

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертационную работу Казанцевой Елизаветы Сергеевны «РЕГЕНЕРАТИВНОЕ ПОЧКОВАНИЕ ПАЛЕОЗОЙСКИХ РУГОЗ КАК ВОЗМОЖНОЕ НАЧАЛО СТАНОВЛЕНИЯ КОЛОНИАЛЬНОСТИ», представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.6.2. – палеонтология и стратиграфия.

Диссертационная работа Елизаветы Сергеевны Казанцевой посвящена изучению одного из аспектов эволюции кишечнополостных – возникновению колониальности. Проблема рассматривается на примере ругоз – обширного подкласса палеозойских бентосных организмов, продолжительность существования которых охватывала длительный период времени от среднего ордовика до конца перми. Постановка такой тематики связана с необходимостью усиления биологизации палеонтологии и объединения ее результатов с достижениями современной биологической науки.

Работа базируется на материалах как переданных диссертанту, так и собранных лично. В том числе 9 экземпляров из ордовикских местонахождений и 135 экземпляров силурийских одиночных и колониальных ругоз были предоставлены диссертанту для изучения Таллинским Политехнологическим институтом (Таллинн, Эстония). Среди них особое место занимают одиночные ругозы с множественными следами регенерации. Коллекция из среднекаменноугольных отложений Московской синеклизы состоит из 144 экземпляров, собранных лично диссертантом и дополненной сборами коллег.

Актуальность исследований связана с необходимостью развития отдельных общебиологических аспектов исследований ругоз, в том числе методики, терминологии, морфологии и систематики. Ругозы, наряду с многими другими объектами палеонтологии, могут быть использованы для изучения эволюционной биологии кишечнополостных.

Практическая значимость. Несомненную практическую значимость имеют результаты, полученные при отработке методики изучения ругоз. Они применимы и для других организмов со сходной степенью сохранности. Предложенная новая методика и разработанная технология применения электролюминофора для получения контрастных фотографий на томографе вносит существенный вклад в развитие томографических исследований в палеонтологии.

Структура работы включает в себя введение, 7 глав и заключение. Работа проиллюстрирована 106 рисунками и 35 фототаблицами с объяснениями.

В тексте диссертации и автореферата цель исследований сформулирована следующим образом: «Цель диссертационной работы заключается в детальном изучении регенерации ругоз, отраженной в морфологии их скелета и выявлении особенностей протекания данного процесса, важных для отнесения к одному из трех общих типов регенерации, установленных у современных животных: наличие или отсутствие внешних повреждений, увеличение массы и числа скелетных элементов, их возможная респецификация. Сравнение полученных результатов с почкованием у настоящих колоний ругоз позволяет произвести оценку возможности эволюционного перехода от регенерации к колониальности на основе детального морфологического анализа строения и морфогенеза скелета ругоз, их палеоэкологии и палеогеографии». Для достижения этих целей были поставлены следующие задачи:

1. Обобщить сведения об онтогенезе и проявлении регенерации у ругоз.
2. Рассмотреть и связать воедино терминологию, используемую при описании регенерационных и астогенетических процессов у ископаемых и современных животных.
3. Разработать комплекс современных методов для расшифровки онтогенеза и регенерации, в том числе для повышения эффективности рентгеновской микротомографии.

4. Выявить и описать особенности регенеративных и астогенетических процессов на примере некоторых ордовикских, силурийских и каменноугольных ругоз.
5. Выявить влияние внешней среды на развитие регенеративных и астогенетических процессов.

Степень обоснованности защищаемых положений и выводов и их достоверность.

Первое защищаемое положение «Применение новой методики пропитывания скелетов кораллов двуокисью церия (CeO₂) позволяет значительно повысить их контрастность по отношению к вмещающему и заполняющему полости матриксу при рентгеновском микротомографическом исследовании».

