

ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА
НА ДИССЕРТАЦИЮ Е. С. КАЗАНЦЕВОЙ
«РЕГЕНЕРАТИВНОЕ ПОЧКОВАНИЕ ПАЛЕОЗОЙСКИХ РУГОЗ КАК ВОЗМОЖНОЕ
НАЧАЛО СТАНОВЛЕНИЯ КОЛОНИАЛЬНОСТИ»
НА СОИСКАНИЕ УЧЁНОЙ СТЕПЕНИ
КАНДИДАТА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК по специальности 1.6. 2 – Палеонтология и
стратиграфия

Диссертационная работа Е.С. Казанцевой представлена соискателем в виде специально подготовленной рукописи, написанной на русском языке, общим объёмом 262 с. Работа состоит из введения, содержащего необходимые квалификационные разделы (актуальность темы и материал исследования, его цель и задачи, научная новизна, практическая значимость, основные защищаемые положения, авторские публикации и апробация работы, структура и объём работы, благодарности с указанием грантов, в рамках которых проводилось исследование); семи глав с подглавами, в которых изложены предпосылки для постановки задачи, основные методы исследования и его результаты; заключения; словаря терминов; списка литературы, включающего 182 источника; и приложения со списком иллюстративного материала, фототаблиц и пояснения к ним. Замечания: С. 5: Можно ли называть «почки невегетативного происхождения» – почками?

В первой главе («История изучения регенерации и колониальности ругоз») соискатель представляет свои взгляды на историю изучения формирования колониальных организмов и в целом правильно выделяет проблему на возможной связи появления колоний не только с вегетативным размножением животных, но и с регенеративными процессами. К сожалению, в обзоре не нашлось места фундаментальным трудам по этой тематике О.М. Ивановой-Казас (в первую очередь – Бесполое размножение животных, Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1977), а также такой важной сводке как A.G. Coates, J.B.C. Jackson (Population Biology and Evolution of Clonal Organisms, L.: Yale Univ. Press, 1985), что привело к некоторой путанице в терминологии и недопониманию сущности отдельных явлений. Например, многие особенности развития клональной организации у книдарий подробно разбираются как раз в монографии О.М. Ивановой-Казас. Прочие замечания: С. 12: В. Дыбовский (не А.Г. Дубовски, белорусский-польский учёный).

Глава 2 («Общая характеристика подкласса Rugosa») наиболее показательна для уровня знаний диссертанта. Из неё, например следует, что индивидуальные полипы обладали наружным известковым скелетом (с. 22). Как и где в таком случае скелет

формировался, тем более что «на внешней поверхности можно различить линии нарастания» (с. 23)? Ни реконструкция на рис. 11, ни рис. 12 не дают чётких представлений о том, как соотносились скелетные элементы и мягкие ткани у ругоз. Роговидная, или цератоидная (коническая) форма на рис. 1г названа цилиндрической. Микроструктуру септ (с. 25) и других скелетных элементов стоило бы посмотреть в более современных работах, где использовался СКАН и хорошая микроскопия (хотя бы публикации Sorauf и Cuif для начала). Сс. 28-30 (и ранее – с. 4): Ругозы никогда не являлись «основными каркасостроителями палеозойских рифов» (Wood, 1999, Reef Evolution, Oxford Univ. Press; Stanley, 2001, The History and Sedimentology of Ancient Reef Ecosystems, Kluwer Academic/Plenum Publishers; James, Dalrymple, 2010, Facies Models, Geol. Ass. Canada и др. специальную литературу по истории рифостроения). В работах, на которые приводит ссылки диссертант, нет ни полевого анализа структуры рифовых построек, ни данных по изучению соотношения биообъёма разных рифостроителей; их авторы называли рифами или банками (это тоже один из типов рифовых построек) любые слои с кораллами, даже переотложенными. Непонятно, что автор понимает под термином псевдоколония; является ли, например, псевдоколонией клональный организм, отдельные зооиды которого связаны обменом веществ (с. 29)? Если «колонии кораллов – это единое сложное генетическое образование, дифференцированное на разные участки, которые не только отличаются друг от друга, но и выполняют различные физиологические функции» (с. 30), то, получается, что даже большинство современных гексакораллов, которых называют колониальными, – не колонии? Если в колонии «связь между кораллитами прерывается», то «наличие соединительной ткани на ранних этапах» (с. 30) свидетельствует о клональном происхождении, а не о колониальном (это и есть псевдоколония, или многомодульный организм). Может ли автор привести какие-нибудь свидетельства в пользу того, что личинкой ругоз была именно планула (с. 33), а, скажем, не паренхимула (не путать с паренхимеллой – личинкой некоторых губок)? Numidiaphyllida (не Nimidiaphyllida) на с. 36. В работе используется сильно устаревшая классификация Д. Хилл (Hill, 1981, Treatise..., Pt F), где квидарии рассматриваются как подтип кишечнополостных, а гетерокораллы – как отряд ругоз. Последние настолько же отличаются от ругоз, как и октокораллы, с которыми у них, кстати, намного больше общего (см., например, Berkowski et al., 2021, PLoS ONE, 16(9), e0257523 и цитированную там литературу). Более того, перевод диагнозов из Д. Хилл (op. cit., p. F95), поскольку слова «mainly distinguished by possession of... nematocysts» означают, что квидарии «в основном отличаются [от других кишечнополостных] по наличию... нематоцист», а не

«определяются позицией нематоцист» (с. 37). И, к сожалению, это опять свидетельствует о недостаточном знании морфологии квидарий.

В главе 3 («Особенности терминологии вопросов регенерации и колониальности») приводятся представления диссертанта о клональном развитии ругоз и возможном наличии у них регенеративных явлений, ведущих к образованию многомодульных форм, морфологически очень сходных с настоящими колониями. Данная глава, являясь одной из основных в диссертации, несмотря на редуцированное понимание астогенеза настоящей колонии «как результата генетически запрограммированного процесса бесполого размножения, идущего по определённой схеме» (с. 43), представляется наиболее обоснованной в теоретическом плане. Принципиальное замечание к данной главе только одно: на с. 47 утверждается, что «нередко массовое появление псевдоколониальных ругоз в разрезе свидетельствует о грядущей смене... состава этой группы..., практически всегда сопровождающейся переходом к колониальной форме жизни (Казанцева, 2019)». Однако ни в диссертации, ни в цитируемой статье каких-либо данных о подобной смене состава ругоз в пределах родственных линий не приводится.

В главе 4 («Материал и местонахождения») больше внимания следовало бы обратить на более детальное седиментологическое описание разрезов, из которых происходит материал для работы. Именно такие данные могли бы помочь диссертанту в понимании того, изменение каких параметров среды (углубление бассейна, усиление ураганов и т.п.) могло спровоцировать появление аберрантных форм, как это, например, происходит с современными кораллами, а не допускать малонаучные выражения вроде «общая гибель колонии из-за появления неприемлемых для жизни условий внешней среды» (с.161). Замечания: Региоярус Яагараху (не Джаагараху, с. 57). Биомикритовые известняки не являются синонимом вакстоунов и, тем более пакстоунов, а спаритовые – рудстоунов (с. 58): это термины из разных классификаций карбонатных осадочных пород, важных для понимания обстановок, в которых осадочные отложения формировались (см., например, Flügel, 2004, *Microfacies of Carbonate Rocks*, Springer; James, Dalrymple, 2010, *Facies Models*, Geol. Ass. Canada). Точно здесь имеется ввиду «среднее соотношение известняк/мрамор» (с. 60), а не известняк/мергель? По эстонским разрезам нет данных о происхождении находок. Нигде не указано, какие из разрезов исследованы лично диссертантом.

