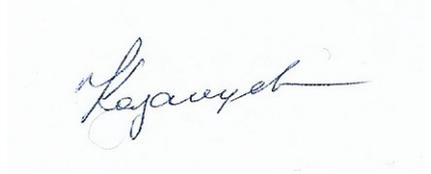


На правах рукописи



КАЗАНЦЕВА
Елизавета Сергеевна

**РЕГЕНЕРАТИВНОЕ ПОЧКОВАНИЕ
ПАЛЕОЗОЙСКИХ РУГОЗ
КАК ВОЗМОЖНОЕ НАЧАЛО СТАНОВЛЕНИЯ
КОЛОНИАЛЬНОСТИ**

1.6.2 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2021

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологическом институте имени А.А. Борисяка Российской академии наук

Научный руководитель:

Рябов Сергей Владимирович, академик РАН, доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории высших беспозвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук,

Официальные оппоненты:

Косовая Ольга Леонидовна, кандидат геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории «Стратиграфия нефтегазоносных резервуаров» Федерального государственного бюджетного учреждения науки Всероссийский научно-исследовательский геологический институт имени А.П. Карпинского

Журавлёв Андрей Юрьевич, доктор биологических наук, профессор кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук

Защита состоится 24 февраля 2022 г. в 15:00 на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) на базе ПИН РАН по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33) и на официальном сайте ПИН РАН: <https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/f9d/yuw4ccovx58x18dky5mye01whmutawk6.pdf>

Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенных печатью) просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, ПИН РАН, ученому секретарю диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01); факс +7 (495) 339-12-66

Автореферат разослан « » января 2022 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета, к.г.-м.н.

В.А. Коновалова

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Кораллы ругозы – это обширный подкласс палеозойских бентосных кишечнополостных, одиночных и колониальных, с известковым скелетом. В палеозое ругозы появляются в дарривильском ярусе ордовика и существуют до перми, являясь одними из наиболее распространенных каркасостроителей рифов. Продолжительная геологическая история ругоз и широкое палеогеографическое распространение позволяют получить наиболее достоверные сведения об особенностях их обитания.

В настоящее время вопросы происхождения колониальности мало разработаны и плохо изучены. Основные принципы строительства колоний разных групп встречаются фрагментарно в отдельных работах. С этой точки зрения кораллы ругозы как одна из модельных групп палеозоя позволяют пролить свет на важную проблему становления колониальности, широко распространенной в биологическом и геологическом масштабе, но слабо изученной.

Степень разработанности этих механизмов регенерации и колониальности внутри группы ругоз невысока. Из-за небольшого количества ныне действующих специалистов ранее продвинутая школа кораллистов России и СССР находится в упадке, и изменения в соответствии с новейшими данными требуются во многих аспектах их изучения: методики, терминологии, морфологии, систематики.

Часть этих вопросов удалось решить в рамках работы. Прежде всего, была проработана методика изучения группы, используемая для последующего описания морфологических и морфогенетических процессов, и предложены новые методы, актуальные для изучения других групп ископаемых животных. Были изучены литературные данные, предлагающие терминологию для описания регенерационных и астогенетических процессов и предложена корректировка существующей терминологии, введены новые термины для частных случаев регенерации у ругоз.

Одним из наиболее морфологически сложных процессов у ругоз является регенерация, и, в частных случаях, последовательный переход от регенерации к астогенезу. Была изучена тенденция перехода от одиночного существования к колониальному с точки зрения механизма строительства скелетов и условий внешней среды. Детальное рассмотрение этого вопроса является актуальным при изучении эволюционной биологии развития кишечнополостных. Прделанная работа позволяет получить новые данные с учетом современных подходов и новых методов.

Материал. Изучение тенденции перехода от регенерации к астогенезу требовало подбора подходящего для работы материала. Было решено отобрать необходимые экземпляры из различных и отдаленных географически местонахождений, различных возрастных интервалов, для получения автономно-независимых данных.

Коллекции из ордовикских местонахождений были предоставлены Таллиннским Политехнологическим институтом и представлены девятью экземплярами из верхнего ордовика (катийский, хирнантский ярусы) Эстонии, включая готовые шлифы наиболее древних и примитивных ругоз рода *Lambelasma*. Коллекции из силурийских местонахождений были также предоставлены Таллиннским Политехнологическим институтом и представлены обширной частью коллекции одиночных и колониальных ругоз, а также одиночных ругоз с множественными следами регенерации, включающей 135 экземпляров. Каменноугольный материал был отобран автором и частично предоставлен С.В. Рожновым, Г.В. Миранцевым и представлен характерными для среднего карбона Московской синеклизы видами с частыми следами регенерационных процессов в количестве 144 экземпляров. Имеющийся в коллекции материал (279 экземпляров) был определен и изучен. В работе присутствует описание 1 отряда, 6 подотрядов, представленных 11 семействами, 13 родами, 14 видами ругоз.

Обширная коллекция позволила впервые систематизировать полученные данные и изучить переход от регенерации ругоз по типу морфаллаксиса к истинной колониальности. Такая тенденция ранее специально не изучалась, за исключением некоторых литературных источников, посвященных изучению почек ругоз невегетативного происхождения (Fedorowski, 1978, 1987; Rozhnov, 1974, 2014 и др.). Основной проблемой такого направления работы о ругозах можно назвать недостаток материала и невозможность проследить детально скелетные изменения на небольших объектах путем классической методики изучения группы. С этой целью методика была переработана и выделена в отдельную подглаву работы. Вопрос недостатка материала для выделения общих тенденций решался путем отбора обширных изучаемых в работе коллекций.

Цель и задачи. Цель диссертационной работы заключается в детальном изучении регенерации ругоз, отраженной в морфологии их скелета и в 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 проявлениях 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 астогенеза 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 условий внешней среды на развитие регенеративных и астогенетических процессов.

Научная новизна. Проработана методика изучения группы и терминология описания регенерационных и астогенетических процессов, что в дальнейшем может быть использовано и для других групп ископаемых животных. Введены новые термины и предложены новые подходы к шлифованию и томографии палеонтологического материала путем использования контраста на основе двуокиси церия (CeO_2).

