

## ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

на диссертацию Беляева Руслана Игоревича на тему «Подвижность позвоночника копытных: сравнительный анализ с использованием механистического моделирования межпозвонкового сочленения», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.12 – «зоология».

Диссертационная работа Руслана Игоревича Беляева посвящена исследованию подвижности позвоночника – уникальной структуры, давшей название целому подтипу животных. Указанная структура крайне информативна; анализ ее позволяет судить об особенностях локомоции обладателя при взаимодействии со средой обитания в разных его проявлениях. В то же время, сложность межпозвонковых сочленений, подчас сложные взаимные движения позвонков в трех плоскостях, делают позвоночник сложным для биомеханического анализа. Любая работа, нацеленная на количественную и качественную оценку амплитуды подвижности в межпозвонковых суставах, представляет несомненный интерес. Методическая разработка механистической модели расчета подвижности позвоночника копытных делает, таким образом, диссертацию Р.И. Беляева в высшей степени актуальной как с теоретической, так и с практической точек зрения.

Предвосхищая детальный анализ диссертационного исследования Р.И. Беляева, необходимо отметить, что работа соискателя производит благоприятное впечатление как своим подходом к решению сложной проблемы, так и объемом проделанной работы.

Диссертация Р.И. Беляева построена традиционно и состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов, списка литературы и двух приложений. В работе сопровождается по тексту 37 рисунками и 28 таблицами. Библиографический список включает 163 источника, в том числе 146 на иностранных языках.

Во введении автор убедительно обосновывает актуальность выбранной темы, формулирует цель и задачи исследования.

Глава 1 «Позвоночный столб: отделы, типы суставов, подходы к изучению межпозвонковой подвижности» охватывает широкий круг затронутых в работе проблем. Автором описываются отделы позвоночного столба с особым вниманием к их особенностям у копытных, типы суставов между телами позвонков – архаичный и продвинутый, составляющие межпозвонковой подвижности, включая сложные комбинированные движения, а также подходы к изучению подвижности – от манипулирования 3D-моделями до *finite element analysis*. Глава завершается списком используемых сокращений; умело подготовленный, он позволяет существенно компактизировать изложение, что важно для морфологических работ, переполненных длинными терминами.

В Главе 2 «Обоснование механистического подхода к изучению межпозвонковой подвижности», посвященной, по сути дела, описанию материала и разработанной методики, Р.И. Беляев дает подробную характеристику механистической модели для расчета межпозвонковой подвижности у млекопитающих. Упомянув предпосылки, легшие в основу разработки модели, автор переходит к описанию материала и эталонных данных для калибровки модели. Для расчета амплитуд подвижности в пределах располагаемого диапазона движения выбран сухой остеологический материал, происходящий от взрослых особей и представленный: 5 позвоночниками человека, 5



позвоночниками овец, 4 позвоночниками свиней и 2 позвоночниками коров. Эталонными данными для калибровки послужили литературные данные по межпозвонковой подвижности упомянутых млекопитающих, полученные при медицинских исследованиях спины. Особое внимание в главе уделено процедуре верификации тригонометрических формул, используемых для расчета располагаемого диапазона движений; помимо общей схемы используемого подхода и метрических характеристик позвонков, учтенных в формулах, автором описываются модификации формул для суставов с ограничителем дорсальной экстензии (пояснично-крестцовый сустав копытных), а также процедура верификации оптимальных формул для упомянутых модельных животных. В результате верификации означенных выше тригонометрических формул для расчета амплитуд располагаемого диапазона движений наилучшими для копытных признаны те, что откалиброваны для различных типов фасеток зигапофизов. Менее точными являются формулы, откалиброванные для всей туловищной части позвоночника. Автор справедливо отмечает, что такая разница в точности объясняется свойством фасеток, как более важных предикторов, определяющих биомеханику позвоночника. Полученная в ходе исследований модель может применяться без каких-либо изменений для приматов и копытных. В то же время, с поправкой на данные *in vitro* исследований для других млекопитающих, она может использоваться и применительно к любой другой группе. Особый интерес вызывает возможность использование формул для расчета располагаемого диапазона движений между позвонками у ископаемых млекопитающих. В качестве ограничения такого применения может выступать неполнота палеонтологического материала; для корректной работы модели требуются последовательные позвонки одной особи.

С Главы 3 «Подвижность позвоночного столба у парнокопытных» автор обращается к заявленному в названии грандотряду плацентарных млекопитающих. Литературные данные по вопросу охватывают только 10 видов парнокопытных из 5 современных семейств. Автором существенно расширен спектр исследованных видов; им проанализировано 78 видов из 10 современных семейств парнокопытных. Последовательно приводятся результаты функционального анализа шейного, грудного и поясничного отделов позвоночника парнокопытных. Интересным представляется вывод о функциональном удлинении шеи у жирафов за счет существенного повышения подвижности между первым и вторым грудными позвонками.

В Главе 4 «Подвижность позвоночного столба у непарнокопытных» автор продолжает исследование подвижности отделов позвоночника у грандотряда плацентарных млекопитающих. Здесь Р.И. Беляевым еще более расширен список исследованных в этом отношении видов: 15 из 16 видов всех 3 современных семейств непарнокопытных против одного вида, лошади, информация по подвижности позвоночника которой содержалась в публикациях предшественников. Отмечая удлинение шеи у современных парнокопытных (у лошади шейная область, как и у жирафа, функционально удлиняется за счет повышения подвижности между двумя первыми грудными позвонками) в сравнении с ископаемыми, автор особое внимание уделяет так называемому дорсостабильному галопу, при котором «стабильная» спина способствует скоростной форме бега.