В главе 5 («Методы изучения») даётся обзор методов, используемых диссертантом при изучении материала. Следует признать, что выбор методов обоснован, учитывая сложность материала (карбонат в карбонате) и ряд методов (использование ювелирных

красителей и соединений церия для контрастирования препаратов) действительно является очень интересным.

Глава 6 («Аннотированный список изученных ругоз») представляет собой систематическое описание видов, скелеты которых изучались в работе и поэтому важна как составная часть цельной диссертации. Замечания: понятие «тип рода» (с. 94 и ниже) давно уже не используется в зоологической номенклатуре; при указании типов, следовало бы указывать первоисточники, а также, где конкретно они хранятся и из каких отложений происходят с географической привязкой, избегать указаний неотипов (с. 93), если они не утверждены Международной комиссией зоологической номенклатуры.

Глава 7 («Регенерация и возникновение колониальности ругоз») является основой диссертационной работы и, если не считать «литературной» её части (раздел 7.1), наряду с главой 5 является наиболее обоснованной. Действительно, следует согласиться с тезисом диссертанта, что вегетативное размножение с неполным отделением дочерних особей или без отделения таковых являлось исходным процессом для формирования настоящих колониальных организмов; к появлению настоящих колоний, как в истории ругоз, в частности, так в других группах беспозвоночных, могли привести и регенеративные явления. Равным образом, следует считать обоснованным отождествление регенеративных процессов, которые развивались у ругоз, с морфаллаксисом: хотя и не представляется возможным изучать эти процессы на тканевом уровне, особенности появления регенеративных почек и их положение на материнском организме предполагает, что такой тип почкования вызван именно ремоделированием всех оставшихся живых тканей материнского организма после прекращения функций большей части тела, а не формированием бластемы на месте повреждённой части, как при эпиморфозе.

Очень жаль, что диссертант лишь поверхностно знаком с особенностями колониального развития у других вымерших организмов, что помогло бы лучшей обосновать выводы. Колониальность (и не только предпосылки, с. 114), как таковая, возникает у самых разных организмов (архепластидных и страменопилиевых водорослей) на рубеже мезо- и неопротерозоя (в самом начале позднего рифея), а у цианобактерий – ещё раньше (см., например, обзоры Герман, 1990, Органический мир миллиард лет назад, Л.: Наука; Butterfield, 2015, *Palaeontology*, 58, 5-17). Строматолиты не являлись и не являются ни колониями, ни, тем более, – организмами (с. 114). Среди эдиакарских мягкотелых форм нет достоверных «кишечнополостных»; не «медузы и полипы описывались как прикрепительные диски различных фрондоморф» (с. 114), а – с точностью до наоборот (см., например, Gehling et al., 2000, *Palaeontology*, 43, 427-456;