На основании изучения обширной коллекции ругоз из различных местонахождений и возрастных интервалов впервые получены полные и достоверные данные о последовательном преобразовании скелетов при регенерации и астогенезе ругоз. Выделены три типа корневых выростов ругоз (полые и сплошные трубки, скелетно-эпитекальные). По характеру развития скелета после повреждения кораллита было выделено три типа регенерации (компенсаторная регенерация, эпиморфоз, морфаллаксис), впервые предложены модели формирования этих процессов для ругоз. Описаны типы регенеративных почек, возникающие в результате морфаллаксиса (дубликатные, регенеративные, сегментные). Обозначены закономерности последовательного восстановления скелета и преобразования их симметрии. Выявлены факторы, запускающие регенерационные процессы и их значимость в становлении астогенеза ругоз: грунт, внешняя среда, взаимоотношения с другими группами животных, индивидуальные особенности некоторых таксонов.

Полученные данные позволили детально сравнить последовательное строительство почек при колониальном почковании у примитивных колоний ругоз и при регенеративном почковании у одиночных экземпляров и впервые выделить тенденцию перехода от регенерации по типу морфаллаксис к колониальному почкованию у ругоз.

Практическая значимость. Материал работы может быть использован в учебных целях для студентов высших учебных заведений в рамках учебных курсов по направлениям биологии и наук о Земле. Полученные данные по тенденции возникновения псевдоколониальности ругоз могут быть использованы при рассмотрении проблем колониальности других организмов в рамках эволюционной биологии. Новые подходы к методике обработки материала и новая терминология, применяемая при изучении колониальности и регенерации ругоз, могут быть использованы для изучения других групп ископаемых животных.

Основные защищаемые положения.

1. Применение новой методики пропитывания скелетов кораллов двуокисью церия (CeO_2) позволяет значительно повысить их контрастность по отношению к вмещающему и заполняющему полости матриксу при рентгеновском микротомографическом исследовании.

2. 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 (доставивание 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).

3. Изучаемые шлифы и виртуальные срезы показывают, что при морфаллаксисе размеры и строение сегмента материнского кораллита, на котором развивается регенерирующая часть полипа, определяют особенности морфологии и симметрии растущей регенеративной почки. По взаимному расположению плоскостей симметрии почки и материнского кораллита выявлены три типа регенеративных почек: дубликатная (копирует плоскость симметрии материнского кораллита), реверсивная (плоскость симметрии почки перпендикулярна плоскости симметрии материнского кораллита) и сегментная (плоскость симметрии почки параллельна наиболее выраженным септам сохранившегося сегмента материнского кораллита).

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, псевдоколония формируется только из регенерационных почек, развивающихся на месте погибающего материнского полипа.

5. 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.

Публикация и апробация работы. По результатам исследования опубликовано 5 статей (в том числе 3 статьи в журналах, рекомендованных перечнем ВАК) и 7 тезисов докладов. Результаты и основные положения работы докладывались на Тринадцатом Международном симпозиуме по ископаемым кишечнополостным и пориферам (Италия, Модена, 2019), Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2017, 2018, 2019), на годичном собрании секции палеонтологии МОИП и Московского отделения ВПО, кон-

ференциях «Палеострат» (Москва, 2019), конференции «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия» (Москва, 2017).

Структура и объем работы. Работа изложена на 207 страницах машинописного текста и состоит из введения, семи глав и заключения. Работа содержит 106 текстовых рисунков, 4 текстовых таблицы и 35 фототаблиц в приложении. Библиографический список включает 179 источников, из которых 99 на иностранных языках.

Благодарности. Автор благодарит за неоценимую помощь в написании работы своего научного руководителя академика С.В. Рожнова за конструктивную критику, предоставленную литературу, материал и возможности. Автор также благодарит проф. А.С. Алексеева за неоценимую помощь в освоении темы работы и ценные консультации. Автор благодарит А.В. Пахневича за совместно проведенные сеансы томографии, С.В. Багирова за проведенные сеансы фотографирования в фотолаборатории ПИН РАН и помощь в освоении навыка самостоятельного фотографирования палеонтологического материала, Ю.В. Яшунского за предоставленные материалы по Ямскому карьеру, Г.В. Миранцева за предоставленный материал и ценные замечания, Е.А. Жегалло и Р.А. Ракитова за проведенные сеансы на сканирующем электронном микроскопе, А.Г. Власова за консультацию и помощь в изготовлении шлифов и пришлифовок, С.В. Гришина за предоставленный материал, Н.Е. Завьялову за консультацию о специальных методиках изучения ископаемого материала. Отдельную благодарность автор выражает Г.В. Захаренко, О.А. Лебедеву, Е.В. Рожнову, Е.А. Казанцевой и Е.С. Королевой за оказанную поддержку и ценные комментарии.

Автор работы благодарит ООО «ЛАССО» и компанию «LUXI», в частности С.Ю. Казанцева и С.Е. Фатеева за предоставленный доступ к ранее неиспользуемому в палеонтологии оборудованию, полную и обширную консультацию по его использованию, предоставленные образцы полировочных паст, шлифовальных порошков, химических красителей и электролюминофоров, а также за неоценимую техническую помощь в разработке новых методик, используемых в работе.

Исследования поддержаны грантом Российского научного фонда, проект № 19-14-00346 и грантами РФФИ, №№ 19-34-90003, 18-04-01046 А.

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РЕГЕНЕРАЦИИ И КОЛОНИАЛЬНОСТИ РУГОЗ

В настоящей главе кратко изложены основные этапы изучения вопросов регенерации и колониальности у ругоз и других групп кораллов, начиная с классических трудов о кораллах в работе Г.И. Фишера фон Вальдгейма (Fisher de Waldheim, 1837), заканчивая современными исследованиями на эту тему Е. Федоровски (Fedorowski, 1970, 1971, 1978, 1987) и С.В. Рожнова (Рожнов, 1974, 2013; Rozhnov, 2014).

Глава 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДКЛАССА RUGOSA

2.1. Морфология скелета

Детально и подробно описаны основные скелетные элементы ругоз, их характеристики и назначение.

2.2. Экология и образ жизни

Приводится характеристика образа жизни ругоз, их онтогенез, начиная с формирования планулы и ранние стадии после прикрепления к субстрату, тип питания и способы прикрепления к субстрату (от свободнолежащего бентоса до прикрепительных образований). Рассмотрены основные стадии роста кораллитов.

