

УТВЕРЖДАЮ
Директор
ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»

доктор экон. наук

К.В. Колончин



2025 года

ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Государственного научного центра Российской Федерации
Федерального государственного бюджетного научного учреждения
«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии»
на диссертационную работу Мироненко Александра Александровича
«Юрский этап эволюции челюстного аппарата аммоноидей»,
представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук
по специальности 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

Актуальность диссертационного исследования. Диссертационная работа А.А. Мироненко представляет собой обширное комплексное исследование юрского этапа эволюции челюстного аппарата головоногих моллюсков подкласса Ammonoidea. Цель исследования четко сформулирована в самом названии диссертационной работы, и она в полной мере демонстрирует её актуальность. Аммоноидеи представляют собой наиболее многочисленный подкласс наружнораковинных головоногих моллюсков, существовавший на протяжении свыше 340 млн лет и в течение своей длительной эволюционной истории неоднократно достигавший высокой численности, видового разнообразия, господства в экосистемах мезозойских морей. Удивительное разнообразие аммоноидей раскрывает огромный эволюционный и адаптационный потенциал этой группы, развивавшейся на базе типичного плана строения головоногих моллюсков. По количеству родов аммоноидеи превосходят современных представителей головоногих моллюсков примерно в 20 раз: 2 365 родов аммоноидей против примерно 115 родов современных колеоидей! Высокая численность и эволюционная пластичность аммоноидей сделала их раковины наиболее

распространенным инструментом биостратиграфии и геологической корреляции.

Несмотря на огромное количество работ, посвященных аммоноидеям, до сих пор вся систематика и филогения этой группы строится исключительно на признаках строения их раковины, которая у головоногих моллюсков сохраняется в ископаемом состоянии лучше других частей тела. Использование единственной структуры – раковины – неизбежно снижает «разрешающую способность» систематических и филогенетических построений, затрудняет, либо делает невозможной научно обоснованную реконструкцию экологического облика отдельных форм аммоноидей и их положения в экосистемах мезозойских морей. Глубокое исследование челюстного аппарата аммоноидей и его эволюции в течение юрского периода, предпринятое диссертантом, открывает новые возможности для изучения систематики и филогении этой группы ископаемых головоногих и более ясного понимания их образа жизни и экологии.

Степень обоснованности научных положений, выносимых на защиту, подтверждается глубоким анализом диссертантом научных работ отечественных и зарубежных авторов по морфологии и систематике элементов челюстного аппарата аммоноидей, большим объёмом используемого материала.

Основные результаты диссертационного исследования докладывались на четырёх отечественных и двух международных научных конференциях. По теме диссертации опубликованы 24 работы, в том числе 16 статей в журналах, входящих в список ВАК (из них 15 – в международных журналах, входящих в Scopus и WOS), 8 тезисов докладов на конференциях, из них 2 – на английском языке.

Научная новизна. Диссертантом собран и проанализирован обширный, уникальный по полноте материал нижних и верхних челюстей аммонитов из юрских и нижнемеловых отложений центральных районов европейской части России. Впервые описаны челюстные аппараты (верхние челюсти и нижние челюсти – аптихи) у 6 родов и 4 семейств аммонитов, исследована микроструктура аптихов макро- и микроконхов аммонитов трех семейств (Perisphinctidae, Aspidoceratidae и Kosmoceratidae. Впервые установлено наличие полового диморфизма в строении аптихов, заключающееся в разной структуре кальцитовых пластин аптихов микро- и макроконхов аспидоцератид. Диссертантом впервые были описаны челюсти ринхаптихового типа из средней юры (байос-бат) Северного Кавказа и ринхолиты из оксфордских и кимериджских отложений Крыма, предложен набор признаков, позволяющих различать изолированные ринхолиты и конхоринхи аммоноидей и наутилид.

Впервые описано сложное строение верхней челюсти аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата и показано, что в осевой части верхней челюсти проходила трубка, начинающаяся в буккальной части головы, где должны были располагаться слюнные железы аммонита и открывающаяся узким отверстием на остром кончике клюва верхней челюсти, что однозначно указывало на роль этой трубки для доставки яда в тело жертвы в момент укуса. У современных осьминогов и кальмаров секрет слюнной железы часто становится ядом раздражающего или нервно-паралитического действия, а иногда и наружного пищеварения, однако ни у кого из современных головоногих нет столь совершенного и специализированного способа доставки яда в тело жертвы, как у аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата: у современных кальмаров (*Onychoteuthis*) яд просто стекает по внутренней поверхности верхней челюсти, а у осьминогов (например, *Napalochlaena*) на внутренней поверхности верхней челюсти имеется неглубокая продольная бороздка, никогда не принимающая вид закрытой трубки.

Теоретическая и практическая значимость работы не вызывает сомнения. Диссертант исследовал эволюцию челюстного аппарата аммоноидей в течение юрского периода – времени интенсивной экологической радиации этой группы, сопровождавшейся формированием трех из пяти известных на сегодняшний день типов челюстного аппарата аммоноидей, включая самый необычный для головоногих моллюсков, но важнейший для аммонитов – аптиховый тип. Исследование А.А. Мироненко является на настоящий момент наиболее полным и глубоким анализом морфо-функционального разнообразия и эволюции челюстного аппарата юрских аммоноидей.

Результаты работы А.А. Мироненко опровергают распространенное среди исследователей современных головоногих мнение о челюстном аппарате головоногих – клюве – как весьма консервативной структуре, имеющей единый план строения у всех ныне живущих представителей класса, от наутилуса до кальмаров и осьминогов. На обширном материале автор показывает, что в пределах аммоноидей из исходного «нормального» типа челюстного аппарата, сравнимого по плану строения с клювами современных колеоидей, развились четыре уникальных типа челюстного аппарата: анаптиховый, аптиховый, ринхаптиховый и промежуточный. Таким образом, прослеживается очевидный параллелизм и синхронность между эволюцией челюстного аппарата аммоноидей и диверсификацией челюстей хрящевых и костистых рыб, происходившей во время «Мезозойской морской революции».

Исследование А.А. Мироненко показывает, что клюв головоногих, каким мы его знаем у современных представителей этого класса, не является апоморфным признаком класса цефалопод, а сформировался в результате длительной эволюции челюстного аппарата, в ходе которой были испробованы различные варианты формы и функции этих структур. Это означает, что сходство клювов современных наутилусов и колеоидей является результатом конвергенции.

В практическом плане результаты работы А.А. Мироненко будут использованы для таксономического определения юрских ринхолитов, конхоринхов и аптихов, в том числе и для датировки вмещающих их пород.

Структура диссертации. Диссертационная работа представлена на 176 страницах, состоит из введения, семи глав, заключения, списка литературы и приложений (одна таблица и три рисунка). Список литературы включает 342 наименования, из них 266 на иностранных языках. Текст работы сопровождается 3 таблицами и иллюстрирован 70 рисунками (включая находящиеся в приложении).

Во «Введении» соискатель аргументированно обосновывает выбор объекта исследования, актуальность работы, характеризует степень разработанности выбранной темы предыдущими исследователями. Сформулированная автором цель исследования соответствует выбранной теме, а поставленные задачи обеспечивают поэтапное её достижение.

Материал и методика исследований также описаны в одном из разделов «Введения», но если перечисление использованного в исследовании материала занимает более страницы диссертации, то описанию методов исследования автор уделяет всего один абзац из 5 строк (стр. 10), что представляется неоправданно малым, учитывая использование автором современных высокотехнологичных методик СЭМ и микротомографии.

Глава 1 «Челюстной аппарат современных головоногих моллюсков и ископаемых аммоноидей» изложена на 16 страницах и содержит подробные и хорошо иллюстрированные описания челюстного аппарата современных цефалопод (раздел 1.1) и аммоноидей (раздел 1.2). Основное внимание обоснованно уделено морфологическому разнообразию и основным тенденциям эволюции челюстного аппарата аммоноидей, у которых автор описывает 5 морфологических типов строения челюстного аппарата и предлагает схему эволюции, согласно которой в юрском периоде из исходного «нормального» типа челюстного аппарата у аммоноидей возникли четыре специализированных типа: анаптиховый, ринхаптиховый, аптиховый и промежуточный. Для каждого типа дана краткая характеристика, указаны таксоны аммоноидей, в которых он встречается, их географическое распространение и время существования. В заключительном

разделе 1.3 обсуждаются проблемы тафономии челюстного аппарата аммоноидей.

