

ОТЗЫВ  
официального оппонента на диссертацию  
**Афанасьевой Ольги Борисовны**  
на тему «**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

Актуальность темы диссертационного исследования О.Б.Афанасьевой не вызывает каких-либо сомнений. Общеизвестно, что костнопанцирные бесчелюстные занимают ключевое место в эволюции позвоночных животных, поэтому реконструкция морфогенеза панциря *Osteostraci* в историческом развитии безусловно имеет большое значение в познании эволюции не только этой группы, но и позвоночных животных в целом. Крайне актуальным является и другой аспект диссертационного исследования О.Б.Афанасьевой, который связан с оценкой разнообразия наружного скелета и выяснением его формообразования в индивидуальном развитии остеоостраков. Работы этого направления дают возможность получить ценный материал и знания по формированию экзоскелета и костных тканей как таковых у позвоночных – одной из важнейших задач палеонтологии. Выяснение закономерностей морфогенеза твердых тканей покровов позволяет точнее воссоздать сценарий их исторического развития, что, в свою очередь, важно для понимания процессов развития и регенерации твердых покровных структур и их производных у современных позвоночных.

Диссертационная работа состоит из Введения, пяти тематических 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), Заключения, Выводов, списка литературных источников (236 наименований) и большого Приложения, которое содержит систематическую часть работы. Общее число страниц диссертации 382, из которых 159 составляет основной текст, остальное – список литературы из 236 наименований и Приложение. Работа содержит 17 рисунков в основном тексте и 28 рисунков в Приложении, а также 36 фототаблиц, составленных из 276 фотографий.

Во **Введении** автор обосновывает актуальность исследования, характеризует степень изученности проблемы, формулирует цели и задачи исследования и основные защищаемые положения, научную новизну и теоретическую и практическую значимость работы, определяет личный авторский вклад в ее выполнение, кратко раскрывает материал, положенный в основу работы, использованные методики и терминологию, сообщает об апробации результатов на научных конференциях, конгрессах и совещаниях, список которых весьма внушителен. Особый раздел Введения составляют благодарности большому числу коллег, способствовавших тем или иным образом выполнению работы.

**Глава 1** посвящена изложению истории изучения наружного скелета костнопанцирных бесчелюстных. Работы в этой области продолжаются на протяжении последних полутора веков. Подчеркивается, что одной из проблем этого направления является идентификация фрагментарных остатков наружного скелета древних бесчелюстных и рыб. Фрагменты представляют собой наиболее часто встречающийся и доступный для исследования ископаемый материал. Такой относительно многочисленный материал по остеоостракам накоплен к настоящему времени во многих коллекциях разных стран мира. Трудности идентификации фрагментов обусловлены недостаточной изученностью

собственно экзоскелета остеоостраков и его вариабельности, в том числе возрастной. Явно недостаточны знания о микроструктуре экзоскелета этих животных. Автору удалось на примере силурийских остеоостраков показать, что костнопанцирным бесчелюстным характерно значительное и при этом видоспецифичное разнообразие в строении экзоскелета, что значительно повышает возможности идентификации по фрагментарным остаткам наружного скелета. На основе характерных особенностей макро- и микростроения был разработан комплекс диагностических признаков для описания и определения костнопанцирных бесчелюстных по их фрагментам, в том числе по мелкофрагментарному материалу. Это позволило, в частности, учредить и описать целый ряд новых таксонов *Osteostraci*, а также предложить модели формообразования наружных скелетов различных типов.

**В Главе 2** приводятся результаты исследования автором морфологии экзоскелета остеоостраков – общего плана и тонкого строения наружного скелета. Приводится большой по объему фактический материал, крайне интересный, относящихся к основным подгруппам, выделяемым в настоящее время в этой группе древних позвоночных (5 отрядов, 6 подотрядов, 14 семейств, 27 родов, около 40 видов). Выяснено, что у разных таксонов *Osteostraci* слои экзоскелета – дентиновый поверхностный, костные средний (губчатый) и костные базальный (ламеллярный), имеют различную толщину, степень развития и особенности строения. В главе дана детальная характеристика этих слоев.