2.3. Систематическое положение

Представлено несколько наиболее распространенных классификаций систематического положения ругоз в филогении беспозвоночных. За основу в работе взята классификация из «*Treatise on Invertebrate Paleontology*», Part F (Hill, 1981):

Тип Coelenterata Frey et Leuckart, 1847: Подтип Cnidaria Hatscher, 1888: Класс Anthozoa Ehrenberg, 1834: Подкласс Rugosa Milne-Edwards et Haime, 1850.

2.4. Палеобиогеография

Ругозы не только являлись одними из ключевых обитателей рифов, но и могут быть использованы как индикаторы определенных морских условий. Большое количество находок ругоз позволило определить зоны их распространения на картах палеогеографических реконструкций и обозначить неглубокие теплые моря.

Глава 3. ОСОБЕННОСТИ ТЕРМИНОЛОГИИ ВОПРОСОВ РЕГЕНЕРАЦИИ И КОЛОНИАЛЬНОСТИ

В целях удобства оперирования терминами автором была проработана проблема терминологии для регенеративных и астогенетических аспектов изучения группы. Были систематизированы и уточнены термины, выделенные ранее: «псевдоколония» и «псевдо-почка» (Fedorowski, 1971, 1978). Предложены новые термины:

Регенеративная почка – почка, образованная в результате морфаллаксиса одиночного кораллита. Является уменьшенной копией материнского кораллита или сегмента, на котором она образована. Регенеративные почки могут быть разделены на несколько основных видов (рис. 1) в соответствии с положением плоскостей их симметрии (проходящих через главную и противоположную септы) относительно таковой у материнского кораллита.

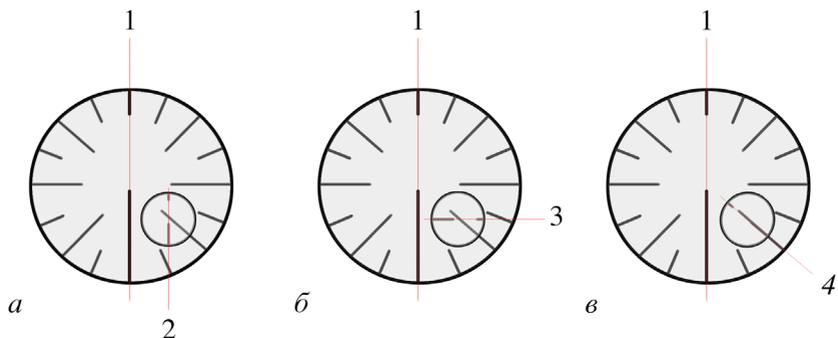


Рис. 1. Поперечные срезы разных типов регенеративных почек: *a* – дубликатная; *б* – реверсивная; *в* – сегментная. Цифрами обозначены плоскости симметрии: 1 – материнского кораллита; 2 – дубликатной регенеративной почки; 3 – реверсивной регенеративной почки; 4 – сегментной регенеративной почки (Казанцева, 2019).

Отличается от колониальной почки, характерной для колониальных ругоз, способом возникновения и дальнейшим развитием: дубликатная (рис. 1,*a*) – почка, плоскость симметрии которой параллельна плоскости материнского кораллита; реверсивная (рис. 1,*б*) – почка, плоскость симметрии которой перпендикулярна таковой у материнского кораллита; сегментная (рис. 1,*в*) – почка, плоскость симметрии которой параллельна наиболее выраженным септам материнского кораллита в сегменте, где она была сформирована. В некоторых случаях встречаются реверсивные сегментные почки, у которых плоскость симметрии перпендикулярна септам, на которых они образованы (Казанцева, 2019).

Для сростков индивидуальных кораллитов выделены следующие термины: сростки конкурирующие (рис. 2,*a*) – сростки, у которых корал-

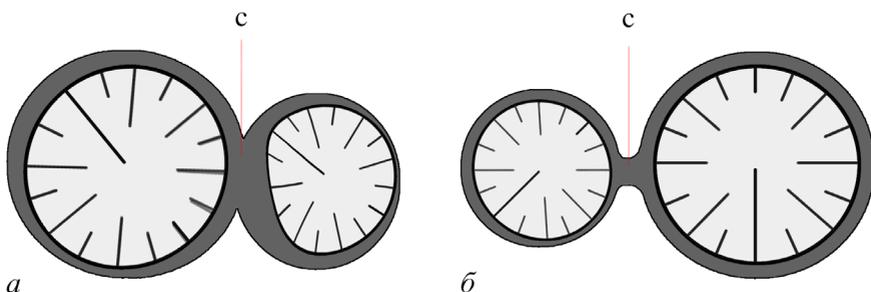


Рис. 2. Поперечные срезы разных типов сростков ругоз: *a* – конкурирующие; *б* – взаимовыгодные; *с* – место срастания эпитеки обоих кораллитов (Казанцева, 2019).

литы имеют расширенную эпитеку в месте соединения, и доминирующий в сростке кораллит содержит правильно развивающийся скелетный аппарат, в то время как у менее развитого кораллита происходит деформация скелетных элементов у зоны разрастания эпитеки. Такие сростки часто возникают в условиях мягкого грунта, где кораллы поселялись на небольших более прочных зернах и вследствие недостатка пространства для расселения конкурировали между собой.

Сростки взаимовыгодные (рис. 2,б), – намеренное разрастание эпитеки нескольких кораллитов с целью прикрепления друг к другу и, следовательно, к увеличению объема агрегата. Такие сростки, возможно, возникали в результате конкуренции с другими группами или для повышения устойчивости нескольких растущих вместе индивидов. Несколько одиночных кораллитов, объединяясь в один агрегат, могли формировать крупные скопления, заполняя пространство между индивидами отростками эпитеки, что внешне напоминает строение истинной колонии. Однако отсутствие соединительной ткани и общей системы обмена между кораллитами в сростке не позволяет считать их колониальными представителями группы (Казанцева, 2019).

Глава 4. МАТЕРИАЛ И МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Материал, используемый в работе, представлен двумя обширными коллекциями: часть коллекции ругоз ордовика и силура Эстонии, предоставленная Таллинским политехническим институтом для изучения и включающая одиночные и колониальные ругозы наряду с псевдоколониальными представителями, и коллекция одиночных ругоз среднего и верхнего карбона (ПИН РАН, № 5598).

