

УДК 567.433:591.471.31

**ЭКЗОСКЕЛЕТ ПОЗВОНОЧНЫХ:
ГЕОМЕТРИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ
РЕЛЬЕФА ПАНЦИРЯ У РАННИХ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ (AGNATHA, VERTEBRATA)**

О. Б. Афанасьева

Представлено академиком РАН А. В. Лопатиным 26.06.2019 г.

Поступило 18.07.2019 г.

На основании анализа данных по строению твёрдых покровов у различных таксонов костнопанцирных бесчелюстных (Osteostraci, Agnatha) выявлены геометрические закономерности формирования возможных вариантов рельефа панциря при морфогенезе наружного скелета позвоночных (Vertebrata). Предложена циркулярная модель построения рельефа поверхности экзоскелета. Показано, что уже у ранних позвоночных существовал механизм, обеспечивающий реализацию полного набора вариантов формирования скульптуры различных типов.

Ключевые слова: ранние позвоночные, бесчелюстные, палеозой, экзоскелет, морфогенез, геометрия рельефа.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-5652489199-102>

Среди прочих палеозойских позвоночных костнопанцирные бесчелюстные (Osteostraci, Agnatha) являются группой, в экзоскелете которой представлено всё разнообразие элементов строения — от мелких чешуй, покрывавших подвижную часть плавников (микромержные элементы), и пластин ротожаберной области (мезомержные элементы) до слитных головутоловищных щитов (макромержные элементы) (классификация размерности элементов наружного скелета дана по [1]). Гистологическое строение и скульптура наружного скелета остеоостраков отличаются большим разнообразием [2–6]. Их экзоскелет сложен тремя слоями тканей, типичных для позвоночных: поверхностным слоем (мезодентин), средним (губчатый костный) и базальным (слоистый костный) слоями. Разнообразие в строении экзоскелета достигалось за счёт различной степени развития слоёв, которые его слагают, и комбинации альтернативных признаков, характеризующих экзоскелет, а именно наличия или отсутствия поровых полей, перфорированных септ, радиальных каналов, сосудистых отверстий и т.п. [7]. В скульптуре наружного скелета остеоостраков, сложенной поверхностным дентиновым и/или средним костным слоями, представлены различные по форме и размеру бугорки и валики, сетевидные и пористые структуры, у ряда таксонов поверхность панциря

гладкая. Это разнообразие, с нашей точки зрения, представляет собой чрезвычайно ценный материал для выявления закономерностей формообразования твёрдых тканей интегумента у ранних позвоночных.

Настоящее сообщение является продолжением описания процессов формообразования панциря остеоостраков в терминах и положениях, предложенных в наших предыдущих работах [8, 9]. Мы соотнесли зачатки дентиновых структур экзоскелета, закладывающиеся на границе эпидермиса и дермы и развивающиеся центростремительно по направлению к формирующимся костным тканям, с геометрическими понятиями, а именно с точкой (будущий бугорок), линией (соответственно валик) и плоскостью (гладкая поверхность панциря).

Для понимания процессов формирования твёрдых структур на плоскости воспользуемся двумерной координатной сеткой с длиной ячейки L . При проектировании зачатков разноразмерных бугорков на плоскость им будут соответствовать круги различных диаметров d . Чем больше площадь дентиновой поверхности будущего бугорка, тем больше диаметр соответствующего ему круга. Тогда одновременно закладку равноудалённых друг от друга зачатков дентиновых структур одинаковой величины можно представить в виде следующей схемы (рис. 1). Отсутствие зачатков дентиновых структур на формирующемся участке панциря (развитие исключительно костной ткани в данном фрагменте экзоскелета) обозначим через отсутствие заливки в прямо-