Предложенная новая методика и разработанная технология применения электролюминофора для получения контрастных фотографий на томографе вносит существенный вклад в развитие микротомографических исследований палеонтологического материала. Последовательно и понятно изложена технология, что дает возможность внедрения в практику исследований тонких срезов. Например, изображение 44б очень удачно демонстрирует примененную методику. В целом использованные методы рассмотрены подробно, включают различные детали и показывают приобретение диссертантом определенного опыта. *Обоснование защищаемого положения приводится в главе 5.*

Замечания к этой главе сводятся к следующему – видимо диссертант не знаком с работой, посвященной палеонтологическим описаниям различных групп, где приведен в том числе и план описания ругоз (Коробков, 1978), и поэтому пишет, что «плана описания ругоз не существует» (с. 84). При фотографировании под электронным микроскопом тонких полированных шлифовок, в том числе подготовленных для изучения в Сканирующем электронном микроскопе, существует методика, описанная Губенко Т.А. (1986). Методика была апробирована на колониальных пермских ругозах (Kossovaya, 1993). На рис. Рис. 44а – срез кремнистого материала не дает представления о строении ранних стадий. В данной части работы не хватает ссылки на обработку ордовикских кораллов также на томографе, продемонстрировавшую хорошие результаты (Vaars et al., 2013). Отметим, что при получении не очень информативных фотографий, их или приводят в хорошее качество, или дополняют максимально точными рисунками с большим увеличением, что не было сделано. На рис. 45 показаны хорошие результаты применения двуокиси церия, однако фотография не ориентирована относительно протосепты, что является обязательным при представлении фототаблиц.

К чести автора диссертации надо отметить, что указаны удачные и не оправдавшие себя методы. Несмотря на перечисленные замечания, разработанная Казанцевой Е.С. и апробированная методика является **существенным вкладом в практику палеонтологических исследований.**

Материалу и стратиграфическому положению кораллов посвящена глава 4. Глава дает представление о происхождении коллекции, включает описание местонахождений и некоторых разрезов. Общие сведения о стратиграфии ордовика и силура Эстонии и среднего-верхнего карбона Подмосковского бассейна соответствуют состоянию Общей стратиграфической шкалы России. В разрезах карбона дано точное положение ругоз в слоях. ***В целом материал для написания диссертации представительный и несмотря на небольшой таксономический состав изученной коллекции, получение новых данных стало возможным при применении современных нетрадиционных методов изучения ругоз и в том числе экземпляров со следами регенерации.***

Замечания. Отметим, что эстонские региоярусы используются в стратиграфии ордовика северо-запада Восточно-Европейской платформы в ранге горизонтов. В диссертации они упоминаются как ярус и региоярус (с.60). При описании местонахождений надо использовать нижний верхний, а не временные – ранний и поздний. Нет необходимых ссылок на Постановления Межведомственного стратиграфического комитета 2012 и

2013гг. об изменении ОСШ=МСШ ордовика и силура. Названия эстонских подразделений написаны в русской транскрипции с ошибками. На русский язык они переводятся: Раквере (с.53), Райккюла (с.55), Яани (с.56, 131), Роотсикюла (с. 58), Яагараху (с.60, 61, 97,105, 106, 114). Также есть ошибки в написании граптолитовых зон, отсутствуют некоторые работы в списке литературы как по нижнему, так и по верхнему палеозою.

Глава 2 является вводной и показывает общее представление диссертанта о подклассе *Rugosa*. Приводятся сведения о морфологии, экологии и образе жизни, систематическом положении и палеогеографии. Глава представляет довольно краткий обзор, но включает достаточный объем сведений, почерпнутых из литературных источников; их изложение и формулировка не всегда бесспорны. Так, например, на с. 17-18 автор рассматривает явление обмена питательными веществами у ценосарковых колоний ругоз. Предполагается, что существовало два типа колоний, поэтому, следовало привести конкретные примеры. Если же это заключение почерпнуто из литературы, то необходима ссылка.