4.1. Коллекции из ордовикских отложений

Представлен 9 экземплярами из верхнего ордовика (катийский и хирнантский ярусы) Эстонии из трех региоярусов: Оанду, Вормси, Пиргу. Представлены литологические описания местных толщ для 6 местонахождений.

4.2. Коллекции из силурийских отложений

Представлен 138 экземплярами из силура Эстонии из семи региоярусов: Юуру, Адавере, Яани, Джаагараху, Курессааре, Каугатума, Охессааре. Представлены литологические описания местных толщ для 19 местонахождений.

4.3. Коллекции из каменноугольных отложений

Представлен 208 экземплярами из среднего и верхнего карбона Московской синеклизы. Представлены литологические описания разрезов Воробьевского карьера, Касимовского карьера, Гжельского карьера, заброшенного Ямского карьера.

Глава 5. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ

5.1. Первичная подготовка материала

Первичная подготовка экземпляра для детального изучения формы образца и его внешней стенки, проведения замеров и изучения присутствующих наростов проводилась путем механической или химической препарации. Способ удаления горной породы выбирался в зависимости от химического состава вмещающего материала, степени поврежденности кораллитов, рыхлости. Преимущественно экземпляры очищались путем обработки в ультразвуковой ванне, растворением в растворе уксусной кислоты или путем механической препарации с помощью бормашины Freedom 2006 LK с мотором SR.

5.2. Классические методы

Основной методикой изучения материала было выбрано шлифование. Шлифы делались сериями из нескольких поперечных и как минимум одного продольного, что позволяло отследить крупные фактические изменения строения скелета в онтогенезе. Продольные шлифы изготавливались строго перпендикулярно осевой части скелета коралла по линии наименьшей кривизны (Сошкина, 1952), где нет фоссулы.

5.3. Фотографирование

Имеющиеся в коллекции экземпляры фотографировались в несколько этапов: до обработки и после. Целые экземпляры были сфотографированы с нескольких позиций (общий вид, вид со стороны чашечки, рубцы прикрепления и др.). Часть имеющегося материала была сфотографирована в электронном микроскопе TESCAN в лаборатории электронной микроскопии ПИН РАН.

5.4. Новые подходы к микротомографии

Наиболее благоприятной методикой для получения множественных виртуальных срезов и сохранения целостности экземпляров является рентгеновская микротомография. В целях получения качественных срезов вне зависимости от исходного типа сохранности материала и зависящей от этого рентгеновской контрастности был применен новый подход. Экземпляры подлежали искусственному контрастированию путем пропитки двуокисью церия. В результате сканирования экземпляров с электролюминофором были получены высококонтрастные виртуальные срезы, позволившие выявить детальное расположение всех скелетных элементов и проследить их последовательные изменения. Поскольку данный контраст подбирался с учетом принципов работы рентгеновского томографа, высока вероятность применения пропитки по тому же принципу на любом другом палеонтологическом материале.

Глава 6. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ИЗУЧЕННЫХ РУГОЗ

В работе рассмотрено 14 видов (один из которых установлен автором), относящихся к 13 родам ругоз:

Тип Cnidaria Hatschek, 1888

Класс Anthozoa Ehrenberg, 1834

Подкласс Rugosa Milne Edwards et Haime, 1850

Отряд Stauriida Verrill, 1865

Подотряд Arachnophyllina Zhavoronkova, 1972

Семейство Entelophyllidae Hill, 1940

Род *Entelophyllum* Wedekind, 1927

***Entelophyllum articulatum* (Wahlenberg, 1821)**

28 экземпляров. Силур: пржидольский ярус, региоярус Охессааре, местонахождение Охессааре (2 экз.); шейнвудский ярус, региоярус Яани, местонахождение Ундва (2 экз.); венлокский ярус, региоярус Джаагараху, местонахождение Сепайс (17 экз.); лудфордский ярус, региоярус Курессааре, местонахождение Кингиссепя (7 экз.).

Подотряд Calostylina Prantl, 1957

Семейство Lambelasmataceae Weyer, 1973

Род *Lambelasma* Weyer, 1973

***Lambelasma atavum* (Kaljo, 1958)**

1 экземпляр *L. atavum* и 1 экземпляр *Lambelasma* sp. Ордовик, катийский ярус, региоярус Оанду, местонахождение Харьюмаа.

Подотряд Caniniina Wang, 1950

Семейство Bothrophyllidae Fomichev, 1953

Род *Bothrophyllum* Trautschold, 1879

***Bothrophyllum conicum* Fischer von Waldheim, 1837**

128 экземпляров. Средний карбон, московский ярус, подольский горизонт, улитинская свита, Воробьевский карьер (54 экз.); московский ярус, нижняя подсвита коробчеевской свиты мячковского горизонта, Ямской карьер (32 экз.); верхний карбон, нижняя часть касимовского яруса (воскресенская свита), Касимовский карьер (42 экземпляра).

***Bothrophyllum stuckenbergi* (Kabakovich, 1937)**

8 экземпляров. Средний карбон, московский ярус, подольский горизонт, улитинская свита, Воробьевский карьер.

Род *Gshelia* Stuckenberg, 1888

***Gshelia rouillieri* Stuckenberg, 1888**

4 экземпляра. Верхний карбон, гжелский ярус, кошеровская свита, Гжелский карьер.

Подотряд Columnariina Rominger, 1876

Семейство Acervulariidae Fromentel, 1861

Род *Acervularia* Schweigger, 1819

***Acervularia ananas* (Linnaeus, 1758)**

29 экземпляров. Силур, пржидольский ярус, региоярус Каугатума, местонахождение Вайке-Роотси (7 экз.); венлокский ярус, региоярус Джаагараху, местонахождение Сепайс (12 экз.), лудфордский ярус, региоярус Курессааре, местонахождение Курессааре (10 экз.).

Подотряд Cystiphyllina Nicholson, 1889

Семейство Cystiphyllidae Milne-Edwards and Haime, 1850

Род *Microplasma* Dybowski, 1873

***Microplasma schmidtii* Dybowski, 1874**

30 экземпляров. Силур, лудфордский ярус, региоярус Курессааре, местонахождение Муратси (10 экз.); венлокский ярус, региоярус Джаагараху; местонахождение Вайке-Манни (3 экз.), местонахождение Сепайс (17 экз.).