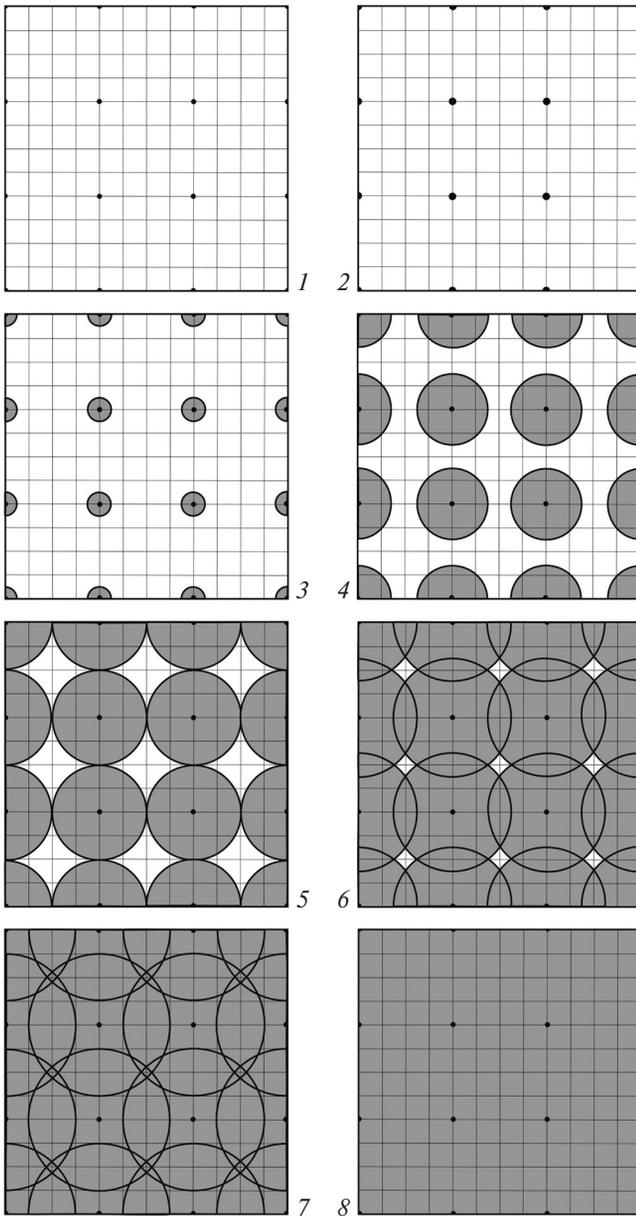


Рис. 1. Схема построения рельефа твёрдых покровов: 1 — отсутствие дентиновых элементов; 2 — точки — заострённые бугорки; 3, 4 — круги разного диаметра — бугорки разного размера; 5 — соприкосновение кругов — ретикулярные структуры; 6 — пересечение кругов — пористые поверхности; 7, 8 — наложение кругов — сплошная поверхность экзоскелета.

угольнике (рис. 1, 1). Зачатки бугорков с заострённой вершиной примем за точки (рис. 1, 2). Зачаткам бугорков с более или менее широкой сглаженной поверхностью будут соответствовать круги определённого диаметра (рис. 1, 3, 4). Увеличение диаметра кругов на схеме приводит к их соприкосновению (взаимному точечному пересечению кругов), при этом каждый круг имеет четыре точки пересечения с другими кругами (рис. 1, 5). Для остреоостраков

этому состоянию соответствует закладка ретикулярной структуры в онтогенезе и дальнейшее формирование дентиновой сети с порами относительно большого диаметра. Дальнейшее увеличение диаметра кругов приводит к их наложению друг на друга (рис. 1, 6).

По мере увеличения диаметра проецируемых кругов происходит постепенное уменьшение свободного пространства между ними. В морфогенезе экзоскелета это состояние соответствует формированию дентиновых поверхностей, пронизанных относительно мелкими порами. Полному перекрытию кругами свободного пространства на схеме соответствует закладка сплошной дентиновой поверхности и формирование слитного панциря у остреоостраков (рис. 1, 7, 8).

Таким образом, закладка зачатков дентиновых структур при разном диаметре соответствующих им кругов приведёт к формированию принципиально различных рельефов твёрдых покровов. Если диаметр кругов меньше, чем длина ячейки ($d < L$, т.е. при $r < \frac{1}{2}L$, так как $d = 2r$, где r — радиус круга), будут формироваться бугорки (*Saaremaaspis*; *Witaaspis*; *Dartmuthia*, дорсальная сторона щита). Так, у силурийского остреоострака *Thyestes verrucosus* Eichwald, известного из отложений верхнего венлока — нижнего лудлова о. Сааремаа (Эстония), щит покрыт заострёнными бугорками (рис. 2, 1). У видов рода *Dartmuthia* из лудлова о. Сааремаа бугорки более крупные, овальной или удлинённой формы, размещены на поверхности дорсальной стороны щита и по его краям, образуют продольные ряды вдоль дорсального гребня и расположенных по бокам от него вторичных гребней [3–6]. У *Saaremaaspis mickwitzii* (Rohon) из отложений верхнего венлока — нижнего лудлова о. Сааремаа поверхность панциря покрыта относительно равномерно распределёнными мелкими бугорками (рис. 2, 2).