Принципиально важным в главе 1 является вывод о том, что «челюсти не являются апоморфным признаком класса цефалопод, а возникли на рубеже ордовика и силура в одной из множества существовавших в то время эволюционных ветвей наутилоидей – *Orthoceratida sensu lato*, и затем были унаследованы их потомками» (стр. 17). Однако вызывает сомнение обоснованность реконструкции челюстного аппарата и мягкого тела *Orthocerida* с *Aptychopsis*, представленная на рисунке 3 на той же странице. Данная реконструкция в совокупности с вышеуказанным выводом означает, что ортоцериды изначально имели челюстной аппарата, по строению близкий к аптиховому типу. Однако это противоречит схеме эволюции челюстного аппарата аммоноидей, представленной автором на рисунке 6 (стр. 22), согласно которой, а также пояснениям в тексте на той же странице, аптиховый тип возник у аммоноидей из челюстного аппарата нормального типа лишь в конце плинсбахского века ранней юры.

Глава 2 «История изучения челюстного аппарата мезозойских аммоноидей» изложена на 23 страницах; её содержание соответствует названию. Эту историю автор прослеживает от первых описаний аптихов аммонитов в начале XVIII века, когда их принимали за раковины двустворчатых моллюсков, отпечатки «бычьих копыт» или щитки усоногих раков, до исследований последних лет с применением современных технических средств: СЭМ, томографии и неразрушающих методов химического анализа. В длительной истории изучения челюстного аппарата аммоноидей диссертант выделяет два периода: первый продолжался от первоописания аптихов в начале XVIII века (Scheuchzer, 1702) до середины XX века, когда аптихи были идентифицированы как части челюстного аппарата аммонитов. Второй этап, продолжающийся до настоящего времени, характеризуется выходом исследований челюстного аппарата и радулы аммоноидей на новый уровень, углубленным изучением формы и функции челюстного аппарата аммоноидей с использованием самых современных технических средств и компьютерного моделирования. В середине XX века была разработана паратаксономическая классификация аптихов и выделены шесть их основных морфологических типов: *Cornaptychus*, *Lamellaptychus*, *Praestriaptychus*, *Laevaptychus*, *Strigogranulaptychus* и *Granulaptychus*.

Исследования челюстного аппарата аммоноидей последних лет, включая и работы самого диссертанта, позволяют уточнить сложные моменты эволюции аммоноидей и использовать строение челюстного аппарата в систематике и филогении этой группы.

Глава 3 «Аптиховый тип челюстного аппарата» изложена на 61 странице и представляет собой наиболее крупный по объёму раздел диссертации. В начале главы автор даёт общую характеристику челюстного аппарата аптихового типа, его стратиграфическое распространение и филогенетические связи основных типов аптихов в юре. В общей сложности автор выделяет 10 типов юрских аптихов, принадлежащих представителям 11 семейств. К восьми ранее описанным типам аптихов автор добавляет еще два: *Microlaevaptychus* (микроконхи подсемейства *Aspidoceratinae*) и *Peltaptychus* (микроконхи подсемейства *Peltoceratinae*). Таким образом, в общей сложности аптихи обнаружены у представителей 11 семейств юрских аммоноидей. Наиболее примитивные аптихи (*Cornaptychus*, *Laevicornaptychus*) появились в нижней юре (плинсбах) у аммонитов сем. *Hildoceratidae*; остальные типы аптихов сформировались в средней и верхней юре, от байоса до кимериджа. Автор всесторонне анализирует возможные функции нижней челюсти аптихового типа, рассматривает различные версии функционирования аптихов при переработке пищи, которая очевидно происходила иначе, чем у современных головоногих, имеющих клювы. Автор приходит к обоснованному выводу, что аптихи имели двойную функцию и, помимо переработки пищи, могли служить защитой устья жилой камеры аммонитов, подобно аперкулуму современных брюхоногих моллюсков.