Семейство Palaeocyclidae Dybowski, 1873

Род *Primitophyllum* Kaljo, 1956

***Primitophyllum primum* Kaljo, 1956**

2 экземпляра. Ордовик, катийский ярус, региоярус Оанду, местонахождение Лехтметсасапа.

Семейство Tryplasmatinae Etheridge, 1907

Род *Tryplasma* Lonsdale, 1845

***Tryplasma loveni* (M.-Edwards and Haime, 1851)**

16 экземпляров. Силур: лудфордский ярус, региоярус Курессааре, местонахождение Карса (9 экз.); пржидольский ярус, региоярус Охессааре, местонахождение Охессааре (7 экз.).

Подотряд Lonsdaleiina Spasskiy, 1974

Семейство Axophyllidae Milne Edwards et Haime, 1860

Род *Axophyllum* Milne Edwards et Haime, 1851

***Axophyllum cavum* Trautschold, 1879**

16 экземпляров. Средний карбон, московский ярус, нижняя подсвита коробчеевской свиты мячковского горизонта, Ямской карьер.

Подотряд Streptelasmatina Wedekind, 1927

Семейство Kodonophyllidae Wedekind, 1927

Род *Kodonophyllum* Wedekind, 1927

***Kodonophyllum truncatum* (Linnaeus, 1758)**

23 экземпляра. Ордовик, катийский ярус, региоярус Ворнси: местонахождение Саксби (1 экз.); местонахождение Паопе (1 экз.); региоярус Пиргу, местонахождение Келласааре (1 экз.); хирнантский ярус, региоярус Поркуни,

местонахождение Поркуни (2 экз.). Силур: лландоверийский ярус, региоярус Адавере, местонахождение Камари (7 экз.) шейнвудский ярус, региоярус Яани, местонахождение Парамая (1 экз.); пржидольский ярус, региоярус Каугатума, местонахождение Вайке-Роотси (10 экз.).

Род *Schlotheimophyllum* Smith, 1945

***Schlotheimophyllum patellatum* (Schlotheim, 1820)**

3 экземпляра. Силур, лландоверийский ярус, региоярус Адавере: местонахождение Кесселайд (1 экз.), местонахождение Кыйнасту (1 экз.); рудданский ярус, региоярус Юуру, местонахождение Сарве (1 экз.).

Семейство Mucophyllidae Soshkina, 1947

Род *Mucophyllum* Etheridge, 1894

***Mucophyllum toomae* sp. nov.**

2 экземпляра. Силур, лудфордский ярус, региоярус Курессааре, местонахождение Ипла.

Семейство Paliphyllidae Soshkina, 1955

Род *Paliphyllum* Soshkina, 1955

***Paliphyllum soshkinae* Zheltonogova, 1958**

12 экземпляров. Силур, рудданский ярус, региоярус Юуру, местонахождение Хиллисте (1 экз.), местонахождение Вахтрепа (1 экз.); венлокский ярус региоярус Джаагараху, местонахождение Хиллисте (3 экз.); пржидольский ярус, региоярус Каугатума, местонахождение Карса (2 экз.); местонахождение Вайке-Роотси (5 экз.).

Глава 7. РЕГЕНЕРАЦИЯ И ВОЗНИКНОВЕНИЕ КОЛОНИАЛЬНОСТИ ПАЛЕОЗОЙСКИХ РУГОЗ

7.1. Становление колониальности в раннем палеозое

Представлен литературный обзор становления колониальности у древнейших групп животных, начиная с эдиакарских организмов (рангеоморфы, фрондоморфы, перовидные петалонамы, водоросли), кембрийских граптолитов, крыложаберных, мшанок, дрейнейших кораллов и др. Подробно рассмотрены типы строительства колоний, показывающие наличие общей тенденции стремления к колониальности и различие механизмов проявления этой тенденции.

7.2. Ложная псевдоколониальность

Под термином «ложная псевдоколониальность» были описаны сложные агрегаты ругоз, возникшие вследствие взаимодействия между собой близко расположенных кораллитов, возникших в результате оседания отдельных планул, сформировавшихся в результате полового размножения. Сростки ругоз изучены у *Lambelasma* sp., *T. loveni*, *M. schmidtii*, *P. soshkinae* и *B. conicum*.

Рассмотрены частные случаи оседания личинок ругоз на особях того же вида – «псевдопочки» (по Fedorowski, 1978) у *K. truncatum*, *M. toomae* sp. nov., *S. patellatum*, *B. conicum*. Описано формирование корневых выростов *A. cavum*.

7.3. Компенсаторная регенерация и эпиморфоз

На имеющихся экземплярах были встречены все три типа доступной ругозам регенерации: эпиморфоз, компенсаторная регенерация и морфаллаксис. Эпиморфоз у ругоз выражен в последовательной дифференцировке скелетных элементов взрослого организма, создании массы недифференцированных скелетных образований и их дальнейшей респецификации. Новые скелетные элементы не формируют новообразований, а лишь достраивают утраченное. По этому принципу у ругоз происходит восстановление поврежденной части скелета, например следов укуса, что было встречено у *A. cavum*. Компенсаторная регенерация проявляется в увеличении числа скелетных элементов, при котором не происходит их дифференциация. Омоложение ругоз может служить примером компенсаторной регенерации, когда после уменьшения размеров кораллита происходит деление скелетных элементов и рост кораллита без их дифференцировки. Омоложение было изучено у *T. loveni*.

7.4. Морфаллаксис и псевдоколонияльность

Морфаллаксис у ругоз проявляется в перестройке скелета при незначительном росте. Скелетные элементы увеличиваются в количестве и дифференцируются, и каждый отдельный фрагмент новообразованных элементов может служить базой для строительства организма меньшего размера. Такой тип регенерации наблюдается у одиночных ругоз при регенеративном почковании (Рожнов, 2013) и был встречен у *M. schmidti*, *P. soshkinae*, *B. conicum* и *G. rouillieri*. При этом фундаментальным базисом морфаллаксиса могут служить частные случаи омоложения и последствия отрицательного влияния возникших факторов внешней среды. Из-за неблагоприятных факторов материнский организм не может сохранить целостность, и старается сохранить ее в отдельных сегментах своего скелета, образуя несколько почек. Развитие некоторых почек останавливается довольно быстро и почки не достигают больших размеров, в то время как другие продолжают развиваться, а в некоторых случаях, при недостатке пространства или плохих условий для роста, в чашках первичных почек (образованных вследствие регенерации материнского кораллита) возникают вторичные почки (образованных вследствие регенерации первичной почки). Данный процесс отличается от более типичного омоложения наличием ранних стадий формирования септально-го аппарата почки, когда при омоложении коралл уменьшается в диаметре, а скелетные элементы не дифференцируются.