Особый интерес представляет описанная в работе сеть полигональных каналов, образующих полигональные ячейки, и напрямую связанная с системой каналов боковой линии, хорошо развитой у остеоостраков. В частности, привлекает внимание присутствие в каналах полигональной сети у трематаспидоидных остеоостраков так называемых поровых полей (перфорированные септы). Автором высказывается обоснованное предположение о «прижизненном сопряжении перфорированных структур с рецепторными клетками сейсмo-сенсорной системы». Под рецепторными клетками имеются, по-видимому, невромасты – рецепторные многоклеточные структуры боковой линии. Нельзя исключать, что поровые поля имеют отношение к электрорецепторным образованиям, таким как ампулы Лоренцини, образующие кластеры у многих современных древних рыб (хрящевые, хрящевые ганоиды и др.).

Детальное и тщательно выполненное исследование строения экзоскелета позволило автору предположить, что у остеоостраков в наружном скелете присутствует дентин двух разных генераций, что указывает на возможность суперпозиционного роста экзоскелета.

Исследование показало также большое разнообразие экзоскелета у остеоостраков, достигающееся за счет разного развития слагающих слоев экзоскелета и комбинации альтернативных признаков (наличие или отсутствие перфорированных септ, поровых полей, радиальных каналов, сенсорных пор, сосудистых отверстий на поверхности экзоскелета и т.д.).

**В Главе 3** излагаются сведения о развитии наружного скелета *Osteostraci* в онтогенезе. Автором на основании полученных им результатов предложена модель формирования экзоскелета. Впервые показано, что в онтогенезе у остеоостраков дентиновые структуры различных типов (бугорки, валики, сети) могли закладываться на поверхности панциря как первично, так и при последующих генерациях при росте животных или в связи с другими потребностями. Выделено два типа вертикального роста (утолщения) твердых покровов — униполярный и биполярный рост экзоскелета.

**В Главе 4** рассматривается развитие экзоскелета остеоостраков в филогенезе. Используя прежде всего собственные данные по разнообразию размеров элементов экзоскелета и разнообразию их скульптуры и гистохарактеристик автор прослеживает тенденции в развитии наружного скелета в отдельных ветвях *Osteostraci*. Своими данными

автор в полной мере подтверждает справедливость общепринятого взгляда, что остеоостраки представляют собой монофилетическую группу ранних позвоночных. Намечено несколько основных линий и крупных филогенетических ветвей в филогенезе Osteostraci. На основании проведенных исследований автор приходит к заключению, что несмотря на существующее разнообразие скульптуры и гистологического строения, у остеоостраков каждая крупная филетическая ветвь развивала единый морфогенетический тип строения экзоскелета. Предложен список систематического состава остеоостраков, известных с территории России и сопредельных стран. Эта глава представляет несомненную самостоятельную ценность, поскольку может служить высоко востребованным справочным источником по филогенетическим отношениям Osteostraci.

Заключительная **Глава 5** посвящена морфогенетическим процессам в интегументе остеоостраков и основным закономерностям формирования экзоскелета у ранних позвоночных. Всесторонне анализируя всю существующую на настоящий момент информацию, прежде всего собственные данные, автор приходит к заключению, что многообразие в строении наружного скелета остеоостраков и возможность построения панцирей различного типа достигается за счет комбинации типов закладок дентиновой и костной ткани и способов их развития. С точки зрения автора, с которой можно полностью согласиться, экзоскелет Osteostraci является хорошей моделью для демонстрации закономерностей морфогенеза твердых покровов у позвоночных животных. Автором предложена схема способов формирования твердых покровов.

В **Заключении**, напоминая по стилю изложения аннотацию, перечислены основные результаты, полученные автором по каждому из тех направлений, которые рассматривались в диссертационной работе. **Выводы**, их 7, лаконичны, полностью основаны на материале, представленном в диссертации, и отражают важнейшие полученные результаты.

В целом, диссертационная О.Б.Афанасьевой оставляет самое благоприятное впечатление по своему научному содержанию, объему нового фактического материала, важности полученных результатов и сформулированных выводов, а также по форме изложения. Несомненно, что диссертационная работа О.Б.Афанасьевой является первой монографической сводкой по экзоскелету всех подгрупп костнопанцирных бесчелюстных позвоночных. Автором предложены оригинальные реконструкции наружных покровов и модели формирования панцирей различных типов, детально рассмотрено формообразование экзоскелета в онтогенезе и филогенезе остеоостраков, предложены схемы организации базовых элементов построения экзоскелета и способов его формирования у ранних позвоночных. Автором выполнено монографическое описание более 40 видов остеоостраков из разных семейств и отрядов, учреждены и описаны пять новых подотрядов, три новых семейства, новое подсемейство, десять новых родов и шестнадцать новых видов Osteostraci.

Хотелось бы отметить также логически удачное построение диссертационной работы и прекрасный стиль ее изложения – лаконичный и ясный. Это позволило описать чрезвычайно объемный фактический материал и тщательно и всесторонне обсудить полученные результаты. Иллюстрации хорошо продуманы и качественно выполнены, они наглядные и легко воспринимаемые.

Каких-либо существенных замечаний к работе О.Б.Афанасьевой у меня не возникло. Хотелось лишь отметить, что в работе я не нашел указаний на применение статистических методов обработки данных (за исключением вычисления арифметической средней) несмотря на то, что были исследованы макроостатки сотен головотуловищных щитов и их крупных фрагментов и более 1000 мелких фрагментов, выполнены многочисленные морфометрические промеры. Не приводится объем материала для каждого из исследованных видов – число изученных фрагментов, щитов и т.п.

В работе много внимания уделяется возможному предназначению различных структур экзоскелета *Osteostraci*. Попытка дать этим структурам функциональную интерпретацию, на мой взгляд – это особенно ценная и важная задача, но, одновременно, весьма сложная и трудная. Некоторые из структур экзоскелета автор относит к морфологическим образованиям, принадлежащим боковой линии – механосенсорной системе, получившей мощное развитие у рыб. К сожалению, в работе не приводится аргументация по каким признакам эти структуры, в частности, парные «сенсорные» бугорки или валики, или открытые каналы на поверхности головотуловищного щита, отнесены к структурам боковой линии. Хотелось бы подчеркнуть, что наличие открытых каналов боковой линии у взрослых особей *Osteostraci* крайне интересно с точки зрения эволюции этой сенсорной системы. У рыб каналы боковой линии остаются открытыми лишь в раннем онтогенезе в течение непродолжительного периода.

Высказанные замечания не имеют принципиального характера и не влияют на общую высокую оценку работы. Диссертационная работа О.Б.Афанасьевой представляет собой крупный вклад в решение фундаментальных проблем палеонтологии и стратиграфии и ряда смежных дисциплин, таких как ихтиология и эволюционная биология. При этом практическая значимость работы также несомненна. Предложенный автором метод идентификации *Osteostraci* по комплексу признаков уже используется при определении материала по мелкофрагментарным остаткам экзоскелета ранних позвоночных. Применение этого метода несомненно позволит достичь заметного прогресса для оценки биоразнообразия костнопанцирных бесчелюстных. Многие результаты диссертационной работы могут войти в состав учебных курсов для студентов разных специальностей.

В целом можно отметить, что автором проделан большой объем исследовательской работы, все выводы обоснованы собственными данными и не позволяют сомневаться в достоверности полученных автором результатов. Содержание работы достаточно полно отражено в опубликованных автором статьях и в автореферате. По теме диссертации автором опубликовано 48 работ в отечественных и международных изданиях, в том числе 4 монографии, 20 статей в рецензируемых журналах из списка ВАК. Результаты представлены и апробированы на авторитетных научных конференциях и симпозиумах, в том числе и международных.

Таким образом представленная Афанасьевой Ольгой Борисовной диссертационная работа является законченным научным исследованием, отвечает всем требованиям, предъявляемых ВАК к докторским диссертациям, а также изложенным в пп.9-14 утвержденного Правительством РФ Постановления №842 от 24 сентября 2013 года «О порядке присуждения ученых степеней» критериям, а ее автор Афанасьева О.Б. заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия.

Официальный оппонент,  
профессор, доктор биологических наук,  
профессор кафедры ихтиологии биологического факультета  
Федерального государственного бюджетного  
образовательного учреждения высшего образования  
«Московский государственный университет  
имени М.В.Ломоносова»,  
адрес: МГУ им.М.В.Ломоносова, биологический факультет  
119234, Москва г, Ленинские горы ул,1, 12

Сайт: <http://www.bio.msu.ru/>  
Раб.тел.: 8-495-939-10-00

Я, Касумян Александр Ованесович, даю согласие на включение моих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета и их дальнейшую обработку.

«02» 05 2017 г.

Касумян А.О.

Подпись Касумян А.О. заверяю.

Декан биол. ф-та МГУ,  
академик РАН

М.В. Кернберг

