

ОТЗЫВ
официального оппонента на диссертацию Г.А. Анекеевой «Становление морфологического разнообразия прикрепительных образований стебельчатых иглокожих из ордовика Ленинградской области», предоставленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.6.2 - палеонтология и стратиграфия

Значимость полученных автором диссертации результатов для развития соответствующей отрасли науки. Диссертационная работа Галины Александровны Анекеевой посвящена изучению морфологического разнообразия и эволюции прикрепительных к грунту образований у стебельчатых иглокожих ордовика. Полученные результаты вносят значительный вклад в развитие исследований в трех областях: таксономическое разнообразие, эволюция и палеоэкология иглокожих в палеозое.

Таксономическое разнообразие. Г.А. Анекеева разработала оригинальную искусственную классификацию прикрепительных образований, в которой насчитывается 22 морфотипа. Новая классификация по сравнению с ранее предложенными является наиболее дробной. Она основана на детальном описании формы и структуры холдфастов и уточнении смысловой нагрузки морфологических терминов. Несмотря на возрастную и внутривидовую изменчивость, а также наличие переходных форм, выделенные морфотипы хорошо отличаются друг от друга. Проведено сопоставление разнообразия прикрепительных образований с разнообразием таксонов, описанных по чашечкам и кронам, благодаря чему установлена принадлежность тех или иных холдфастов к конкретным таксонам бластозойных и кринозойных иглокожих. Показано, что палеозойское разнообразие прикрепительных образований стебельчатых иглокожих сформировалось в основном в среднем ордовике. В более позднем палеозое появились лишь прикрепительные образования в виде якорей и поплавков, так называемые лоболиты. Начальные морфологические преобразования, ведущие к развитию якорей и лоболитов, впервые появились также в среднем ордовике.

Замечание. Чтобы продемонстрировать глобальный масштаб палеозойской радиации, следовало бы в общих чертах сравнить палеозойское, мезозойское и современное разнообразие холдфастов у стебельчатых иглокожих.

Эволюция. Описан общий тренд в эволюции холдфастов: от дисковидных неветвящихся образований, лишенных внутренних структур, к дисковидным образованиям с внутренней полостью, от неветвящихся дисков к ветвящимся холдфастам, затем от ветвящихся холдфастов к структурам, несущих цирри. Сходные эволюционные преобразования происходили неоднократно и независимо друг от друга в разных группах стебельчатых иглокожих и в разных областях Мирового океана. Отмечается, что тенденция к увеличению разнообразия холдфастов в среднем ордовике, а затем снижение этого разнообразия, соответствует общему тренду в эволюции разнообразия иглокожих, когда число таксонов увеличилось, а затем снизилось. Основное отличие в том, что глобальное видовое разнообразие иглокожих в целом начинает резко увеличиваться несколько позже, чем у холдфастов – с конца среднего и особенно с начала верхнего ордовика. Согласно автору, увеличения разнообразия холдфастов в ордовике было обусловлено увеличением разнообразия грунтов и появлением морфогенетических предпосылок дистального ветвления стебля и осевого канала.

Замечание. Не обсуждается одна из главных гипотез увеличения разнообразия стебельчатых иглокожих в ордовике и снижения этого разнообразия в более позднее

время. Согласно этой гипотезе, пресс хищников и видовая конкуренция в шельфовых сообществах ордовика были еще достаточно слабыми, чтобы не препятствовать их интенсивной видовой радиации. Гипотеза об уменьшении видового разнообразия стебельчатых морских лилий и их исчезновении на шельфе по причине возросшего пресса рыб и морских звезд обсуждалась в частности сотрудником Института палеонтологии Андреем Николаевичем Соловьевым.

Палеоэкология. Прослежена связь между формой холдфастов и характером субстрата, на котором обитали стебельчатые иглокожие. Неразветвленные прикрепительные образования и некоторые из разветвленных холдфастов служили для прикрепления к твердому субстрату. Обитание на мягких субстратах допускается для иглокожих с разветвленным холдфастом, в основном для видов, имеющих холдфаст морфотипа Rad-B. Корневидные отростки таких холдфастов направлены вниз (дистально), что указывает на их значительное проникновение в толщу мягкого осадка. Иглокожие с холдфастами морфотипа Rad-B часто приурочены к глинистым ядрам иловых холмов.

