

ОТЗЫВ

о работе О.Б. Афанасьевой «РАЗВИТИЕ ЭКЗОСКЕЛЕТА КОСТНОПАНЦИРНЫХ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ И ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ТВЕРДЫХ ПОКРОВОВ У РАННИХ ПОЗВОНОЧНЫХ», представленную в качестве диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 25.00.02 – Палеонтология и стратиграфия

Рецензируемая диссертационная работа О.Б. Афанасьевой посвящена анализу формирования экзоскелета у костнопанцирных бесчелюстных (*Osteostraci*). До недавнего времени изучение данной проблемы существенно затруднялось отсутствием ископаемых ювенильных особей с сохранившимся экзоскелетом. В последнее время такие материалы были обнаружены и в этой части палеонтологии уже получены новые данные, заслуживающие пристального внимания. Наличие палеонтологических свидетельств роста экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных служит источником важной информации не только для палеонтологии, но и для эволюционной биологии развития. В этом контексте диссертационная работа О.Б. Афанасьевой, посвященная развитию экзоскелета *Osteostraci* в онто- и филогенезе, несомненно **актуальна**. Автор задался целью провести оригинальные реконструкции формообразования экзоскелета ряда таксонов, что стало возможным на основе собственных данных, а также ревизии и переосмысления имеющихся палеонтологических свидетельств. Этой проблемой Ольга Борисовна занималась на протяжении 30 лет, опубликовав 48 статей, в том числе монографию и несколько коллективных монографий.

Цель своей докторской диссертации автор формулирует как характеристику развития наружного скелета костнопанцирных бесчелюстных в онто- и филогенезе, и выявление основных закономерностей формирования этой структуры.

Диссертационная работа изложена на 382 страницах, содержит 45 рисунков, XXXVI таблиц и состоит из следующих разделов: введение, обзор литературы, результаты и обсуждение, заключение, список литературы, включающий 236 цитируемых источника и приложения.

Обзор литературы (глава 1. «История исследований экзоскелета остеостраков и проблемы, связанные с его изучением») посвящен главным образом истории исследований экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных, связанных с ископаемыми остатками в силурийских отложениях о. Сааремаа (Эстония), палеозойских отложениях Шпицбергена и Великобритании, а также материалы из нижнего девона Подолии (Украина), и Канады. Автор оценивает эти исследования, главным образом, с позиций тонких методик анализа, которые со временем совершенствовались, что позволило описать новые виды *Osteostraci*, а также обнаружить новые ранее неизвестные элементы структуры экзоскелета. В обзоре значительное место уделено анализу трудной проблемы: идентификации фрагментарных (прежде всего,

мелкофрагментарных) остатков экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных. Впечатляет также аргументация представленной динамики перехода в описании структуры от термина «орнаментация» к современному термину «скульптура», «гистологическая архитектура». В описании современных тенденций в исследованиях строения экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных Ольга Борисовна показала доскональное знание проблемы.

В главе 2 «Морфология экзоскелета остеоостраков» представлены данные, касающиеся общего плана строения наружного скелета, а также детальный анализ тонкой морфологии элементов скелета. В качестве примера автор приводит структуру экзоскелета у *Tremataspis* и *Dartmuthia*, являющуюся в некотором смысле универсальной, поскольку их структура включает все три слоя наружного скелета: поверхностный дентиновый и два костных слоя – средний (губчатый) и базальный (ламеллярный). В строении экзоскелета дорсальной стороны щита *Dartmuthia gemmifera* выделены 12 элементов или дискретных структур. Различная степень развития отдельных структур и их комбинирование у разных видов позволило создать большое разнообразие строения экзоскелета. Тонкость и изящество представленного структурного анализа наружного скелета этого объекта впечатляет.

Глава 3. «Развитие наружного скелета осеоостраков в онтогенезе» посвящена анализу формирования экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных в онтогенетическом аспекте. Данный подход имеет существенное значение для эволюционной биологии развития, однако исследование этой проблемы было затруднено недостатком ископаемых остатков ювенильных особей. По этой причине было принято считать, что *Osteostraci* – наиболее трудная для изучения экзоскелета группа среди позвоночных. Ольга Борисовна получила, систематизировала и проанализировала новые данные и на их базе построила модель формирования экзоскелета, которая объединяет разные типы формообразовательных процессов остеоостраков. Прежде всего, были выявлены различные типы структур, характеризующие те или иные стадии формирования наружного скелета, а также последовательность появления этих структур у разных *Osteostraci*. В частности, у *Thyestes verrucosus* Eichvald из нижнего силура в Эстонии (о. Сааремаа) в онтогенезе первоначально возникли основные структуры экзоскелета (крупные бугорки) вдоль ребер жесткости, сменяющиеся на более поздних этапах роста на средние и мелкие. Еще один современный объект *Superciliaspis gabriedsei* из нижнего девона Канады дал возможность установить образование твердых наружных покровов, таких как тессеры и пластины, а также их последующий краевой рост и слияние в более крупные компоненты экзоскелета. Наконец еще один способ онтогенетического формирования наружных покровов *Osteostraci* впервые описан автором на примере *Paraungulaspis arctoa* и *Reticulaspis menner* из отложений нижнего девона архипелага Новая Земля. У данных видов поверхность щита покрыта дентиновой сетью, под которой находится дентин предыдущих генераций. Существенное значение имеет

также проведенный анализ морфогенеза твердых покровов у представителей рода *Dartmuthia* из верхнего силура.

Автор выделяет два типа роста (утолщения) экзоскелета: униполярный и биполярный рост. В первом случае дентиновые структуры поверхностного слоя развивались в базальном направлении, тогда как при биполярном росте утолщение происходило в двух противоположных направлениях. Биполярный рост экзоскелета распространен в большей степени по сравнению с униполярным в силу его универсальности. Полученные автором данные о строении наружных покровов свидетельствуют о том, что исследуемые таксоны - представители различных филетических ветвей костнопанцирных бесчелюстных.

Важным результатом исследования роста экзоскелета является вывод о различной скорости роста отдельных частей поверхностных структур. Данные различия в темпах роста связаны, как отмечает автор, с реализацией генетической программы посредством различий в натяжении тканей. Этот эпигенетический фактор, как известно, участвует в регуляции активности генов через специфические факторы транскрипции. Полученные в диссертационной работе новые данные о различных способах формирования наружного скелета у представителей разных таксонов *Osteostraci*, связанные с неодинаковыми темпами образования тех или иных компонентов экзоскелета, получают логическое объяснение с позиций гетерохроний, как основного механизма эволюционных преобразований.

Глава 4. «Развитие экзоскелета остеостраков в филогенезе» занимает центральное место в диссертационной работе. В этом разделе представлены основные достижения автора. В частности, анализируя эволюцию наружных покровов костнопанцирных бесчелюстных, Ольга Борисовна обосновала объединение таксона безрогих тессерированных остеостраков, рассматриваемых в качестве ближайших к анцестральным, в подотряд *Ateleaspidoidei* отряда *Ateleaspidiformes*. На примере этой наиболее примитивной группы *Osteostraci* показано последующее усложнение строения экзоскелета за счет интеграции интер- и интраареальных каналов в ткани покровов, а также объединение головотуловищного щита и общего утолщения наружного скелета.

Еще одно достижение Ольги Борисовны – обнаружение на самых ранних этапах эволюционного развития, в нижнем силуре, костнопанцирных бесчелюстных с разнообразным строением. Эти данные подтверждают концепцию Д.В. Обручева, согласно которой исходная группа *Osteostraci* могла существовать уже в ордовике (Обручев, 1964). Отмечено также значительное количество переходных структур между отдельными группами. Вывод о том, что для костнопанцирных бесчелюстных характерна большая пластичность морфогенезов следует рассматривать как важный вклад в эволюционную биологию развития данной группы.

В филогенезе костнопанцирных бесчелюстных автор выделяет несколько подотрядов, объединенных в три отряда. Это подотряды *Tremataspidoidei*, *Tannuaspidioidei*, *Cephalaspidoidei*, *Benneviaspidoidei*,

Scolenaspidoidei. Систематику Osteostraci Ольга Борисовна построила на основе полного комплекса признаков внешней и внутренней морфологии экзо- и эндоскелета с учетом гистологической характеристики покровов. Это самая сложная часть диссертационной работы, поскольку автору пришлось внедрить ряд совершенно новых, трудоемких методик, которые обогатили данную область палеонтологии. Такой подход дал возможность использовать всю имеющуюся информацию с учетом новейших данных о тонком строении экзоскелета и составить список систематического состава костнопанцирных бесчелюстных на территории России и сопредельных стран. Эта часть диссертационной работы – одно из важнейших достижений автора.

