

УДК 567.433:591.471.31

## О ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ФОРМИРОВАНИЯ РЕЛЬЕФА ЭКЗОСКЕЛЕТА РАННИХ ПОЗВОНОЧНЫХ (OSTEOSTRACI, AGNATHA) НА ПЛОСКОСТИ

© 2021 г. О. Б. Афанасьева<sup>1,\*</sup>

Представлено академиком РАН А.В. Лопатиным

Поступило 29.07.2020 г.

После доработки 28.09.2020 г.

Принято к публикации 30.09.2020 г.

Исследование разнообразия скульптуры и гистологического строения экзоскелета у различных таксонов костнопанцирных бесчелюстных (Osteostraci, Agnatha) впервые позволило охарактеризовать основные элементы (геометрические модули) плоскостной организации сложного рельефа на поверхности панциря этой группы ранних позвоночных. Анализ проведен с использованием циркулярной модели построения рельефа твердых покровов, ее применимость показана на примере уникального материала, viz., – фрагментов панциря остеоострака *Oeselaspis pustulata* (Patten, 1931) из сибурийских отложений архипелага Северная Земля (Россия).

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

DOI: 10.31857/S2686738921010030

Костнопанцирные бесчелюстные (остеоостраки) – одна из древнейших групп позвоночных, существовавшая во временном интервале с раннего силура до позднего девона и обладавшая хорошо развитым панцирем (экзоскелетом). Твердые покровы этой группы ранних позвоночных демонстрируют чрезвычайное разнообразие поверхностного рельефа и гистологического строения [1–5] и являются ценным материалом для изучения базовых закономерностей морфогенеза экзоскелета позвоночных.

У позвоночных образование дентина приурочено к границе эпидермиса и дермы. Дентиновые структуры образуются в верхнем кориуме центростремительно от эпидермиса по направлению к формирующимся костным тканям. Представим проекции зачатков дентиновых структур на плоскость как точки (заостренные бугорки), круги разного диаметра (бугорки соответствующих размеров), соприкасающиеся круги (ретикулярные структуры) и перекрывающиеся круги (пористые поверхности), наложение кругов соответствует формированию гладкой поверхности экзоскелета [6]. Базируясь на этих условиях, рассмотрим случаи формирования сложного рельефа, а именно,

твердых структур конкретного типа у остеоостраков.