Большим достоинством работы является впервые предпринятое подробное описание аптихов юрских аммонитов России. На территории Центральной России и Поволжья аптихи встречаются в юрских разрезах, начиная с верхнего бата и заканчивая верхней волгой (титон); автор указывает 25 локаций, где встречаются аптихи аммонитов и описывает основные морфологические типы аптихов, обнаруженные в этих локациях. Еще одним достоинством диссертации А.А. Мироненко является детальное описание микроструктуры челюстей аптихового типа, выполненное с использованием сканирующего электронного микроскопа и микротомографа. Диссертантом подробно изучена и описана микроструктура аптихов: *Praestriaptychus*, *Granulaptychus* (*Kosmogranulaptychus*), «*Microlaevaptychus*» (аптихи *Microsphinctes*) и «*Peltaptychus*» (аптихи *Peltoceras*). Результаты изучения кальцитовых пластин аптихов *Microsphinctes* свидетельствуют о принципиальной разнице в строении аптихов взрослых половых диморфов в подсемействе *Aspidoceratinae*: в аптихах макроконхов имеется толстый тубулярный слой, отсутствующий в аптихах микроконхов. *Microsphinctes*.

Настоящее открытие сделано диссертантом при описании верхней челюсти аптихового типа. Им показано, что наружные элементы (капюшоны) верхних челюстей состоят из двух пластин (верхней и нижней), между которыми проходит пустотелая трубка, узким концом открывающаяся у

заостренного кончика (клюва) верхней челюсти, а задней расширенной частью уходящая в глубину буккального отдела головы. Очевидное назначение этой трубки – доставка яда из слюнных желез к телу добычи в момент укуса. Вероятно, специализированный механизм по доставке яда возник у аммонитов либо одновременно с появлением аптихов в конце плинсбаха, либо уже после их формирования, в тоаре-начале аалена.

Глава 4 «Ринхаптиховый тип челюстного аппарата» изложена на 23 страницах и включает общую характеристику челюстного аппарата ринхаптихового типа, его стратиграфического и систематического распространения. Внешне ринхолитовый тип сходен с базовым для аммонитов «нормальным» типом, но отличается от него наличием кальцитовых элементов на кончиках челюстей: ринхолитов (на верхней челюсти) и конхоринхов (на нижней челюсти). В главе описаны основные морфологические типы ринхолитов и конхоринхов, для классификации которых, как и для аптихов, используются паратаксоны. В главе представлено стратиграфическое распространение паратаксонов ринхолитов и конхоринхов, описаны диагностические различия в строении ринхолитов аммоноидей и наутилоидей, позволяющие достоверно различать ринхолиды этих двух классов головоногих моллюсков, что ранее казалось неразрешимой проблемой. Как и в случае с челюстями аптихового типа, подробно исследована микроструктура челюстей ринхаптихового типа и продолжительность их роста.

На основании обширного изученного материала диссертант делает обоснованный вывод о том, что появление у аммоноидей челюстей ринхаптихового типа в целом было связано с переходом к специализированной duroфагии (питанию хорошо защищенной добычи). Заостренные кончики у некоторых форм ринхолитов вероятно служили для пробивания прочных, но эластичных покровов, к примеру, чешуи рыб и панциря креветок.

Глава 5 «Анаптиховый тип челюстного аппарата» изложена на 6 страницах. Нижние челюсти анаптихового типа по строению сходны с челюстями базового «нормального» типа, от которых они произошли на рубеже триаса и юры, но отличаются от них наличием крупной выпуклой наружной пластины и более короткой внутренней пластины. В отличие от аптихов, они не разделены на створки, а в отличие от ринхаптихов не имеют кальцитовых кончиков, хотя у некоторых видов заостренный кончик нижней челюсти утолщен и по форме напоминает конхоринх, но образован он исключительно органическим материалом, без обызвествления. Корее всего анаптихи с такими органическими конхоринхами были промежуточным этапом перед возникновением челюстей ринхаптихового типа.