Dunn et al., 2021, *Sci. Adv.*, 7, eabe0291 и цитированную там литературу). Совсем не упоминаются скелетные эдиакарские организмы, которых как раз сравнивают с книдариями и которые формировали почки, причём даже изучено при каких условиях среды они переходили на бесполое размножение (Cortijo et al., 2015, *Gondwana Res.*, 28, 419–424; Penny et al., 2017, *Geobiology*, 15, 81–93). Автор не знаком со специальной литературой по колониальным археоциатам и не знает, что их уже давно не считают отдельным типом животных (с. 115) (Wood et al., 1992, *Palaios*, 7, 131-156; Alvarez B. et al., 2002, *Systema Porifera*, N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers; Debrenne et al., 2015, *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt E (Revised), Porifera*, V. 4-5, Lawrence, Kansas: Univ. Kansas Paleontol. Inst.). Более того, совершенно не знает кембрийских книдарий, особенно кораллы (с. 114), о которых есть публикации даже на русском языке (Jell, Jell, 1976, *Alcheringa*, 1, 181-195; Журавлев, 1999, *Палеонтол. журн.*, № 5, 27–33; Fuller, Jenkins, 2007, *Palaeontology*, 50, 961–980; Park et al., 2011, *Nat. Commun.*, 2, 1-6) и не представляет, что граптолиты относятся к крыложаберным полухордовым (с. 115), самые простые представители которых (рабдоплевриды) широко распространились уже в кембрийском периоде (Durman, Sennikov, 1993, *Palaeontology*, 36, 283–296; Maletz, 2017, *Graptolite Paleobiology*, Chichester: Wiley-Blackwell). Отсутствие знаний базовой литературы по ископаемым и современным губкам привело к указанию у них зооидов (об организации губок стоило посмотреть хотя бы работы О.М. Ивановой-Казас, В.М. Колтуна и В.В. Малахова). Нет ссылок на важные работы по колониям табулят (с. 120), хотя бы на подробный обзор К. Скраттона (Scrutton, 1997); точнее, ссылка есть, но разбора самой работы нет. Из-за невнимания к этой же работе делается необоснованный вывод о том, что «геологическая история ругоз не даёт сведений о более предпочтительном типе существования и представляет собой постоянное чередование одиночных и колониальных кораллов» (с. 121). Туникаты отнюдь не являются «простейшими хордовыми» (с. 122). Термин «ложная псевдоколониальность» (с. 122) – неудачен, поскольку по-русски в силу двойного отрицания означает «настоящую колониальность». А микрорентген – это единица измерения экспозиционной дозы облучения, а совсем не то, что имеется в виду на с. 128. Совершенно непонятны выражения «возможность передачи питательного материала через эпитеку для ругоз стратегически возможна, но в данном случае маловероятна» (с. 129) и «в этой области образовывался пузырь мягкой ткани, который вздуваясь, выдавливал эпитеку» (с. 143), поскольку эпитека после её формирования представляла собой твёрдую обызвествлённую оболочку, под которой опять же находилась твёрдая известковая склеренхима (см., например, Hill, 1981).

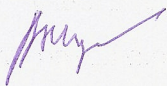
Ошибки в нумерации рисунков и ссылки, отсутствующие в списке литературы, не привожу, но такие случаи тоже имеются.

В заключении диссертант подводит итоги проделанной работы, наиболее обоснованными из которых следует считать выводы о наличии у ругоз разных типов регенерации, включая эпиморфоз, компенсаторную регенерацию и морфаллаксис; о формировании модульных («колониальных» в широком смысле) ругоз благодаря всем эти типам регенеративных процессов и о возможности возникновения колониальности у ругоз и других животных благодаря таким процессам.

Для оценки работы, проделанной Е.С. Казанцевой, следует учесть, что серьёзные ошибки и недоделки, связанные с недостаточным знанием проблематики, по большей части сосредоточены в неосновных разделах рукописи. Поэтому представленная соискателем диссертация может рассматриваться как научно-квалификационная работа, в которой на основании выполненных автором исследований решена задача по выявлению многообразия процессов, ведущих к образованию колоний у кораллов.

Сама диссертационная работа написана самостоятельно, что следует из результатов работ, опубликованных автором в рецензируемых научных журналах из списка ВАК; обладает внутренним единством, содержит новые научные результаты и аргументированные положения, выдвигаемые для публичной защиты и свидетельствующие о личном вкладе Е.С. Казанцевой в науку. Оформление диссертации соответствует требованиям, установленным Министерством образования и науки Российской Федерации.

Таким образом, диссертационная работа полностью удовлетворяет критериям Положения о присуждении учёных степеней, утверждённого постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842, а соискатель Екатерина Сергеевна Казанцева заслуживает искомой степени кандидата биологических наук.



Журавлев Андрей Юрьевич, д.б.н.

профессор Кафедры биологической эволюции биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва

Подпись ректора проф. А.Ю. Журавлева
Декан биол. ф-та ИГУ, академик РАН