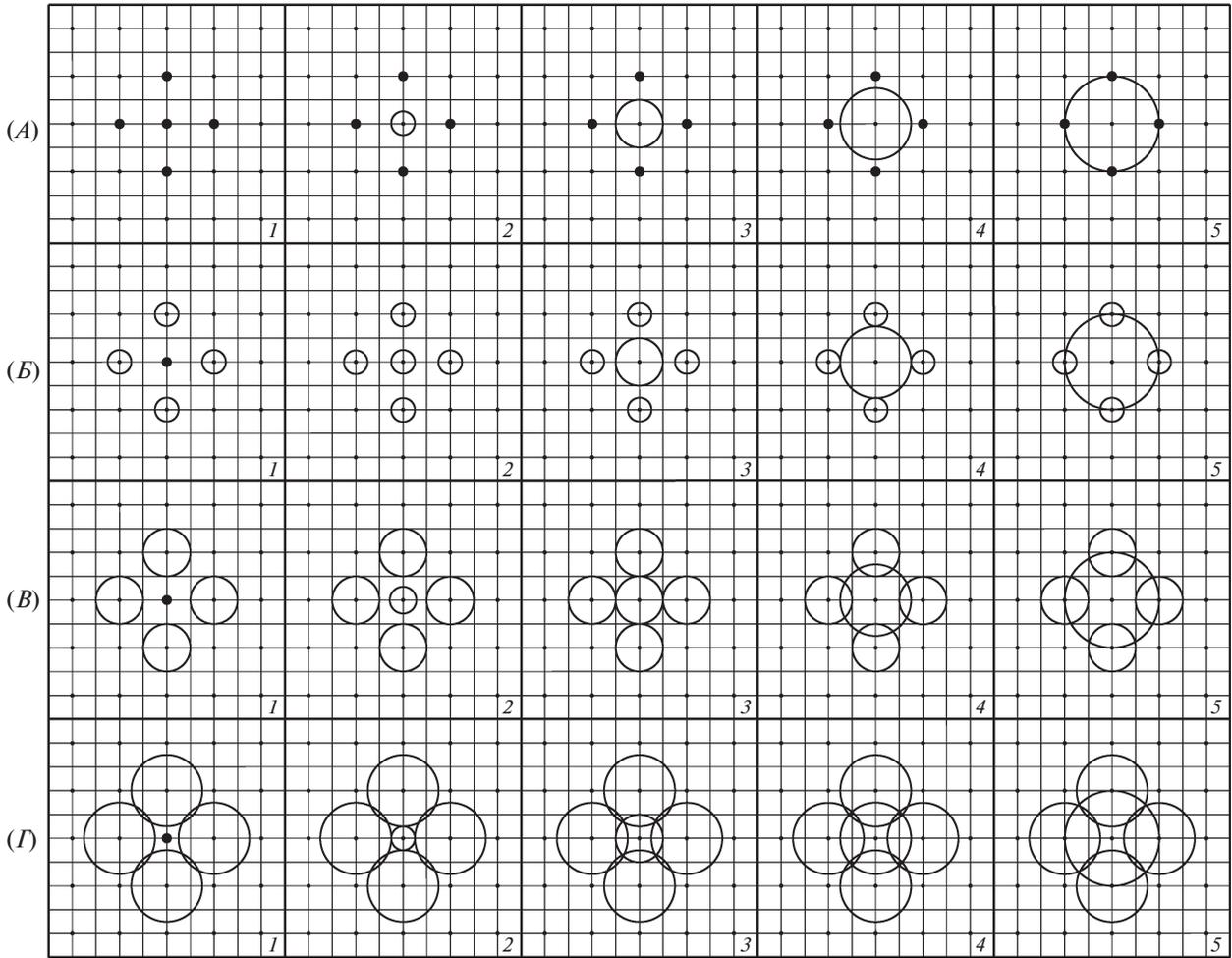
Для понимания процессов формирования твердых структур панциря на плоскости воспользуемся двумерной координатной сеткой с длиной ячейки  $L$ . Введем параметр времени и рассмотрим *одновременную* закладку твердых структур.

Совместим проекцию зачатка заостренного бугорка, а именно, точку с узлом координатной сетки (рис. 1, *A*). Соседние бугорки (точки) разместим равноудаленно от центрального бугорка и друг от друга на расстоянии  $L$ . Число таких бугорков может быть произвольным, для наглядности схемы возьмем минимальное количество периферических бугорков, а именно, четыре, разместив их в узлах координатной сети (рис. 1, *AI*). Согласно циркулярной модели, при увеличении площади дентиновой поверхности зачатков бугорков будет увеличиваться диаметр  $d$  соответствующих им проецируемых на плоскость кругов. Тогда при радиусе центрального круга меньше, чем длина ячейки ( $r < L$ , т.е. при диаметре  $d < 2L$ , так как  $d = 2r$ ), будет формироваться центральный бугорок, окруженный периферическими бугорками (рис. 1, *AI–4*). При радиусе центрального круга, равном длине ячейки ( $r = L$ ), зачатки бугорков сольются в единую структуру (рис. 1, *A5*), формируя круглый в сечении бугорок.

Если диаметр кругов, соответствующих проекциям периферических бугорков, будет равен по-

<sup>1</sup> Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка  
Российской академии наук, Москва, Россия

\*e-mail: oafan@paleo.ru

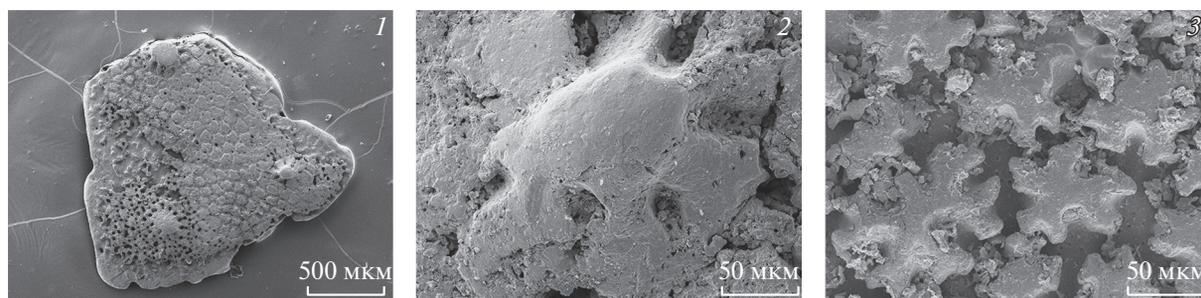


**Рис. 1.** Основные элементы (модули) плоскостной организации рельефа различного типа на поверхности экзоскелета; периферические бугорки: (А) 1–5 – заостренные, (Б) 1–5 – мелкие; (В) 1–5 – средние; (Г) 1–5 – крупные; точки – заостренные бугорки, круги – бугорки разного диаметра, соприкосновение кругов – ретикулярные структуры, пересечение кругов – поры разного диаметра, наложение кругов – сплошная поверхность экзоскелета (пояснения в тексте).

ловине длины ячейки ( $d = 1/2L$ ), могут быть сформированы следующие рельефы (рис. 1, Б). При диаметре центрального круга меньше, чем полторы длины ячейки ( $d < 1\frac{1}{2}L$ , т.е. при  $r < 3/4L$ ), будет формироваться центральный бугорок, окруженный периферическими бугорками (рис. 1, Б1–3). Увеличение диаметра центрального круга на схеме приводит к его соприкосновению (взаимному точечному пересечению) с периферическими кругами. Тогда при диаметре центрального круга, равном полторы длины ячейки ( $d = 1\frac{1}{2}L$ , т.е. при  $r = 3/4L$ ), будет сформирован бугорок сложной формы, с более крупной центральной частью и меньшими периферическими частями (рис. 1, Б4). При диаметре центрального круга, стремящемся к двум с половиной длинам ячейки ( $d \rightarrow 2\frac{1}{2}L$ , т.е.  $r \rightarrow 1\frac{1}{4}L$ ) будет сформирован бугорок с более или менее обозначенными

периферическими выступами (рис. 1, Б5). При диаметре центрального круга, равном двум с половиной длинам ячейки ( $d = 2\frac{1}{2}L$ , т.е.  $r = 1\frac{1}{4}L$ ) зачатки структур сольются, формируя круглый в сечении бугорок.

Если диаметр кругов, соответствующих периферическим бугоркам, будет равен длине ячейки ( $d = L$ ), возможно формирование следующих рельефов (рис. 1, В). При диаметре центрального круга меньше длины ячейки ( $d < L$ , т.е. при  $r < 1/2L$ ) образуются разноразмерные бугорки, окруженные кольцом относительно крупных периферических бугорков (рис. 1, В1–2). При диаметре центрального круга, равном длине ячейки ( $d = L$ , т.е. при  $r = 1/2L$ ), произойдет соприкосновение кругов (точечное пересечение) так, что будет образована закладка бугорка крестообразной формы с равновеликими частями (рис. 1, В3). При дальнейшем



**Рис. 2.** Экзоскелет *Oeselaspis pustulata*, нижний силур, венлок, о-в Пионер архипелага Северная Земля, Россия: (1) общий вид скульптуры на фрагменте панциря (ПИН 4765/65), масштаб 0.5 мм; (2) крупный центральный бугорок, там же; (3) иррегулярные бугорки, окружающие центральный (ПИН 4765/66), 2, 3 – масштаб 50 мкм.

увеличении площади центрального круга с условием, что его диаметр стремится к трем длинам ячейки ( $d \rightarrow 3L$ , т.е.  $r \rightarrow 1\frac{1}{2}L$ ), образуются закладки бугорков с более или менее выраженными выступами (рис. 1, B4–5). При диаметре центрального круга, равном трем длинам ячейки закладки отдельных бугорков, сливаются, образуя круглый в сечении бугорок.

Если диаметр кругов, соответствующих периферическим бугоркам, будет равен полутора длинам ячейки ( $d = 1\frac{1}{2}L$ ), будут формироваться следующие рельефы (рис. 1, Г). При диаметре центрального круга меньше половины длины ячейки ( $d < 1/2L$ , т.е. при  $r < 1/4L$ ) будет закладываться мелкий центральный бугорок, окруженный кольцом, образованным слившимися крупными бугорками (рис. 1, Г1). При диаметре центрального круга, равном половине длины ячейки ( $d = 1/2L$ , т.е. при  $r = 1/4L$ ), произойдет соприкосновение (точечное пересечение) кругов и слияние всех бугорков в единую структуру так, что между ними останутся относительно мелкие поры (рис. 1, Г2). Дальнейшее увеличение площади центрального круга приведет к наложению кругов друг на друга с образованием единой закладки бугорка крестообразной формы (при условии существования четырех периферических кругов) с более или менее обозначенными выступами (рис. 1, Г3–5). При увеличении количества периферических кругов происходит сглаживание выступов и формирование округлого в сечении относительно крупного бугорка.

Рассмотрим конкретный пример экзоскелета остеострака, для которого характерен поверхностный рельеф сложной организации. Так, у силурийского остеострака *Oeselaspis pustulata* (Patten, 1931), известного из отложений верхнего венлока – нижнего лудлова о. Сааремаа (Эстония) и о-в Октябрьской Революции и Пионер архипелага Северная Земля (Россия) на поверхности панциря размещены бугорки разного типа: как простой округлой, так и сложной иррегулярной формы. Скульптура и гистология его экзоскелета описаны в деталях на основании изучения шли-

фов, фрагментов панциря в СЭМ, а также, частично, с помощью компьютерной томографии [2–5, 7–9].

Относительно крупные (диаметром до 250 мкм) бугорки расположены в центре полигональных полей на возвышениях, имеют полого закругленную блестящую вершину (рис. 2, 1–2). Многочисленные мелкие (40–75 мкм) бугорки расположены между центральными бугорками, иррегулярные или звездообразные – в сечении (рис. 2, 3). Верхняя часть крупных бугорков сложена относительно толстым слоем мезодентина *sensu* [10].

Согласно циркулярной модели построения рельефа, центральная часть зачатка крупного бугорка может быть спроецирована на плоскость как круг, а его выступы, – как круги меньшего диаметра (рис. 3, 1). Это состояние будет соответствовать описанному выше варианту схемы (рис. 1, B4), однако количество периферических бугорков в рассмотренном нами случае увеличено до восьми. При проецировании на плоскость иррегулярным бугоркам, окружающим центральный, будут соответствовать круги приблизительно равного диаметра (рис. 3, 2–3). Тогда, согласно циркулярной модели, соприкосновение кругов (взаимное точечное пересечение) приведет к закладке ретикулярной (сетчатой) структуры, в данном случае, образованию соединения (мостика) между соседними кругами.

Таким образом, звездообразный бугорок может рассматриваться как *фрагмент* регулярной структуры с узловыми элементами одинакового размера (рис. 1, B3, Г4) или размера, близкого к одинаковому (рис. 1, B4). При увеличении расстояния между бугорками мостики прерываются, формируя боковые выступы бугорков. При дальнейшем увеличении расстояния между узловыми элементами с сохранением их диаметра форма бугорков будет приближаться к округлой [5: fig. 25J], что соответствует описанному выше состоянию циркулярной модели (рис. 1, B2).