При диаметре кругов больше, чем длина ячейки ($d > L$, т.е. при $r > \frac{1}{2}L$), будут формироваться ретикулярные или пористые поверхности (*Reticulaspis*; *Dartmuthia*, вентральная сторона щита). Например, нами описаны объёмные сетчатые структуры (рис. 2, 3) на поверхности панциря у нижнедевонского остреоострака *Reticulaspis menneri* Afanassieva et Karatajütë-Talimaa из отложений лохкова архипелага Северная Земля, Россия [10].

При диаметре кругов, стремящемся к двум длинам ячейки ($d \rightarrow 2L$, т.е. при $r \rightarrow L$), размеры пор постепенно уменьшаются (*Tremataspis*) вплоть до формирования гладкой поверхности панциря (*Timanaspis*, вентральная сторона панциря). Так,

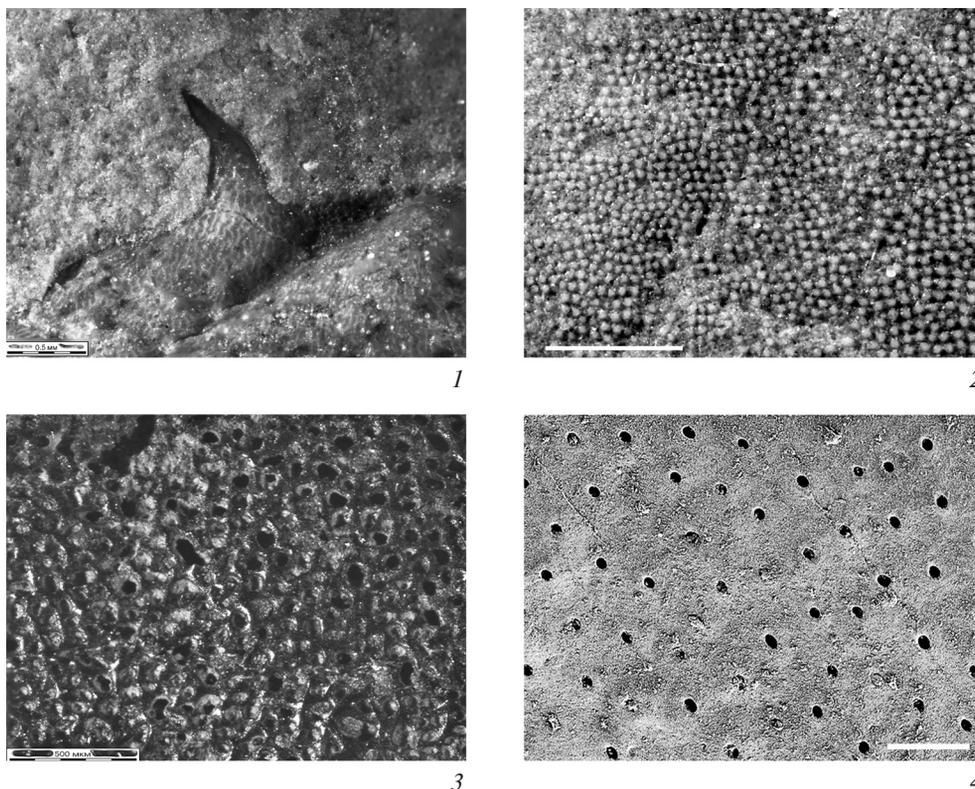


Рис. 2. Дентиновые структуры в экзоскелете остроголовых: 1 — заострённый бугорок на дорсальной стороне головоуловищного щита *Thyestes verrucosus* (ПИН 1628/9), масштаб 0,5 мм; 2 — бугорки на вентральной стороне щита *Saaremaaspis mickwitzii* (ПИН 3257 /566), масштаб 0,1 мм; 3 — дентиновая сеть на поверхности экзоскелета *Reticulaspis menneri* (голотип ПИН 4766/70), масштаб 0,5 мм; 4 — поверхность щита *Tremataspis milleri*, пронизанная порами (AMNH 20202), масштаб 0,1 мм, из [6] с изменениями.

