остеостраков рода *Aestiaspis* (Agnatha) из силура о. Сааремаа (Эстония) и архипелага Северная Земля (Россия) // *Палеонтологический журнал.* – 2014. – № 1. – С. 75-79.
25. **Afanassieva, O.B.** Development of the exoskeleton in osteostracans (Agnatha, Vertebrata): new evidence of growth // *Paleontol. J.* – 2014. – Vol. 48, № 9. – P. 973-979.
26. **Афанасьева, О.Б.** О росте и регенерации экзоскелета у древних бесчелюстных позвоночных (Osteostraci, Agnatha) // *Доклады Академии наук.* – 2016. – Т. 466, № 5. – С. 624-627.

Тезисы

27. **Афанасьева, О.Б.** Новые данные по экзоскелету тиестин (Agnatha) / *Материалы XXIV конференции молодых ученых МОИП 1984 г.* // *Бюл. МОИП, отд. Геол.* – 1985. – Т. 60, вып. 5. – С. 139.
28. **Afanassieva, O.**, Karatajūtë-Talimaa, V. Osteostracans of Severnaya Zemlya (Russia) // *Abstr. International Meeting IGCP, Circum-Arctic Palaeozoic Vertebrates: Biological and Geological significance.* – Buckow, 1997. – P. 10.
29. **Afanassieva, O.B.** New data on osteostracans of Severnaya Zemlya (Russia) // *Abstr. International Meeting IGCP, Circum-Arctic Palaeozoic Faunas and Facies.* – Warsaw, 1998. – P. 2-3.
30. **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.* – Jūrmala, 1999. – P. 4-5.
31. **Afanassieva, O.B.** The Tremataspidoidei (Osteostraci, Agnatha) of the Severnaya Zemlya Archipelago, Russia // *Abstr. 9th International Meeting “Lower vertebrates/ Early vertebrates”, Northern Arizona University, USA.* – Flagstaff, 2000. – P. 3.
32. **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.
33. **Афанасьева, О.Б.**, Каратайте-Талимаа, В.Н. Строение экзоскелета *Timanaspis kossovoii* (Osteostraci, Agnatha) из верхнего силура Северного Тимана // *Материалы международного симпозиума «Геология девонской системы». Республика Коми, Россия, 9-12 июля 2002 г.* – Сыктывкар: Геопринт, 2002. – С. 64.
34. **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.* – Vilnius, 2002. – P. 9-10.

35. **Afanassieva, O.B.**, Karatajūtė-Talimaa, V.N. The structure of the exoskeleton of *Timanaspis kossovoii* from the Upper Silurian of the Northern Timan // Abstr. International Symp: Geology of Devonian System. - Syktyvkar, 2002. – P. 65.
36. **Afanassieva, O.B.** New data on the exoskeleton of the Silurian osteostracans // The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology – Riga, 2003. – P. 6-7.
37. **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 – Gramado: Univ. Federal do Rio Grande do Sul., 2004. – P. 9.
38. **Afanassieva, O.B.** *Ungulaspis arctoa* (Osteostraci, Agnatha) from the Lower Devonian of Severnaya Zemlya, Russia: an evidence of exoskeleton growth // Abstr. International Meeting IGCP 491, St-Peterburg, 2005. – P. 3.
39. **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.
40. **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.
41. **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, 2011 – P. 10-11.
42. **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. O. Lebedev, A. Ivanov. – St. Petersburg, 2011 – P. 25.
43. **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, 2011. – P. 23.
44. **Afanassieva, O.B.** New data on the development of the exoskeleton in early vertebrates (Agnatha: Osteostraci) // Abstr. 73RD Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology. October/November 2013, USA. – Los-Angeles, 2013. – P. 75.
45. **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 // Abstr. 74RD Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology. 5-8 November, 2014, Germany. – Berlin, 2014. – P. 77.
46. **Afanassieva, O.B.** Evidences of growth and regeneration of the exoskeleton in osteostracans (Agnatha, Vertebrata) // Abstr. 75TH Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology. October 2015, USA. – Dallas, 2015. – P. 77.
47. **Afanassieva, O.B.** Models of the development of the exoskeleton in early vertebrates (Osteostraci, Agnatha) // Abstr. 76TH Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology. October 2016, USA. – Salt Lake City, 2016. – P. 86.
48. Märss, T., **Afanassieva, O.**, Blom, H. Biodiversity of the Silurian osteostracans of the East Baltic. // Abstr. 13th International symp. on Early and Lower Vertebrates. 3-7 August, 2015, Australia. – Melbourne, 2015. – P. 37-38.

Отпечатано в ОМТ ПИН РАН
Москва, Профсоюзная, 123
Объем 2 усл. п. л.
Тираж 100 экз.