На основе литературных данных и собственного материала автор описывает юрский этап эволюции челюстей аммоноидей анаптического типа. Анализируя стратиграфическое распространение аммонитов с анаптическим типом челюстей, диссертант приходит к выводу, что анаптики были широко распространены в ранней юре, но никто из аммонитов с анаптическим челюстным аппаратом не перешагнул рубеж ранней и средней юры. Эту границу преодолели аммониты с появившимся в тоарском веке аптического типом челюстного аппарата и аммониты с ринхаптическим типом челюстей, усиленных кальцитовыми наконечниками.

Глава 6 «Эволюция радулы аммоноидей» изложена на 3 страницах. Эта короткая по объёму глава, тем не менее, очень информативна по содержанию. Радула головоногих моллюсков, являющаяся важным компонентом аппарата по переработке пищи, очень редко сохраняется в ископаемом состоянии, и работа А.А. Мироненко является по сути первой попыткой систематизации и обобщения известных на сегодняшний день данных о радулах юрских аммоноидей. Автор показывает, что эволюция челюстного аппарата аммоноидей в юрском периоде сопровождалась эволюцией и их радулы. Исходным типом радулы аммонитов является базовая для всех головоногих семирядная радула с одновёршинными зубчиками в боковых (парных) рядах. С появлением челюстного аппарата аптического типа радула стала гребенчатой, каждый её зубчик стал иметь несколько вершин, что очевидно служило более эффективному перетиранию пищи. Автор отмечает, что причинно-следственная связь между появлением гребенчатой радулы и челюстей аптического типа остаётся неясной: либо формирование аптихов инициировало отбор на многовёршинность зубов радулы, либо наоборот, но очевидна тесная временная корреляция этих двух процессов.

Еще одной загадкой является то, что среди современных головоногих также имеется обособленная группа с гребенчатой 7-рядной радулой – это странные полупрозрачные пелагические осьминоги, выделенные Адольфом Нэфом в отдельную группу *Ctenoglossa* (Naef, 1921), соответствующее современному семейству *Amphitretidae*. Исследователи современных головоногих полагают, что пелагические осьминоги с гребенчатой радулой могли возникнуть путём неотении, и то же самое неотеническое происхождение предполагается и для аммонитов с аптическим типом челюстного аппарата. Очевидно, этот вопрос требует дальнейшего углубленного изучения.

Глава 7 «Причины и направление эволюции челюстного аппарата аммоноидей в юрском периоде» занимает три страницы и является логическим обобщением информации, изложенной в предыдущих главах.

Автор приходит к выводу, что основной причиной быстрой эволюции челюстного аппарата аммоноидей в юрском периоде была растущая конкуренция с рыбами в ходе так называемой Мезозойской морской революцией (Vermeij, 1977), в ходе которой морские экосистемы значительно усложнились, в них возросла роль хищничества, началось соревнование между хищниками и их жертвами в подвижности, маневренности, совершенствовании средств нападения и защиты. Стремительная эволюция формы и строения раковины аммоноидей в юрском периоде подробно и глубоко изучена, но, как показывает исследование диссертанта, она сопровождалась не менее интенсивной эволюцией их челюстного аппарата, что в конечном счете сделало аммоноидей самой успешной группой головоногих моллюсков в мезозое.

Заключение занимает три страницы и подводит итог представляемой на защиту работы. Автор отмечает, что появление в течение юрского периода новых типов челюстей позволило аммонитам не только расширить экологические ниши (челюсти ринхаптихового типа позволяли перейти к duroфагии), но и, благодаря развитию аптихов с их защитной функцией, по-видимому спасло аммонитов, обитавших в мелководных прибрежных морях, от вымирания под давлением новых хищников и позволило им до самого конца мела сохранить ключевое положение в этих опасных, но и высокопродуктивных экосистемах.

Общие замечания. В целом диссертационное исследование А.А. Мироненко выполнено на хорошем методическом и теоретическом уровне и посвящено актуальной проблеме эволюции ключевой группы мезозойских головоногих моллюсков – аммоноидей. Необходимо отметить высокое качество многочисленных иллюстраций в тексте диссертации и прекрасных фотографий материала, весьма облегчающих понимание сложного содержания этой работы.