Детально изучен механизм формирования регенеративных почек в результате морфаллаксиса ругоз, приводящий к строительству псевдоколоний. Формирование регенеративных почек может происходить тремя пу-

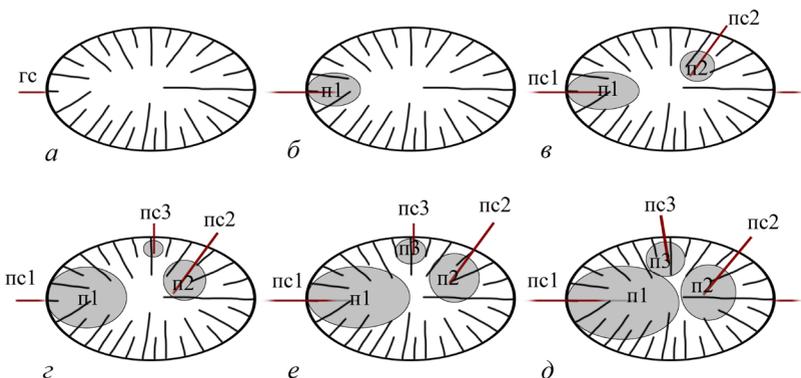


Рис. 3. Последовательное формирование разных типов почек (а-д), где: п1, п2, п3 – почки в порядке их появления; пс1, пс2, пс3 – плоскости симметрии почек; гс – главная септа материнского кораллита.

тиями (рис. 3). Зачаток первой почки возникает на главной септе материнского кораллита (рис. 3,б). Появляющаяся главная септа у новообразованной почки соответствует положению главной септы материнского кораллита, и плоскости симметрии обоих кораллитов совпадают (рис. 3,г-з), с возможным отклонением оси симметрии почки в процессе роста (рис. 3,е-д). В случае, если зачаток почки появляется в другом сегменте кораллита (рис. 3,в), ее основанием становится одна из наиболее выраженных септ, и плоскость симметрии новообразованной почки будет соответствовать направлению этой септы, (рис. 4,з-е), с возможным отклонением по мере роста почки. Третий путь формирования почки показан на рис. 4 на третьей почке. В данном случае, несмотря на наличие нескольких септ материнского кораллита в основании развивающейся почки, сложнообразованная зона слабо дифференцированных скелетных элементов зачатка могла развиваться продолжительное время, в результате чего новообразованные главная и противоположные септы возникают прямо перпендикулярно надстроенным материнским септам.

Для сравнения псевдоколонильности были изучены типичные колонии для имеющихся возрастных интервалов. Детально изучен принцип строительства истинных колоний примитивного типа на примере *Acervularia ananas* (Linnaeus, 1758) и *Entelophyllum articulatum* (Wahlenberg, 1821) из силура Эстонии. Схема строительства такой колонии циклична и представлена в виде нескольких основных этапов. Первый этап – это формирование в протокораллите нескольких почек в разных сегментах (рис. 4,а). Плоскости симметрии протокораллита и его почек изначально параллельны, но при разрастании, из-за ориентирования роста, смещенного к периферии протокораллита, они смещаются (рис. 4,б). Следующим этапом становится возникновение в этих почках дочерних.

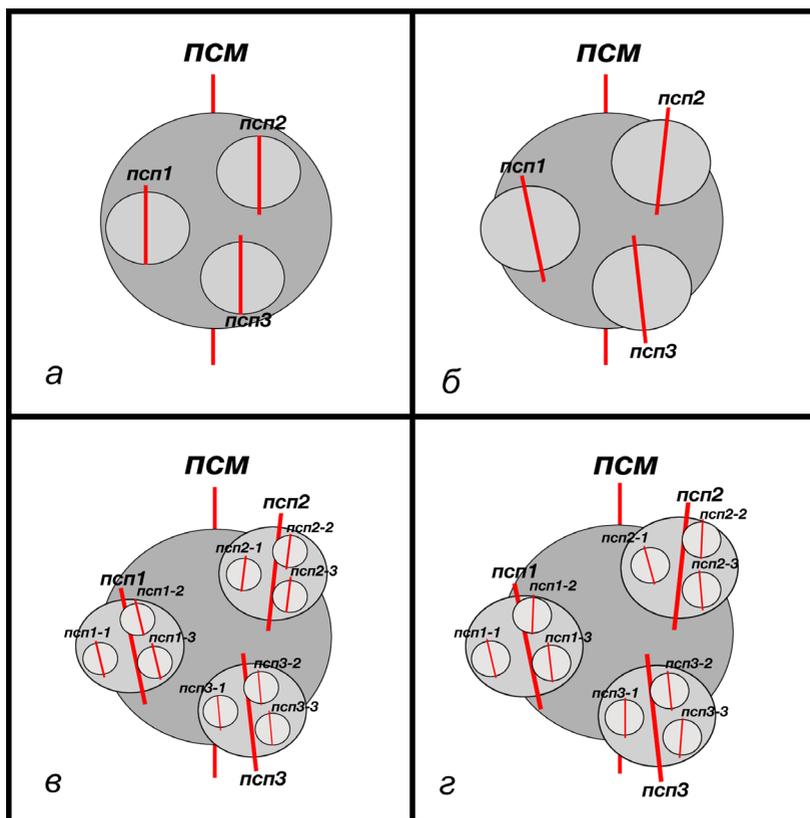


Рис. 4. Последовательные этапы строительства примитивной колонии *Acervularia ananas* и *Eniellophyllum articulatum* из разреза Сепайс (регионарус Джаагараху, силур, венлок, Эстония), где: *а, б* – протокораллит и первые три почки, *б, г* – протокораллит с тремя первыми почками, в каждой из которых образованы еще три.

