

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию О.Б. Афанасьевой
«РАЗВИТИЕ ЭКЗОСКЕЛЕТА У КОСТНОПАНЦИРНЫХ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ И ОСНОВНЫЕ
ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ТВЕРДЫХ ПОКРОВОВ У РАННИХ ПОЗВОНОЧНЫХ»
представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по
специальности 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

Диссертация О.Б. Афанасьевой посвящена изучению закономерностей формирования костных покровов у ранних позвоночных. В качестве модельной группы взяты костнопанцирные бесчелюстные, или остеоостраки – вымершие древние бесчелюстные известные из раннего палеозоя. Остеостраки изучаются О.Б. Афанасьевой уже много лет и в настоящее время она является одним из ведущих мировых лидеров в этой области. Новые находки ювенильных особей остеоостраков позволяют реконструировать морфогенез экзоскелета в индивидуальном развитии. Хорошая геологическая летопись этих бесчелюстных позволяет детально изучить преобразования их костных покровов в филогенезе. Познание закономерностей формирования костных покровов у древних позвоночных имеет огромное значение для биологии развития и эволюционной палеонтологии. Эти данные также имеют значение для адекватной реконструкции филогении группы. Поэтому актуальность изученной автором проблемы у меня не вызывает сомнения.

О.Б. Афанасьевой удалось изучить огромный материал по остеоостракам, хранящийся в Палеонтологическом институте РАН и других ведущих палеонтологических центрах. Исключительное значение имеет массовый материал по роду *Tremataspis*, представленный сотнями скелетов. В ходе работы автором использованы разнообразные методики, включая механическую и химическую препаровку материала, изготовление шлифов, изучение фоссилий с помощью оптического и электронного микроскопа. Предложена новая схема промеров головуловищных щитов остеоостраков.

В первой главе изложена история исследований экзоскелета остеоостраков. В качестве одной из актуальных проблем автор указывает идентификацию фрагментарных остатков остеоостраков. Действительно, более или менее целые панцири этих бесчелюстных встречаются сравнительно редко, тогда как во многих местонахождениях в

массовом количестве представлены их фрагментарные материалы. Надежная диагностика остоостраков по фрагментам их скелетов позволила бы существенно расширить наши знания о разнообразии группы, поскольку, очевидно, не от всех вымерших видов сохранились полные панцири. Такая диагностика, очевидно, может существенно повысить значение остоостраков для биостратиграфии, поскольку позволит коррелировать гораздо большее количество разрезов. Полученные автором данные о разнообразии экзоскелета у таксонов, представленных целыми скелетами, позволяют существенно продвинуться в этом вопросе.

В главе 2 приведены общие данные о морфологии экзоскелета остоостраков. Как и у многих других древних позвоночных, в наружном скелете можно выделить три слоя: поверхностный, средний или губчатый, и базальный. Наружный слой состоит из мезодентина и эмалеподобной ткани. Эти три слоя представлены у большинства остоостраков, но бывают развиты различно у разных таксонов. У продвинутых остоостраков с тонким экзоскелетом практически исчезает поверхностный слой. В данной главе приведены детальные описания экзоскелета у различных видов остоостраков.

В главе 3 описано развитие наружного скелета остоостраков в онтогенезе. Здесь приведены уникальные данные по морфологии экзоскелета молодых особей *Thyestes verrucosus* из нижнего силура Эстонии. Установлено, что формирование экзоскелета начиналось с образования заострённых дентиновых кончиков бугорков и минерализация бугорков происходила в базально-латеральном направлении. У молодых животных панцирь состоял из отдельных тессер, которые могли увеличиваться в размерах при росте животного. При слиянии тессер и образовании консолидированного панциря, рост животного существенно замедлялся. Для других таксонов установлен надставочный (суперпозиционный) рост при формировании экзоскелета.

Глава 4 посвящена развитию экзоскелета остоостраков в филогенезе. Интересно, что возможность построения мощного экзоскелета у бесчелюстных возникла в силуре после повышения содержания кислорода до 10-12%. Это привело к усилению метаболизма и двигательной активности древних бесчелюстных. Монофилия группы остоостраков доказывается их своеобразным планом строения и наличием специфических органов (медиальное и латеральные поля). В качестве наиболее примитивных остоостраков рассматриваются безрогие тессерированные представители отряда *Ateleaspidiformes*. Проблема выбора анцестрального морфотипа для группы была одной из наиболее дискутируемых в изучении остоостраков. Существуют две

альтернативные гипотезы, предлагающие в качестве анцестральных морфотипов рода *Ateleaspis* и *Tremataspis*. Автор убедительно аргументирует первую гипотезу. В этой главе приводятся данные о развитии экзоскелета в основных филогенетических линиях остеостраков (пять подотрядов).

Глава 5 посвящена изучению морфогенетических процессов и основных закономерностей формирования экзоскелета позвоночных у ранних позвоночных. Здесь предложена модель формирования твердых покровов у древнейших панцирных позвоночных. Все многообразие наблюдаемых вариантов рельефа панциря объясняется сочетанием небольшого числа вариантов закладок тканей. Предложенный автором комплексный подход позволяет объединить предложенные ранее частные теории развития покровов у позвоночных.

В приложении к диссертации приведено монографическое описание таксонов, известных с территории России и сопредельных стран.

Диссертация аккуратно оформлена и написана хорошим языком. В тексте практически нет опечаток. По тексту диссертации у меня имеется одно серьёзное замечание, которое касается главы 4. Обсуждение преобразования морфологических структур в филогенезе возможно только в рамках конкретной филогенетической гипотезы. Для остеостраков имеется филогенетическая гипотеза, основанная на кладистическом анализе 112 признаков (Sansom, 2012). О.Б. Афанасьева предлагает филогенетически схему остеостраков, которая существенно отличается от данной гипотезы. Однако, из текста диссертации не ясно, на основе какой методологии была построена эта филогенетическая схема. Автор, очевидно, не следует кладистическому методу, но никакой другой альтернативный метод реконструкции филогении в диссертации не обсуждается.

Достоверность полученных результатов и выводов определяется большим количеством изученного материала, включающего практически все известные таксоны остеостраков и комплексным подходом к реконструкции морфогенетических процессов образования костных покровов у древних позвоночных животных.

Научная новизна. Научная новизна работы заключается в публикации огромного массива новых данных по экзоскелету остеостраков. Предложены оригинальные модели формирования панцирей различного типа и оригинальные реконструкции наружных покровов для ряда таксонов. Впервые представлены данные о развитии экзоскелета остеостраков в онтогенезе. Изучена индивидуальная изменчивость кожных покровов этих

бесчелюстных. Полученные данные использованы для построения новой системы остеостраков. В частности, автором выделено 5 новых подотрядов, 3 новых семейства, 10 новых родов и 16 новых видов.

Теоретическая и практическая значимость работы. Разработанные автором комплексные признаки экзо- и эндоскелета остеостраков позволяют пересмотреть филогению группы и диагностировать отдельные таксоны. В частности, эти данные могут быть использованы для определения фрагментарного материала и для целей биостратиграфии. Разработанный автором новый метод реконструкции формообразования панциря имеет значение для понимания развития экзоскелета в эволюции низших позвоночных.

Опубликование результатов в научной печати. По материалам диссертации опубликовано 48 работ, включая 4 монографии (3 коллективные) и 22 статьи (20 статей в журналах из перечня ВАК).

Содержание автореферата полностью отражает содержание диссертации.

Заключение. Диссертация О.Б. Афанасьевой «Развитие экзоскелета у костнопанцирных бесчелюстных и основные закономерности формирования твердых покровов у ранних позвоночных» выполнена на высоком научно-методическом уровне и основана на обширном оригинальном морфологическом материале. Предложена новая морфогенетическая модель, адекватно описывающая все варианты развития костного скелета у древних позвоночных животных. Полученные результаты новы и представляют большой научный и практический интерес. Работа О.Б. Афанасьевой отвечает всем требованиям пп. 9-14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия, а ее автор заслуживает искомой степени.

24.04.2017

Аверьянов Александр Олегович
доктор биологических наук
профессор РАН

Аверьянов



заведующий лабораторией териологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН РАН)»

199034, Санкт-Петербург, Университетская наб. 1.

www.zin.ru

Тел. оппонента: 8(812)328-13-11

эл. адрес: lepus@zin.ru

Я, Аверьянов Александр Олегович, даю согласие на включение своих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета, и их дальнейшую обработку.

Аверьянов