Морфология скелета ругоз представлена не полностью, не показано положение биформного табуляриума, клинодиссепиментов, осевых табулл, табелл и др., которые широко используются в современных описаниях. Некоторые термины искажены. Ошибочным является утверждение о том, что ругозы были одними из основных каркасостроителей (с.30). Приведенные рисунки не всегда информативны. Так, на рис.14в изображен «корневой выступ с начальным заложением септ», соответствующий брефической стадия. Такое расположение септ предполагает, что это стадия развития протокораллита в колонии или начальная стадия одиночного коралла (сравнить рис. 15-3), не имеющая ничего общего с ризоидными структурами. Если диссертант лично наблюдал заложение протосепт именно в ризоидах (корневых выростах) – это уникальное явление. Рис. 15-6 – неправильная ориентировка. Фоссулу принято изображать внизу или вверху. Таким образом, я считаю доказанными только два типа строения корневых выступов.

Систематическое положение. Приведены диагнозы трех отрядов: *Cystiphyllida*, *Stauriida*, *Heterocorallia* со ссылкой на источник информации Tretise, 1981.

Замечания. Упоминание последнего отряда является излишним и отношения к материалу не имеет. Диагнозы таксонов не вполне отвечают заявленному источнику информации и сильно сокращены. То же самое относится и к крайне неинформативному диагнозу подкласса *Rugosa*, в котором наиболее существенным недостатком является отсутствие сведений о симметрии и порядках заложения септ (см Tretise, p. 96). В написании терминов присутствуют ошибки. Приведенные диагнозы содержат морфологические термины, не отраженные в главе Морфология, например: оперкулум, обратноконические днища и т.д.

Продолжение систематического описания приведено в Главе 6 – Аннотированный список изученных ругоз. В целом описания соответствуют изученному материалу и проиллюстрированы палеонтологическими таблицами. Описания не равноценны. Для некоторых видов они довольно полные, для других – ограничены краткими диагнозами.

В главе приводятся краткие диагнозы ордовикских и силурийских видов Эстонии. **Замечания.** Порядок описания не унифицирован, часть видов описана в манере Примечаний. Некоторые номера на таблицах пропущены. При описании батрофиллумов нет указаний на биформный табуляриум – важнейший признак для таксономии. Изображения ругоз не ориентированы согласно правилам. *Gshelia rouilleri* – в объяснении к таблицам неверно указано местонахождение – коробчеевская свита гжелского яруса». В Различное морфологическое строение экземпляров вида *Bothrophyllum conicum* указывает на то, что в вид включены различные виды и подвиды, рассматриваемые в литературе и описанные как отдельные таксоны. По-видимому, сюда же попал и вид *Bothrophyllum pseudoconicum* (Dobr.). Часть экземпляров включена в этот вид ошибочно. Кроме этого, в объяснении к таблицам неправильно указан автор вида *B. conicum* –Trautschold, а в

описании правильно указан Фишер фон Вальдхейм. В рубрике материал для этого вида указано местонахождение касимовский карьер – воскресенская свита. В то же время в описании карьера указано, что материал собран из 10 слоя нижнего уступа – то есть из коробчеевской свиты московского яруса. Воскресенская свита на колонке не показана. В описании нет указаний, что кораллы этого вида образуют псевдоколонии (в понимании Е.С. Казанцевой), также нет указаний на псевдоколонии в описании *Microlasma schmidti* Dybowski (с.106). В последнем указаны «одиночно-ветвящиеся и многочисленно-почкующиеся кораллы. Таксономия кораллов, отнесенных Добролюбовой Т.А. к роду *Axophyllum* M. Edw. et H. не уточнена. Сомнения в принадлежности кораллов, отнесенных Т.А. Добролюбовой к этому роду, высказывали В.Д. Фомичев (1953), И. Сомервиль и С. Родригес (2013). Фомичев предполагал, что описанный Т.А. Добролюбовой вид относится к роду *Axolithophyllum* Fomichev, 1953. Абсолютно ошибочно указано распространение рода *Axophyllum* M. Edw. et H. Он характерен для нижнего карбона, а не среднего-верхнего, как написано в диссертации. В Третизе (1981) это нижний карбон практически повсеместно. Диссертанту следовало бы знать, что в Бельгии вообще нет морского среднего карбона (с. 109). Автор вида *Axophyllum* савити должен быть в скобках, так как Г.А. Траутшольдом этот вид был описан под другим родовым названием. Описание морфологии не точное. **В целом, все таксоны, использованные для теоретических выводов, описаны и проиллюстрированы.**