Красными линиями показаны плоскости симметрии, обозначенные: пс: м – материнского кораллита, 1-2 – первых трех почек, 1-1 – 1-3, 2-1 – 2-3, 3-1 – 3-3 – почек, образованных одной из первичных.

Таким образом, каждая почка может стать материнским кораллитом, и ее новая плоскость симметрии будет параллельна каждой из ее почек (рис. 4,в). Следующим этапом вновь идет смещение плоскостей симметрии последних новообразованных почек (рис. 4,г) в каждом из материнских кораллитов, которые, в свою очередь, могут снова почковаться, передавая свою симметрию дочерним почкам на ранних стадиях. Такое поэтапное почкование может происходить довольно долго до гибели всей колонии и делиться на множество одинаковых циклов.

При таком строении колоний соединительная ткань или эпитекальные перешееки между кораллитами отсутствуют, рост кораллитов автономен. В наблюдаемых колониях, очевидно наблюдается первый кораллит в колонии – протокораллит, дающий начало нескольким почкам, одна или несколько из которых способны к половому размножению. Колониальные почки также многократно почкуются, формируя от одного до пяти-шести зачатков кораллитов в разных секторах, чашечки которых направлены в сторону периферии и намеренно отдалены от срединной зоны материнского кораллита во избежание взаимодействия с другими почками. Материнские кораллиты некоторое время продолжают развитие как соединительная структура, формирующая скелетные элементы почек, но через некоторое полип останавливает развитие и, по сути, остается субстратом для дальнейшего развития колонии.

Более развитые колонии строятся на другом принципе: наличие соединительной ткани между ними (или соединением кораллитов септами или стенками), что увеличивает продолжительность совместного роста кораллитов и способствует передаче питательных веществ через соединительное образование между кораллитами.

7.5. Тенденция перехода от регенерации к колониальности

Колониальные почки, по характеру взаимного расположения, являются сегментными и расположены в противоположных секторах. При сравнении с регенеративными, характер взаимного расположения плоскостей симметрии почек и материнских кораллитов, соответствует дубликатным. Таким образом, генетически заложенный процесс почкования в колонии имеет в основе тот же принцип строения почек, что и регенеративный, но происходит по определенному принципу: почки формируются в противоположных сегментах чашек материнского кораллита, полностью копируя его морфологически. Основная особенность такого почкования заключается в генетически закономерном расположении почек и плоскости их симметрии относительно протокораллита в материнской чашке в отличие от хаотичного распределения регенеративных почек и их плоскостей симметрии.

При регенеративном почковании (рис. 5,а) новообразованные почки из-за хаотичного положения в чашке материнского кораллита вынуждены конкурировать за пространство для роста, в результате чего некоторые из них погибают еще в зачатке, подавленные более развитыми кораллитами. При колониальном почковании (рис. 5,б) взаимной конкуренции удастся избежать из-за системного расположения почек. Таким образом, почкование ругоз в истинной колонии является процессом, берущим начало от регенерации по типу морфаллаксиса, и отличается генетическим закреплением закономерного расположения новообразованных почек.

Основной причиной, приводящей к переходу одиночных форм к колониальности, является действие факторов внешней среды. В первую очередь, это может быть следствием необходимости поселения на небольших грану-

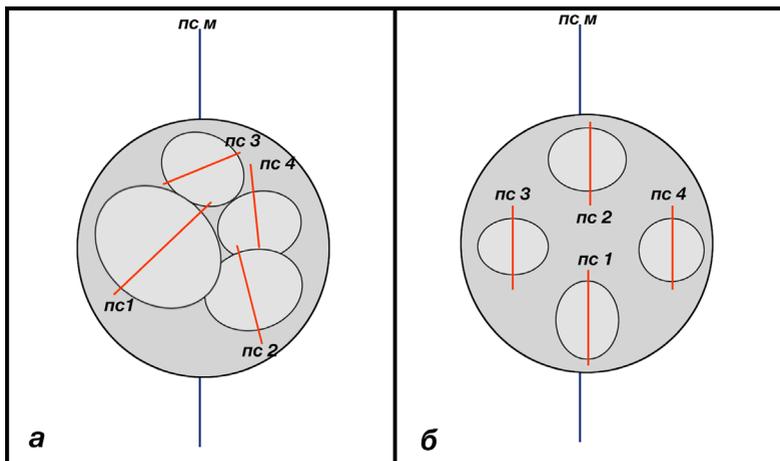


Рис. 5. Схематичное изображение положение почек и плоскостей симметрии при: *а* – регенеративном почковании, *б* – вегетативном. Буквами обозначены: пс м – плоскость симметрии материнского кораллита (отмечена синим), пс 1-4 – плоскости симметрии почек (отмечены красным).

лах более твердого субстрата из-за излишней мягкости грунта, недостаток пространства для расселения с связи с конкуренцией с другими группами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новые подходы к методике обработки материала и новая терминология, применяемая при изучении регенерационных и астогенетических процессов ругоз, позволяют сделать ряд выводов, важных для рассмотрения проблем становления колониальности в рамках эволюционной биологии. Полученные в работе данные позволяют сделать следующие выводы.

Выводы

1. Использование нового подхода к микротомографическому исследованию палеонтологических объектов в сканирующем рентгеновском томографе для повышения контрастности изображений в случае сходства свойств скелета и вмещающего материала путем использования двуокиси церия (CeO_2) позволяет получить ранее неизвестные данные о последовательном преобразовании скелетов для некоторых ругоз, и, вероятно, других групп ископаемых животных.

2., У ругоз существует три типа регенерации, которые определяются следующим образом: эпиморфоз – достраивание поврежденной части кораллита и обособление повреждения внешней стенки с последующим восстановлением типичных для вида скелетных элементов, что характерно для явления

залечивания поврежденной области; компенсаторная регенерация, представляющая собой омоложение, при котором сложные скелетные элементы редуцируются с возвратом на более раннюю стадию и уменьшением диаметра кораллита; морфаллаксис – преобразование на материнском кораллите одной или нескольких регенеративных почек, замещающих материнский полип.