Таким образом, применение циркулярной модели и разработанных на ее основе элементов (модулей) плоскостной организации панциря

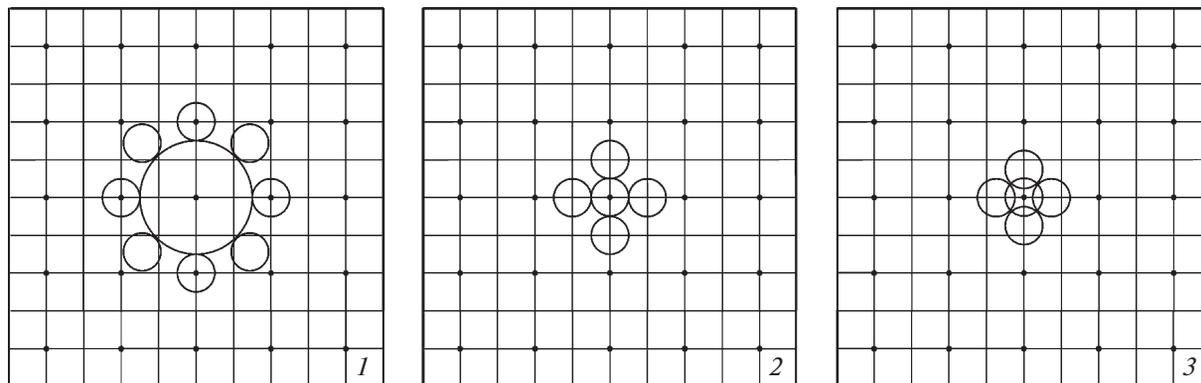


Рис. 3. Элементы плоскостной организации рельефа экзоскелета *Oeselaspis pustulata*, соответствующие: (1) крупному центральному бугорку; (2–3) иррегулярным бугоркам, окружающим центральный.

позволяет анализировать и описывать конкретные типы сложного поверхностного рельефа экзоскелета позвоночных на примере твердых покровов палеозойских костнопанцирных бесчелюстных. Конструирование панцирей в эволюции остеоостраков происходило с соблюдением базовых закономерностей построения экзоскелета позвоночных, проявляющихся в морфогенезе их наружного скелета. Анализ полученной информации позволяет предположить, что симметрия модулей, а также регулярность их расположения, отражают упорядоченность физиологических процессов биоминерализации интегумента в ходе формирования поверхности рельефа панциря у позвоночных.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Stensiö E. 1932. The cephalaspids of Great Britain. British Museum (Natural History), London.
2. Denison R.H. // Fieldiana: Geol. 1951. V. 11. P. 197–218.
3. Обручев Д.В. // Основы палеонтологии. Т. Бесчелюстные, рыбы. М.: Наука, 1964. С. 84–107.
4. Janvier P. // Annales de Paléontologie. 1985. V. 71. № 2. P. 83–147.
5. Märss T., Afanassieva O., Blom H. // Earth and Environmental Science Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 2014. V. 105. P. 73–148.
6. Афанасьева О.Б. // ДАН РАН. 2019. Т. 489. № 1. С. 99–102.
7. Robertson G.M. // Amer. J. Sci. 1935. V. 5. № 29. P. 453–461.
8. Afanassieva O.B. // Paleont. J. 2000. V. 34. Suppl. 2. P. S138–S146.
9. Qu Q., Blom H., Sanchez S., Alberg P. // J. Morph. 2015. V. 276. № 8. P. 1–15.
10. Øravig T. // Ark. Zool. 1951. V. 2. P. 321–454.

## ON THE GEOMETRIC REGULARITIES OF THE FORMATION OF THE EXOSKELETAL RELIEF OF EARLY VERTEBRATES (OSTEOSTRACI, AGNATHA) ON A PLANE

O. B. Afanassieva<sup>a, #</sup>

<sup>a</sup> Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

<sup>#</sup>e-mail: oafan@paleo.ru

Presented by Academician of the RAS A.V. Lopatin

The study of the diversity of sculpture and histological structure of the exoskeleton in various osteostracan taxa (Osteostraci, Agnatha) made it possible for the first time to characterize the main elements (geometric modules) of the planar organization of a complicated relief on the armor surface of this group of early vertebrates. The analysis was carried out using a circular model for constructing the relief of hard cover, an applicability of the model is shown on the example of a unique material, viz., – fragments of the shield of the osteostracan *Oeselaspis pustulata* (Patten, 1931) from the Silurian deposits of the Severnaya Zemlya archipelago (Russia).

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