поверхность экзоскелета силурийских остроголовых рода *Tremataspis* (о. Сааремаа, Эстония; Средний Урал и архипелаг Северная Земля, Россия; о. Готланд, Швеция) сглажена и пронизана большим количеством относительно узких пор, которыми открывается на поверхность полигональная система каналов среднего слоя (рис. 2, 4) [3–6, 11]. У большинства видов этого рода диаметр пор составляет 15–35 мкм, однако у *T. perforata* диаметр пор может достигать 100 мкм, так что при большом количестве близко расположенных отверстий пористая поверхность приобретает вид объёмной сети или при дальнейшем увеличении расстояния между скульптурными элементами на поверхности экзоскелета появляются отдельные бугорки [6]. У силурийского *Timanaspis kossovoii* Obruchev in Kossovoi et Obruchev [12, 13] из отложений верхнего пржидолия Северного Тимана России дорсальная сторона щита покрыта бугорками и валиками, тогда как его вентральная сторона имеет сглаженную поверхность.

С нашей точки зрения, в формировании твёрдых структур наружного скелета позвоночных важнейшую роль играют свойства интегумента, представляющего собой сложный вязкоупругий композит.

Появлению любой твёрдой структуры панциря в онтогенезе предшествует “мягкая матрица”. В процессе созревания и образования тканей каждая клетка образует организованные адгезивные контакты с другими клетками, что представляет собой основной механизм морфогенеза [14]. Таким образом, адгезия между слоями тканей (в данном случае между эпидермисом и дермой) будет иметь определяющее значение в формообразовании твёрдых пространственных структур экзоскелета. В предложенной нами циркулярной модели построения рельефа экзоскелета отражены изменения адгезивных свойств задействованных тканей, позволяющие выстраивать конкретный тип скульптуры поверхности панциря ранних позвоночных.

Благодарности. В работе представлены ископаемые материалы по палеозойским панцирным позвоночным из коллекций Палеонтологического института им. А.А. Борисяка Российской Академии наук, Москва (ПИН РАН), и Американского музея естественной истории, Нью-Йорк (AMNH).

Источник финансирования. Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант 14–04–01507).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ørvig T.* // *Ark.Zool.* 1951. V. 2. P. 321–454.
2. *Stensiö E.* The Cephalaspids of Great Britain. British Museum (Natural History). L., 1932.
3. *Denison R.H.* // *Fieldiana: Geol.* 1951. V. 11. P. 197–218.
4. *Афанасьева О.Б.* Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha) // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР.* Т. 248. М.: Наука, 1991. 144 с.
5. *Афанасьева О.Б.* Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Т. Бесчелюстные и древние рыбы. М.: ГЕОС, 2004. С. 210–268.
6. *Märss T., Afanassieva O., Blom H.* // *Earth and Environmental Science Trans. Roy. Soc. Edinburgh.* 2014. V. 105. P. 73–148.
7. *Afanassieva O.B.* // *Paleontol. J.* 2014. V. 48. № 9. P. 973–979.
8. *Афанасьева О.Б.* // *ДАН.* 2012. Т. 442. № 6. С. 837–840.
9. *Афанасьева О.Б.* // *ДАН.* 2018. Т. 478. № 1. С. 113–116.
10. *Афанасьева О.Б., Каратайте-Талимаа В.Н.* // *Палеонтол. журн.* 2013. № 5. С. 53–61.
11. *O'Shea J., Keating J.N., Donoghue P.C.J.* // *J. Morph.* 2019. P. 1–27.
12. *Коссовой Л.С., Обручев Д.В.* // *ДАН.* 1962. Т. 147. № 5. С. 1147–1150.
13. *Afanassieva O.B., Karatajūtė-Talimaa V.N.* // *Acta Zool.* 2009. V. 90. Suppl. 1. P. 38–43.
14. *Уэйн Т.* Физические основы молекулярной биологии. Долгопрудный: Издательский дом “Интеллект”, 2010. 368 с.

**THE EXOSKELETON OF VERTEBRATES:
THE GEOMETRIC REGULARITIES OF THE FORMATION
OF ARMOR RELIEF IN EARLY JAWLESS VERTEBRATES
(AGNATHA, VERTEBRATA)**

O. B. Afanassieva

*Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
American Museum of Natural History, New York, USA*

Presented by Academician of the RAS A.V. Lopatin June 26, 2019

Received July 18, 2019

Based on the analysis of information on the structure of the hard cover of different taxons of osteostracan jawless vertebrates (Osteostraci, Agnatha), the geometric regularities of the formation of possible variants of armor relief during the exoskeletal morphogenesis of vertebrates are revealed. A circular model of the construction of superficial relief is proposed. It is shown that the early vertebrates have already possessed the mechanism providing realization of complete set of variants of the formation of exoskeletal sculpture of different types.

Keywords: early vertebrates, agnathans, Paleozoic, exoskeleton, morphogenesis, geometry of relief.