По результатам рецензирования к работе нет крупных претензий, которые ставили бы под сомнение достоверность и ценность выполненного исследования, квалификацию автора. В то же время, к работе есть определенные замечания, помимо тех, которые были высказаны при рассмотрении отдельных глав.

При чтении работы возникает ощущение непоследовательности в изложении результатов. Само название работы говорит о том, что она посвящена эволюции аммоноидей, то есть закономерному, обусловленному отбором, появлению новых более совершенных и специализированных форм от исходных примитивных. Такую же эволюционную последовательность логично ожидать и в изложении результатов. Однако это не так. «Нормальный» тип челюстного аппарата, исходный для аммоноидей, в

работе формально вообще не описан, он лишь изображен один раз на рисунке 4 (стр. 18). Изложение результатов начинается с описания наиболее специализированного, аптихового типа челюстного аппарата, который, по-видимому, наиболее близок сердцу автора, и этому типу посвящена основная глава работы. Анаптиховый тип челюстного аппарата, наиболее близкий к исходному «нормальному», помещен почему-то последним, а ринхаптиховый тип челюстей, который, как указывает сам автор, происходит от анаптихового, описан в работе не после, а перед анаптиховым типом. Четвертый, «промежуточный» тип, упомянутый автором в начале работы, также не удостоился отдельного описания. Возможно, он отсутствовал в коллекциях автора из юрских разрезов России, но и в этом случае следовало бы объяснить такое отсутствие и хотя бы вкратце охарактеризовать этот тип и его взаимоотношение с остальными типами челюстного аппарата юрских амmonoидей. Такая непоследовательность в описании типов челюстного аппарата затрудняет восприятие целостной картины их эволюции и филогенетических связей юрских амmonoидей.

Еще одним недостатком работы является отсутствие формальных выводов в разделе «Заключение». В целом, эти выводы очевидны, они следуют из поставленных в начале работы задач и результатов исследований, но почему-то автор не потрудился сформулировать их в конце своей работы.

Высказанные замечания, тем не менее, не меняют общей положительной оценки, не снижают достоинства проделанной работы и полученных результатов. Большинство из них можно рассматривать как пожелания и рекомендации для последующих публикаций автора.

Автореферат и публикации соответствуют содержанию диссертации и всецело раскрывают рассмотренную соискателем научную проблему.

В целом диссертационная работа Мироненко Александра Александровича по теме «Юрский этап эволюции челюстного аппарата амmonoидей», представленная на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия, является законченной квалификационной работой, представляет собой актуальное научное исследование, характеризуется научной новизной, теоретической и практической значимостью, соответствует паспорту специальности и требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям (пункты 9-11, 13, 14 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 года № 842, предъявляемым к кандидатским диссертациям, а её автор заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия.

Отзыв на диссертационную работу Мироненко А.А. обсужден и одобрен на заседании коллоквиума отдела промысловых беспозвоночных и водорослей ГНЦ ФГБНУ «ВНИРО» № 1 от 6 мая 2025 года.

Заместитель директора по научной работе
– директор департамента промысловых
гидробионтов ГНЦ РФ ФГБНУ
«ВНИРО», заслуженный работник
рыбного хозяйства Российской
Федерации, доктор биол. наук
e-mail: bizikov@vniro.ru

В.А. Бизиков

Ведущий научный сотрудник отдела
промысловых беспозвоночных и
водорослей ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»,
доктор биол. наук e-mail: alexeev@vniro.ru

Д.О. Алексеев

Почтовый адрес: 105187, г. Москва, Окружной проезд, д. 19
Телефон: (499) 264 9387
Сайт организации: <http://vniro.ru>
Электронный адрес: vniro@vniro.ru

Я, Бизиков Вячеслав Александрович, даю согласие на включение моих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета, и их дальнейшую обработку.
12.05.2025 г.

Я, Алексеев Дмитрий Олегович, даю согласие на включение моих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета, и их дальнейшую обработку.
12.05.2025 г.

Подпись д-ра биол. наук Бизикова Вячеслава Александровича
и д-ра биол. наук Алексеева Дмитрия Олеговича

заверяю

Ученый секретарь
ФГБНУ «ВНИРО», к.т.н.

М.В. Сытова