

**Отзыв на автореферат диссертации
на соискание учёной степени кандидата биологических наук
Нины Владимировны Алексеевой
«Постэмбриональное развитие морских пауков (*Chelicerata: Pycnogonida*)»
по специальности 03.02.04 – зоология**

Диссертация Нины Владимировны Алексеевой посвящена исследованию постэмбрионального развития и органогенеза четырёх видов пикногонид. *Pycnogonida* (морские пауки) привлекают значительное внимание как архаичная группа морских членистоногих, занимающая базальное положение среди хелицеровых или даже эуартропод в целом и потому являющаяся одной из ключевых для реконструкции филогении членистоногих. В частности, среди современных групп членистоногих лишь пикногониды сохранили не только наружное оплодотворение, но и олигомерную личинку, и анаморфное постэмбриональное развитие. Для верной оценки различных особенностей анатомии и развития морских пауков как апоморфных или плезиоморфных крайне важно накопление и анализ качественных морфологических данных, полученных с помощью современных методов и методологических подходов. Диссертационное исследование Н.В. Алексеевой направлено на решение данной задачи, что придаёт работе несомненную актуальность.

Автор представила полный анализ литературы по вопросам, связанным с темой диссертации, и продемонстрировала владение полным спектром широко применяемых сейчас методов морфологических исследований (световая, электронная сканирующая и трансмиссионная микроскопия, серийные срезы; из текста автореферата неясно, были ли выполнены реконструкции по сериям срезов). Использование всех методов в комплексе позволило получить большой массив качественных оригинальных данных, обладающих значительной новизной и научной ценностью, что подтверждается публикацией полученных результатов в престижных научных журналах. Анализ собранных фактов привёл автора к переосмыслению таких проблемных вопросов, как тагматизация тела пикногонид, периодизация и классификация вариантов постэмбрионального развития. Поставленные задачи исследования выполнены, представлено их обсуждение, выводы соответствуют поставленным задачам и полученным результатам. Однако объективная сложность обсуждаемых проблем оставляет место для дискуссии.

Н.В. Алексеева проанализировала сегментарный состав тела личинок пикногонид и подтвердила, что давно подвергнутое сомнению в литературе сопоставление ортонауплиуса ракообразных и протонимфона пикногонид не имеет достаточных оснований. Однако представления о сегментарном составе тела протонимфона основаны на описании внутреннего строения, главным образом – порядка закладки ганглиев (кроме того, опережающая закладка ганглиев может быть сочтена проявлением гетерохронии), поэтому сравнение протонимфона пикногонид с ископаемыми личинками, у которых изучить анатомию внутренних структур невозможно, не вполне надёжно. Не вполне ясно значение фразы «количество сегментов в теле личинок пикногонид может вторично увеличиваться и уменьшаться» (стр. 19, абзац 1), если автор называет личинкой только протонимфальную стадию и констатирует у всех исследованных видов наличие четырёх постокулярных сегментов у протонимфона.

Н.В. Алексеева предложила схема периодизации постэмбрионального развития. Она следует подходу, подразумевающему подразделение всего постэмбрионального периода на несколько этапов (ларвальный, потсларвальный – анаморфный и ювенильны – эпиморфный), впервые применённому Cano и развитому в последующих публикациях (Brenneis et al., 2017), однако автор диссертации предлагает собственную терминологию и уточняет границы периодов развития для изученных ею видов.

Классификация типов личинок и типизация вариантов постэмбрионального развития, представленная автором, в основном развивает предложенные ранее идеи. Значительная часть упомянутых критериев в том или ином виде применялась в предыдущих вариантах обобщений, но автор дополнила список, конкретизировала, какие особенности внутреннего строения личинок

(например, железистого аппарата) следует принимать во внимание, и показала их значение на примере исследованных личинок. Включение в список критерииев внутреннего строения личинок, предложенное автором, несомненно, позволяет выявить различные проявления гетерохронии, остающиеся без внимания при изучении только внешней морфологии, и точнее установить тип развития конкретного вида, как в случае *Nymphon grossipes*. Однако на практике изучение некоторых из названных признаков (например, «характер компартментализации полости тела», стр. 22 автореферата) крайне трудоёмко – именно поэтому они и не были достаточно глубоко исследованы ранее, и это же может ограничить широкое применение таких критериев в будущем. Автор разработала не столько принципиально новую классификацию вариантов развития, сколько новую номенклатуру типов личинок, периодов и типов постэмбрионального развития. Насколько данный вариант приживётся, покажет время; тем не менее, стоит отметить стремление автора работы критически рассматривать предложенные ранее подходы и обобщения и уточнять их на основе новых оригинальных данных.