Глава 5. «Маркирование морфогенетических процессов в интегументе остеоостраков и основные закономерности формирования экзоскелета у ранних позвоночных» посвящена анализу роли рельефа наружных покровов костнопанцирных бесчелюстных в маркировке формообразовательных процессов поверхностных структур, а также адаптивных изменений этих структур. Различные типы тонкой микроструктуры поверхностей коррелируют с функциональными особенностями слоев (поверхностного дентинового и среднего костного) наружного скелета. Автор высказывает предположение, согласно которому многообразие строения экзоскелета Osteostraci обеспечивается главным образом за счет комбинирования типов закладок дентиновой и костной тканей, а также способов их развития.

Для комплексного анализа морфогенетических процессов при формировании экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных приводится детальное описание типов роста (горизонтальный и вертикальный рост) и ряда промежуточных вариантов ростовых процессов. Интерпретация полученных данных с позиций морфогенетических потенций тех или иных структур – очевидное достоинство диссертационной работы Ольги Борисовны.

Из представленного отзыва следует, что **новизна и значимость полученных результатов, личный авторский вклад в работу**, также как и **достоверность результатов** не вызывает никаких сомнений.

Таким образом, в результате выполненных исследований получены принципиально новые данные, которые существенно углубляют представления о развитии экзоскелета у костнопанцирных бесчелюстных и закономерностях формирования их твердых покровов.

По долгу оппонента я обязан указать на некоторые недостатки рецензируемой работы:

Обзор литературы (глава 1) изложен достаточно фрагментарно. Наиболее интересные сведения обзорного характера удается почерпнуть в каждой из глав при обсуждении собственных результатов автора. Здесь эти сведения изложены блестяще. Логичнее было бы сконцентрировать всю информацию обзорного характера в одном месте – в главе 1- обзор литературы.

Онтогенетические проблемы развития экзоскелета представлены в главе 3 «Развитие наружного скелета остеоостраков в онтогенезе». Однако не менее важные результаты, имеющие прямое отношение к онтогенезу,

изложены и в главе 5 «Маркирование морфогенетических процессов в интегументе остеостраков и основные закономерности формирования экзоскелета у ранних позвоночных». Эти две главы, посвященные одной проблеме, следовало бы объединить в одну.

Представляется спорным использование термина «посмертная изменчивость» (стр. 30), когда речь идет об обычном разрушении ископаемых образцов.

Диссертация хорошо оформлена. Опечатки малочисленны и на них я останавливаться в основном не буду. Они отмечены на соответствующих страницах диссертации (стр. 30, 32, 61 и др.).

Сделанные замечания не умаляют ту высокую оценку, которую следует дать работе О.Б. Афанасьевой.

Диссертация О.Б. Афанасьевой «РАЗВИТИЕ ЭКЗОСКЕЛЕТА КОСТНОПАНЦИРНЫХ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ И ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ТВЕРДЫХ ПОКРОВОВ У РАННИХ ПОЗВОНОЧНЫХ» соответствует критериям п. 9-14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук.

Автореферат отражает основные положения диссертации. Важнейшие результаты работы представлены в 48 публикациях автора (из них 20 – в журналах из перечня ВАК). Ольга Борисовна Афанасьева безусловно заслуживает искомой степени.

Я, Озернюк Николай Дмитриевич, даю свое согласие на включение моих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета и дальнейшую их обработку.

Озернюк Николай Дмитриевич,
доктор биологических наук, профессор,
заведующий лабораторией эволюционной биологии развития
ФГБУН Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН,
Москва, 119334, ул. Вавилова, д. 26,
тел. 8-499-135-63-27; e-mail: ozernyuk@mail.ru

12.05.2017 г.

Подпись Н.Д. Озернюка заверена

Ученый секретарь ФГБУН Института биологии развития им.
Н.К. Кольцова РАН
канд. биол. наук

М.Ю. Хабарова