Замечание. Слабо использована информация по современным морским лилиям, позволяющая проследить связь между типом разветвленного холдфаста и образом жизни животного. В результате эта связь для стебельчатых иглокожих ордовика описана недостаточно четко. Три варианта образа жизни современных стебельчатых лилий можно установить на основе морфологии разветвленного холдфаста. Разветвленный в одной плоскости холдфаст указывает на обитание в течение всей жизни на одном месте по причине жесткого прикрепления к твердому субстрату. Сложно разветвленную корневую систему имеют морские лилии, обитающие в течение всей жизни на одном месте по причине погружения холдфаста в мягкий субстрат. Терминальный пучок из цирр свидетельствует о возможности морской лилии менять место обитания благодаря способности временно крепиться на субстрате любого типа. Стабильное погружение корневых отростков в мягкий субстрат, вероятно, было возможно при наличии у иглокожих ордовика холдфастов, относящихся к морфотипам Rad-B и Rad-C. На проникновение в толщу грунта указывает расположение корневых отростков не на одном, а на нескольких уровнях вдоль вертикальной оси холдфаста.

Актуальность избранной темы диссертации. Благодаря массовости и четким различиям между морфотипами холдфасты иглокожих из ордовика имеют стратиграфическое значение. Разработка типологии холдфастов важна для выявления образа жизни и условий обитания тех или иных видов как в прошлом, так и в настоящем. В отложениях ордовика Ленинградской области наблюдается резкое увеличение разнообразия стебельчатых иглокожих и становление большинства морфологических типов их прикрепительных образований. Эволюция этой фауны является одним из наиболее ярких свидетельств Великой Ордовикской Радиации, затронувшей морскую фауну в целом. Сходные морфологические преобразования холдфастов наблюдаются также во многих других типах морских животных: асцидий, губок, гидроидов, мшанок и других эпифитосных беспозвоночных. Поэтому изучение разнообразия и эволюции холдфастов имеет большое значение для понимания эволюции морской фауны в глобальном временном масштабе и в разных аспектах, включая эволюционные изменения жизненных форм, видового разнообразия, структуры сообществ и биogeографическую историю. Например, преобразование неразветвленных холдфастов в корневые системы сыграло одну из ключевых ролей в колонизации океанических глубин, где преобладают тонкие илы.

Степень обоснованности защищаемых положений и выводов и их достоверность. Диссертация выполнена на основе большого оригинального материала, на высоком профессиональном уровне. В основу работы положен богатый оригинальный материал,

состоящий более чем из 400 прикрепительных образований. Типизация холдфастов построена на детальном описании их формы, рельефа и внутренней структуры, изученной с помощью современной методик. Обоснованность и новизна выводов не вызывают сомнений. В публикациях Г. А. Анекеевой отражена сущность основных научных положений диссертации. Автореферат диссертации полностью отражает ее содержание.

Научная новизна. Впервые детально описаны многочисленные морфотипы холдфастов иглокожих из ордовикских отложений Ленинградской области. На этой основе разработана подробная классификация прикрепительных образований иглокожих. Описана фациальная приуроченность морфотипов. Показано резкое возрастание морфологического разнообразия прикрепительных образований в среднем ордовике, происходившее параллельно на Балтийском палеоконтиненте и в Лаврентии.

Соответствие диссертации критериям, установленным Положением о присуждении ученых степеней. Работа Галины Александровны Анекеевой соответствует требованиям, предъявляемым к диссертациям на соискание степени кандидата биологических наук по специальности 1.6.2 – палеонтология и стратиграфия, а ее автор без сомнения заслуживает присуждения искомой степени.

Даю согласие на размещение своих персональных данных в сети «Интернет».

А.Н. Миронов

16 января 2024