Глава 3 (относится к обоснованию защищаемых положений 2, 4, и 5) «**Особенности терминологии вопросов регенерации и колониальности**» отражает проработку материала и, в целом, замечаний не вызывает. Единственное возражение – интерпретация и объяснение термина псевдоколониальный коралл – или псевдоколония, предложенного Е. Федоровским, 1978 «совокупность кораллов одного вида, растущих близко друг к другу, создавая впечатление, что они образовались в результате почкований» – то есть предполагается поселение кораллов, возникших в результате полового размножения. Диссертант предлагает использовать термин для описания одиночных кораллов, в которых кораллиты появляются путем регенерации – то есть дифференциация происходит в результате частного случая вегетативного размножения – во всяком случае не полового. Для этого типа можно было предложить, например, термин регенеративная колония. На с. 46 автор добавляет к определению псевдоколонии – как одного вида, растущих близко один к другому кораллов, возникающих вследствие регенерации. Также на с. 117- указано, что термин использован для псевдоколоний, образованных путем регенерации одиночных кораллитов. На с. 177. Приводится довольно точный перевод термина «псевдоколониальность» по Федоровскому. Однако, в первоначальном определении Е. Федоровского (1978) нет упоминаний о регенерации материнского кораллита и оснований для формирования диссертантом понятия в следующем понимании «для описания одиночных кораллов, формирующих видимость колониальности путем образования множественных почек при регенерации по типу морфолаксиса». Таким образом, изменение понимания термина псевдоколония считаю необоснованным. Здесь же надо упомянуть предложенный неудачный термин «ложная колониальность», см. Глава 7, с. 116. Для части этого понятия есть общепринятый термин – «кораллы - грегария» (Fedorowski, 1980).

Глава семь «Регенерация и возникновение колониальности ругоз» содержит обоснование 2, 3, 4 и 5 защищаемых положений. Приводится краткий обзор работ по ругозам, в которых затрагивались вопросы колониальности, а также краткие сведения по другим группам колониальных организмов раннего палеозоя. Однако для понимания явления колониальности в целом было бы полезно не ограничиваться только сравнением с вымершими и далекими в систематическом и биологическом плане организмами, а рассмотреть формирование колоний разных типов, в том числе и псевдоколоний у склерактиний, как наиболее близкой и существующей в наше время группы кишечнополостных. Диссертант разбирает различные явления – формирование

колониальности и псевдоколониальности на своем материале. Эта часть наиболее проработана, содержит хорошие иллюстрации внешней формы, виртуальных срезов, применения рентгеновской томографии, иллюстрирующих различные типы псевдоколониальности *sensu lato*, но и вызывает наиболее существенные замечания. Следует отметить образование «псевдоколоний» у *Bothrophyllum "conicum"* из Ямского карьера, прекрасно проиллюстрированное в результате рентгеновского томографического сканирования. Несмотря на некоторую дискуссионность изложенного материала и сделанные замечания, часть главы 7 и упомянутые выше главы 4 и 6 подтверждают выдвинутое положение: **«Все разнообразие структур, возникающих при восстановлении скелета у ругоз после повреждения или частичной гибели полипа среди изучаемых экземпляров, сводится к трем общим типам регенерации, известным у современных животных: 1) эпиморфоз (дотраивание поврежденной части кораллита и обособление повреждения внешней стенки с восстановлением типичных для вида скелетных элементов); 2) компенсаторная регенерация («омоложение», при котором сложные скелетные элементы редуцируются с возвратом на более раннюю стадию с уменьшением диаметра кораллита и при дальнейшем росте восстанавливаются до прежнего состояния); 3) морфаллаксис (возникновение и преобразование на материнском кораллите регенерационных почек)».**

Защищаемое положение 4: **«В результате регенерации по типу морфаллаксиса у одиночного коралла появляются регенеративные почки, которые могут формировать псевдоколонию. В отличие от истинной колонии, возникающей в результате вегетативного размножения при растущих совместно с материнском кораллитом (протокораллитом) новообразованных почках, псевдоколонию формирует только из регенерационных почек, развивающихся на месте погибающего материнского полипа»** частично перекликается с положением 2, обосновано и проиллюстрировано.

Пятое защищаемое положение **«Регенеративные почки, помимо формирования псевдоколоний, могут в некоторых случаях преобразовываться в специальные корневые структуры (например, у *Axophyllum cavum*), хорошо отличающиеся от корневых выростов, возникающих в результате разрастания внешней стенки, наличием у них на ранних стадиях формирования внутренних скелетных элементов»** вызывает возражение. На с. 143. диссертант пытается проиллюстрировать функциональный переход от почки к упрощенному корневому выросту. По нашему мнению – на рис. 67 изображена начальная стадия дочернего кораллита - почки с протосептами. Остальные примеры развития «корневого выроста с септами» неубедительны. Возможность образования скелетных элементов, септ, происходит только в определенных местах кораллита. Для того, чтобы доказать и аргументировать этот вывод, нужны не предположения, а пошаговая документация срезов через доли миллиметра.

Замечания. Рис. 75—главная и противоположная септы показаны неправильно. Рис. 94 –показаны малые септы (септы второго порядка) в чашках дочерних кораллитов. Это неверно и в оригинальном экземпляре их нет. Малые септы появляются значительно позже больших и не достигшие взрослой стадии почки их не имеют, что естественно.

Вряд ли имело смысл сравнивать почкование *Bothrophyllum* и *Petalaxis*. **Таким образом, защищаемое положение 5 не доказано.**

Выводы. Сделанные диссертантом выводы хорошо сформулированы и отвечают содержанию работы. Результаты работы подтверждены 12 публикациями, из которых три из списка ВАК.

Основные замечания по диссертации в целом сводятся к следующему: (а) диссертация изобилует неточностями и ошибками в написании терминов как морфологических, так и стратиграфических, цитируемой литературе, авторах видов, стратиграфическом положении и т.д.; (б) очевидно, что стратиграфия и таксономия занимали в этих работах второстепенное место, хотя исследования образования почек и появления дочерних кораллитов имеют очень важное значение именно для таксономии; (в)

работа нечетко структурирована и включает много повторов, наукообразных заключений, неподтвержденных исследованиями диссертанта; (г) одной из задач работы было раскрытие экологический причин, вызывающих те или иные явления при образовании дочерних кораллитов различного генезиса. Выполнения данной задачи на палеонтологическом материале невозможно без анализа субстрата и реконструкции фаций, батиметрии и т.д., что явно выходило за пределы возможностей диссертационной работы биологического направления. Данные по экологии заменены предположениями и декларациями; (д) в терминологическом справочнике в конце диссертации должны быть все авторы терминов, а не выборочно.

Представленная на отзыв диссертация безусловно свидетельствует о достаточно большом объеме проведенных разноплановых исследований и освоении новых методов, уже апробированных и внедренных в практику, которые позволили сделать некоторые выводы общебиологического значения.

Автореферат соответствует содержанию диссертации.

Диссертационная работа Елизаветы Сергеевны Казанцевой является оригинальным профессиональным исследованием и удовлетворяет всем требованиям действующей редакции «Положения о присуждении ученых степеней» (Постановление правительства Российской Федерации № 842 от 24.09.2013г.), предъявляемым к кандидатским диссертациям. Автор заслуживает присвоения ей ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.6.2 – палеонтология и стратиграфия.

Я, Коссовая Ольга Леонидовна, даю свое согласие на включение своих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета и их дальнейшую обработку.

Кандидат геолого-минералогических наук,
ведущий научный сотрудник отдела
стратиграфии и палеонтологии ФГБУ
«Всероссийский научно-исследовательский
геологический институт им. А.П.Карпинского»,
199026, г. Санкт-Петербург, Средний пр. 74.
Телефон 89811875930
kossovaya@yandex.ru; olga_kossovaya@vsgei.ru

Коссовая Ольга Леонидовна



Ольга Коссова

Подпись руки тов. *Коссовой О.Л.*
по месту работы удостоверяю
Зав. Общим Отделом ВСГЕИ
«*18.02*» 20*18*г.
С.-Петербург, В.О., Средний пр., дом 74

Иванов