В работе исследовано постэмбриональное развитие видов, представляющих не все известные варианты развития – так, не включено описание развития представителей семейства *Phoxichilidiidae* (именно они ярче всего представляют «криптопротонимфальную», по терминологии Н.В. Алексеевой, группу, и у них же наиболее полно выражена тенденция миниатюризации личинок). Данный тип развития обсуждается только по литературным данным, что несколько ослабляет аналитическую часть диссертации, а именно разделы обсуждения, посвящённые уточнению типизации вариантов постэмбрионального развития и типов личинок, однако может быть оправдано объективными трудностями поиска соответствующего материала в природе и/или культивирования в лаборатории. Степень подробности описания органогенеза у доступных автору видов искупаает неполноту охвата материала.

В таблице №1 для сопоставления стадий развития различных видов используется критерий числа почек ходильных ног. Как следует из таблицы, подразумевается число выраженных внешне почек ног, тогда непонятно, для чего в развитии ноги выделен этап «скрытой почки» (тривиальное утверждение), раз их не следует принимать в расчёт при подсчёте числа пар конечностей и сегментов у различных постэмбриональных стадий.

Вывод 4 содержит констатацию фактических данных.

Раздел обсуждения «Полость тела, кровеносная и половая системы» и соответствующие выводы 5 и 6 представляются как наиболее интересными в широкой сравнительно-анатомической перспективе, так и самыми неоднозначными. Само по себе наличие базальной пластинки, ограничивающей как полость тела, так и полость сердца у взрослых особей пикногонид, было продемонстрировано ранее (Богомолова, Малахов, 2011). В обсуждаемой диссертации Н.В. Алексеевой подтверждено, что полость тела имеет такое же строение на всех постэмбриональных этапах онтогенеза, когда её вообще удаётся выявить. Полость тела пикногонид автор трактует как шизоцель – с этим можно согласиться постольку, поскольку термин «шизоцель» отражает механизм образования полости в онтогенезе, однако не её морфологическую природу и эволюционное происхождение. Н.В. Алексеева обсуждает гипотезу о гомологии гемоцеля (как полости кровеносной системы) у представителей различных групп панартропод. Подобный анализ напрашивается, поскольку пикногонид можно рассматривать как базальную группу эуартропод. С выводами можно согласиться, пока речь идёт о панартроподах и насколько позволяет скучный массив имеющихся качественных морфологических данных по разным группам. Однако автор диссертации не останавливается на этом и пытается рассмотреть проблему шире, обсуждая гомологию кровеносных полостей уже в пределах билатерий, точнее – сравнить кровеносные системы панартропод и колышчатых червей в свете давно теряющей популярность концепции *Articulata*. Гомология кровеносной системы аннелид и артропод отвергнута Н.В. Алексеевой только на основании строения и формирования сердца пикногонид. В автореферате не излагается собственное авторское понимание проблемы сопоставления типов полости тела и принципов их выделения, не обсуждается терминология, сложившаяся ранее для обозначения типов полости тела у билатерий. Без такого обзора анализ проблемы гомологии кровеносных систем билатерий выглядит несколько поверхностным, а выводы чересчур однозначными. На мой взгляд, для подхода к данной проблеме необходим более глубокий анализ критериев гомологии. В рамках темы диссертации и оригинальных результатов достаточно было ограничиться интерпретацией

природы полости тела у различных представителей Ecdysozoa. Никаких, хотя бы транзиторных, целомических полостей в ходе исследования Н.В. Алексеевой обнаружено не было, однако у пикногонид имеются структуры, которые потенциально можно интерпретировать как дериваты целома: нефридии и гонады. В текст автореферата не включено описание гистологического строения стенки гонад, механизма формирования полости гонад и обсуждение природы этой полости, что представляет значительный теоретический интерес. Осталось неясным из автореферата точное происхождение в эмбриогенезе каждой из структур, участвующих в компартментализации гемоцеля (септ, стенок сердца): упоминается как обкладка кишечника (мездерма), так и клетки эпителия стенки тела (эктодерма) (стр. 21, абзац 1), без чего обсуждение гомологии самих этих структур и гемоцеля затруднено.

Дискуссионные положения диссертации подчёркивают актуальность темы исследования, востребованность фактических сравнительно-анатомических и сравнительно-эмбриологических данных, представленных в разделе «результаты», ценность обсуждения проблем, к которым обратилась Н.В. Алексеева, и всей работы в целом.

Диссертация Нины Владимировны Алексеевой представляет собой оригинальное законченное исследование и соответствует требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям (пп. 9-11, 13, 14 «Положения о присуждении учёных степеней», утверждённого постановлением Правительства РФ №842 от 24 сентября 2013 г.), а её автор заслуживает присвоения учёной степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология.

8 марта 2019

Екатерина Валериевна Богомолова,

кандидат биологических наук,

доцент кафедры зоологии беспозвоночных

биологического факультета

Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
119234, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12



Подпись Е.В.
ЗАВЕРЯЮ
Документы об образовании и подготовке кандидатской диссертации

Богомоловой Е.В.