В «Заключении» автором подчеркивается валидность механистической модели для расчета межпозвонковой подвижности в суставах, соединенных межпозвонковыми дисками. Позволяющая учитывать амплитуду в трех составляющих межпозвонковой



подвижности (сагиттальной гибкости, латеральной гибкости и осевого скручивания), предложенная модель с соответствующей калибровкой обещает широкий потенциал применения к другим группам млекопитающих, в том числе ископаемых. Модификации суставных поверхностей между зигапофизами позволяют существенно расширять функционал суставов, зачастую функционально удлиняя некоторые отделы (случай с шейным отделом жирафов и лошадей), а также смещая парасагиттальную плоскость передних и задних конечностей для маневрирования во время бега. Отмечается связь пониженной сагиттальной межпозвонковой подвижности поясничного отдела непарнокопытных с характером пищеварительной системы. Будучи более массивной в сравнении с таковой непарнопалых, она приводит к увеличению жесткости спины, объясняемой таким образом более этой причиной, нежели адаптацией к дорсостабильному галопу.

«Выводы» состоят из семи положений, отражающих новизну диссертации. Положения корректны, достоверны и основаны на изложенном в диссертационном исследовании материале. Подчеркиваются: (1) валидность предложенной механистической модели движения в межпозвонковом суставе млекопитающих, (2) связь границ функциональных подразделений позвоночника в первую очередь с типом суставов сочленовных отростков, (3) большой размах амплитуды в различных частях позвоночника копытных, (4) приуроченность различных типов гибкости к определенным отделам позвоночника, (5) связь гибкости шеи с ее длиной, а поясницы с характером локомоции, (6) наличие дорсомобильности у мелких и средних современных и ископаемых копытных и (7) связь увеличения количества туловищных позвонков у непарнокопытных с адаптацией к ферментации целлюлозы в толстом кишечнике.

«Список литературы», включающий 146 иностранных источников, свидетельствует о высоком уровне проведенного диссертационного исследования. Среди статей, опубликованный по теме диссертации, четыре написаны на английском языке и размещены в ведущем журнале по проблеме – *Journal of Anatomy*, где раздел *Anatomy* на протяжении двух десятков лет входит в первый квартиль. Результаты исследований апробированы и получили приз на Международном молодежном научном форуме «Ломоносов-2018», сопредседателем оргкомитета которой была Министр образования и науки Российской Федерации О.Ю. Васильева.

Отлично иллюстрированная и написанная языком специалиста, диссертация Р.И. Беляева не вызывает принципиальных возражений и замечаний. Между тем, хотелось бы обратить внимание на ряд позиций:

(1) судя по цели работы, более точное название диссертации должно звучать как «Подвижность предкрестцовой части позвоночника копытных: сравнительный анализ с использованием механистического моделирования межпозвонкового сочленения»;

(2) исследования позвоночного столба, в том числе его подвижности, распространяются несомненно ранее, а не до начала XX века, как об этом пишет автор (например, Cagney, J. 1890. Disposition of the vertebral column in handing (and swinging) postures // *J. Anat. Physiol.* V. 24. P. 585-591);

(3) фраза «в ходе выполнения исследования автор лично выкопал один из изученных скелетов белого носорога» вряд ли нужна, но если почему-то важна, то должна быть уточнена (был выкопан мацерировавшийся в почве скелет или субфоссильный скелет?);

(4) в выделении заглавий другим цветом нет необходимости, поскольку это не несет никакой дополнительной информации; иной кегль заглавий уже является достаточным для выполнения функции выделения;

(5) хотелось бы видеть более аккуратное форматирование – лучшее выравнивание таблиц по ширине текста абзаца, несомненно, усилит эстетическое впечатление от столь важного труда в области биомеханики позвоночника;

(6) указанная ранее аккуратность относится также к сокращениям-ссылкам на таблицы и рисунки – желательно везде придерживаться единого формата «Табл.» или «Рис.», в то время как в работе встречаются также варианты «Таблица» или «Рисунок»;

(7) считаю неуместным во внутритекстовых ссылках на литературные источники для русских источников с двумя авторами использование амперсанда «&» вместо традиционного в этих случаях союза «и»;

(8) следует внимательнее относиться к ссылкам на источники и их исполнению в списке литературы; вот небольшая выборка замечаний: (а) ссылка на работу Benninger et al. (2004) значит, как Benninger et al. (2006), (б) ссылка на работу Detiger et al. (2013) значит, как Detiger et al. (2012), (в) нет разделения в списке литературы на «а» и «б» двух работ Clayton et Townsend за 1989 год, (г) существует путаница во внутритекстовых ссылках на два источника Faber et al. за 2001 год.

#### Заключение

Содержание диссертации соответствует паспорту специальности 1.5.12 – «зоология» (по биологическим наукам), в также критериям, определенным п.п. 2.1-2.5 Положения о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова. Диссертационная работа оформлена согласно приложениям № 8, 9 Положения о диссертационных советах Московского государственного университета.

Таким образом, соискатель Руслан Игоревич Беляев заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.12 – «зоология».

#### Официальный оппонент:

**Андрей Валерьевич Зиновьев**

доктор биологических наук,  
проректор по научной  
и инновационной деятельности  
Тверского государственного  
университета

Контактные данные:

Телефон:

Электронная почта: [zinovev.av@tversu.ru](mailto:zinovev.av@tversu.ru).

«28» марта 2023 года

Специальность, по которой официальным оппонентом защищена диссертация:  
03.00.08 – «зоология».

Подпись сотрудника Тверского государственного университета А.В. Зиновьева заверяю: