

ОТЗЫВ

официального оппонента

доктора биологических наук, ведущего научного сотрудника
Зоологического института Российской Академии Наук

С. Д. Гребельного

на диссертацию **Андрея Алексеевича Крутых**

«Морфогенез и симбиотические взаимоотношения

отдельных представителей позднепалеозойских

табулят», представленную на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

по специальности 1.6.2. – Палеонтология и стратиграфия

Работа вполне соответствует требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям. Она представляет собой рукопись объемом 174 страницы и состоит из введения, 6 глав основного текста, заключения. Сопровождающий ее обширный список использованной литературы включает 246 источников, опубликованных преимущественно на иностранных языках. В приложении помещены семь фотографических таблиц с иллюстрациями.

Актуальность избранной темы не вызывает сомнения. Во введении Андрей Алексеевич прежде всего характеризует распространение обширного подкласса Tabulata в палеонтологической летописи и слабую изученность этой большой группы. Ее всестороннему изучению препятствует неравномерность географического распределения находок. Однако довольно богатое присутствие в морских отложениях верхнего девона и карбона центральной России позволило автору при обработке новых, имевшихся в его распоряжении материалов внести существенный вклад в изучение Tabulata.

Следуя сложившейся традиции, диссертант четко обозначает цель работы и поставленные для ее достижения конкретные задачи настоящего исследования. Помимо определения таксономического состава группы, в

ходе которого были описаны новые для науки виды, главной своей задачей диссертант полагал рассмотрение симбиотических связей табулятоморфных кораллов с другими бентосными организмами. В ходе работы потребовалось проследить рост и формирование колоний, поэтому биологии табулят было уделено большое внимание. Такой подход весьма привлекателен, но вызывает большие затруднения, когда речь идет об ископаемых животных. Тем не менее, его использование позволило увязать онтогенез полипов с развитием слагаемых ими колоний. Эта особенность обсуждаемой диссертации резко выделяет ее среди более традиционных сугубо таксономических и стратиграфических работ, составляющих основной корпус палеонтологических исследований.

В первой главе изложена история изучения табулятоморфных кораллов. В ее начальном подразделе (1.1.) описано становление систематики этой группы от Линнея (1758) и Мильна Эдварда (Milne Edwards et Haime 1849) до настоящего времени. В следующем подразделе (1.2.) подробно разобран проведенный большой плеядой исследователей анализ микроструктуры стенки и других скелетных элементов табулят. Наконец, третий, весьма обширный и трудоемкий подраздел (1.3.) исторической главы посвящен рассмотрению многочисленных палеонтологических публикаций, позволивших благодаря накоплению новых материалов и новых данных о строении табулят приступить к обсуждению биологии этих ископаемых животных.

Важнейший, как отмечает автор, этап в изучении морфогенеза табулят наступил с появлением сканирующего электронного микроскопа, расширившего возможности изучения микроструктуры скелетных элементов. Более тонкие наблюдения позволили в свою очередь строить более обоснованные предположения о соотношении мягкого тела полипов и скелета.

Вторая глава диссертации, озаглавленная «Общая характеристика подкласса Tabulata» содержит необходимое в любом академическом ис-

следовании рассмотрение морфологии изучаемой группы. Она включает и неизбежное обсуждение терминологии. Оба эти компонента присутствуют в тексте главы, но выделенных особо диагнозов подкласса и входящих в него отрядов нет. Правда, при описании строения животных, принадлежащих ко всем таксонам табулят, были четко указаны их особенности и отличия от представителей смежных групп. Поэтому можно сказать, что мое замечание имеет формальный характер.

Другая интересная особенность текста состоит в том, что характеристика каждой группы табулят начинается с указания времени ее появления, расцвета и вымирания, и только затем приводятся примитивные особенности строения, "обнаруживающие наибольшее сходство с предковыми формами", и другие характерные признаки, освещается состав относимых сюда семейств и пр.

Глава третья «Материал, местонахождения и методы» содержит перечисление изученных материалов (подраздел 3.1.), подробные указания на места не только сбора, но и хранения использованных в работе коллекций. Автор с благодарностью называет имена коллег, любезно передававших ценные находки. В этой главе также помещены карты, схемы разрезов, сообщается число найденных колоний, общее число обработанных образцов. В методическом подразделе (3.2.) дана ссылка на работу Т. А. Добролюбовой с соавторами «Наставление по сбору и изучению палеозойских кораллов» (Добролюбова и др., 1964), которая использована в качестве "методологической основы" для изготовления шлифов, пришлифовок и срезов с учетом специфики строения колониальных скелетов.

Описания наиболее современных методов изучения кораллов с использованием компьютерной томографии и сканирующей микроскопии "уже показавших положительные результаты при изучении ископаемых губок" заменены ссылкой на публикацию коллег (Davydov et al., 2024). Указаны модели приборов и инструментов, использовавшихся при работе.

Глава четвертая наиболее обширна. Она занимает 25 страниц и содержит перечень таксонов и систематические описания видов табулят, подвергшихся исследованию. Как в образцовой таксономической работе здесь даны дифференциальные диагнозы видов, родов, указаны их типовые виды, перечислены остальные виды каждого рода, отражена синонимия.

Глава пятая «Симбиоз и формы колониального роста» и шестая, посвященная «Морфогенетическим аспектам», то есть онтогенезу и закономерностям развития колоний табулят, заключают основную и наиболее содержательную часть диссертационного исследования. Хотя их содержание отчасти накладывается на уже затронутые во второй главе аспекты морфологии и терминологии исследуемой группы, именно здесь (а) обобщены основные оригинальные наблюдения и (б) представлены заключения автора, вытекающие из подробного анализа исследованного материала. Здесь автор вновь обращается к обсуждению морфологии кораллитов и на этот раз рассматривает связь морфологических структур с условиями обитания. Им подчеркнуты географические, батиметрические особенности распределения табулят, их приуроченность преимущественно к районам с нормальной океанической соленостью, их потребность в твердом субстрате. На мягких грунтах табуляты вынуждены вступать в симбиотические отношения с представителями других групп бентоса, в частности Crinoidea и Brachiopoda.

Поселение табулят отрядов Favositida и Auloporida на морских лилиях может иметь характер комменсализма, то есть простого квартиранства. Такой тип взаимоотношений диссертант связывает с увеличением видового разнообразия в конце силура-начале девона. В этом разделе (5.2.) дана большая таблица, в которой собраны все случаи такой ассоциации. Кроме того, здесь автором рассмотрена известная роль взаимовыгодных для участников симбиоза отношений, в ходе которых коралл не просто использует партнера в качестве удобного для поселения субстрата, но и предо-

ставляет ему некоторую защиту, поскольку подобно всем остальным представителям Cnidaria обладает жгучими стрекательными капсулами.

Обсуждая симбиоз табулят с морскими лилиями, автор не упускает возможности показать такие же взаимоотношения между современными лилиями рода *Metacrinus* и актинией, причисленной в совместной работе польских и японских исследователей (Zapalski et al., 2021) к *Metridioidea* sp. indet. Судя по приведенной в диссертации фотографии эта актиния, осторожно отнесенная к большому надсемейству метридоидей, на мой взгляд, весьма вероятно принадлежит к роду *Amphianthus* Hertwig, 1882.

Наличие в Палеонтологическом институте современного оборудования позволило исследователю прибегнуть к изучению микроструктуры скелета. Подчеркивая новизну своего подхода к изучению ископаемого материала, диссертант отмечает весьма вероятное значение, которое могут иметь септальные образования в глубоких трубчатых чашках табулят для закрепления в них мягкого тела полипа. Изучение роли этих образований в дальнейшем может быть продолжено на материале современных восьмилучевых кораллов, также имеющих трубчатый скелет. В этой связи хочется упомянуть, что взаимное расположение и связь мягкого тела полипа с известковым скелетом колонии в настоящее время изучается нами на материале аквариумной культуры *Tubipora* и *Heliopora*, поддерживаемой в стенах Зоологического института РАН.

Большой интерес представляют также изложенные в тексте диссертации соображения о постепенном усилении и упорядочении септальных элементов скелета табулят, которые представлены рядами шипиков либо септальными пластинами. У *Heliolitida* число септальных образований обычно равно 12, но у продвинутых родов табулят оно увеличивается, что дает повод сравнивать их со склерактиниями и рассуждать о развитии симметрии. Такое же или близкое к двенадцати число шипиков (правда, лежащих не внутри трубчатой чашки полипа, а на выходе из нее, на по-

верхности колонии) наблюдается у *Heliopora* (Helioporidae, Scleralcyonacea). Вопрос о сходстве или родстве *Heliopora* с гелиолитидами уходит корнями глубоко в историю палеонтологической таксономии, и внимание к нему может быть возрождено благодаря использования новейших сканирующих томографов, дающих теперь сравнить структуру ископаемых и нынеживущих кораллов.

Большим успехом диссертанта следует признать осуществленное им с применением современных инструментов исследование онтогенеза полипов *Michelinia rara*, которое проведено при изучении развития молодых колоний нового для науки и описанного при участии диссертанта вида. Эта часть работы, благодаря новому подходу и новым возможностям рассмотрения материала, существенно обогащает достигнутые к настоящему времени представления об эволюции табулят, об их изменении с течением времени, о связи этой древней и морфологически простой, но важной для понимания филогении кораллов группы.

Переходя к оценочной части моего отзыва, могу с удовлетворением констатировать, что представленное для квалификационной оценки исследование выполнено на высоком методическом уровне. Использованный материал богат и обработан тщательно, с использованием традиционных и современных методов. Научная новизна исследования несомненна, результаты своевременно опубликованы, выводы хорошо обоснованы, публикации отражают суть достижений автора. Автореферат соответствует содержанию диссертации. Замеченные в тексте опечатки немногочисленны, не искажают смысла и не заслуживают подробного обсуждения. Материалы диссертации следует использовать в учебном процессе при чтении университетских курсов.

Можно с уверенностью утверждать, что представленная работа соответствует требованиям п.п. 9-14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней» (Постановление Правительства РФ № 842 от 24.09.2013 г. в

действующей редакции), а ее автор — Андрей Алексеевич Крутых заслуживает присвоения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.6.2. — «Палеонтология и стратиграфия».

27 апреля 2026 г.

Сергей Дмитриевич Гребельный
Ведущий научный сотрудник Лаборатории морских исследований, доктор биологических наук по специальности 1.5.12 «Зоология»
ФГБУН Зоологический институт РАН (ЗИН РАН)
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб. д. 1
Сайт: <https://www.zin.ru/>
e-mail: office@zin.ru
тел.: 8-(812)-328-03-11.

Я, Гребельный С.Д., даю свое согласие на включение моих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета и их дальнейшую обработку.



С. Д. Гребельный

Подпись руки _____
Гребельного С.Д.
удостоверяется
Ученый секретарь _____