3. Морфаллаксис ругоз, разрастание эпитеки и другие типы регенерации могут быть разделены на две основные категории. Первая категория – увеличение способности к выживанию материнского кораллита, который не способен продолжать развитие в исходном виде и продолжает его путем уменьшения в диаметре, восстановления повреждений (компенсаторная регенерация и эпиморфоз), путем образования почек (морфаллаксис). Вторая категория – увеличение конкурентной способности ругоз по отношению к другим группам, где наблюдается захват пространства для расселения путем увеличения объема. Это также может быть связано с морфаллаксисом, наряду с формированием сростков путем разрастания эпитеки.

4. Образованные путем морфаллаксиса почки разделены на дубликатную или копирующую плоскость симметрии материнского кораллита, реверсивную, у которой плоскость симметрии почки перпендикулярна плоскости симметрии материнского кораллита, сегментную, где плоскость симметрии почки параллельна наиболее выраженным септам сохранившегося сегмента материнского кораллита.

5. Регенеративное почкование ругоз приводит к возникновению псевдоколоний, где псевдоколония – результат регенеративного почкования одиночного коралла, визуально похожий на истинную колонию, но образованный путем морфаллаксиса одиночного кораллита, неспособного к колониальному почкованию. Механизм строительства псевдоколонии начинается с регенерации полипа, у которого скелетные элементы перестраиваются при образовании почек, а материнский полип некоторое время продолжает развитие в качестве соединительной ткани и вскоре погибает. Такие псевдоколонии могут являться промежуточной стадией перехода от одиночного типа существования к истинной колониальности.

Из ключевых отличий псевдоколоний от истинных колоний важно обозначить:

1) Истинные колонии являются результатом колониального почкования. По характеру расположения почки в случае внутриващечного почкования соответствуют сегментным у псевдоколоний, по характеру ориентированности – дубликатным. Псевдоколонии образованы в результате морфаллаксиса материнского кораллита и строение/положение почек может быть любым.

2) Почки, образованные в истинной колонии, не конкурируют между собой, в то время как регенеративные почки зачастую подавляют друг друга при параллельном росте.

3) Истинные колонии стремятся к массивности при интенсивном росте, псевдоколонии зачастую – к сохранению хотя бы одного из кораллитов. Таким образом, в результате регенерации по типу морфаллаксиса одиночного коралла появляются регенеративные почки, которые могут формировать псевдоколонию.

В отличие от истинной колонии, возникающей в результате колониального почкования при растущих совместно материнском кораллите (протокораллите) и новообразованных почках, псевдоколонию формирует только из регенерационных почек, развивающихся на месте погибающего материнского полипа.

6. Помимо псевдоколониальности, у ругоз встречается ложная колониальность, возникающая в результате разрастания эпитеки автономных кораллитов, образованных половым путем. К ложным псевдоколонию относятся сростки кораллитов, соединенные разросшейся эпитекой, и разделенные на две ключевые группы: сростки взаимовыгодные, где каждый из кораллитов находится в выгодном положении; и сростки конкурирующие, где один кораллит подавляет другой, нарушая целостность его скелета. Также к ложным псевдоколонию относятся осевшие личинки ругоз, использующие взрослые кораллиты в качестве субстрата.

7. К другим образованиям, связанным с разрастанием эпитеки, относятся корневые выросты некоторых ругоз, которые также могут являться результатом преобразования регенеративной почки с последующим разрастанием внешней стенки и сохранением ранних стадий почкообразования.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых журналах

1. *Казанцева Е.С.* Псевдоколонии силурийских ругоз *Microplasma schmidti* Dybowski из Эстонии: морфология и происхождение // Палеонтол. журн. – 2021. – № 5. – С. 3–9.

2. *Kazantseva E.S., Rozhnov S.V.* From regeneration to coloniality: multiple buds in the solitary coral *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879 (Rugosa) in the Carboniferous of the Moscow Basin // *Paleontol. J.* 2018. Vol. 52, N 14. P. 1710–1722.

3. *Kazantseva E.S.* Rhizoid Structures of *Axophyllum Cavum* Trautschold, 1879 (Rugosa) in the Middle Carboniferous of the Moscow Basin: Morphology and Origin. *Paleontol. Journ.*, 2020, Vol. 54, № 7. P. 686–697.

Публикации в журналах

1. *Казанцева Е.С.* Регенерация и колониальность палеозойских кораллов ругоз: реконструкция и терминология // Бюллетень МОИП. Серия Геологическая. Т. 94. Вып. 3. 2019. С. 37–45.

Статьи в сборниках и материалах научных мероприятий

1. **Казанцева Е.С., Рожнов С.В.** Массовое появление регенерационных почек у одиночного коралла *Bothrophyllum conicum* trd (Rugosa) в подмосковном карбоне // «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия» Сборник. 2018. С. 103–121.

Тезисы

1. **Казанцева Е.С.** Методика изучения некоторых ископаемых кораллов Rugosa // XIV Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы». Сборник тезисов. 2017. С. 14.

2. **Казанцева Е.С.** Микротомография кораллов ругоз: новые подходы и результаты // Сборник тезисов // Пятнадцатая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов / 2018. С. 17.

3. **Казанцева Е.С.** Морфология примитивных ругоз рода *Lambelasma* Weyer, 1973 из верхнего ордовика Эстонии. Шестнадцатая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы докладов. 2019. С. 13.

4. **Казанцева Е.С.** Псевдоколониальность палеозойских ругоз (Coelenterata) как результат регенерационного почкования. Палеострат 2020. Сборник тезисов. 2020, с. 25.

5. **Казанцева Е.С., Рожнов С.В.** Регенеративные почки у кораллов рода *Bothrophyllum* как начало возникновения колониальности // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия. Сборник тезисов. 2017. С. 24–25.

6. **Миранцев Г.В., Казанцева Е.С., Широков Р.П.** Иголкожие васькинской свиты (средний карбон) Воробьевского карьера (Ржевско-Старицкое Поволжье) / Сборник тезисов // Тез. докл. «Палеострат-2017». М.: ПИН РАН. – 2017. – С. 46–47.

7. **Kazantseva E.S., Rozhnov S.V.** Cystiphyllid rugose coral *Microplasma schmidti* Dybowski, 1874 from the Silurian of Saaremaa (Estonia). Proceedings of the 13th International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera, September 3–6, 2019, Modena, Italy. 2019. P. 30.

Подписано в печать 23 декабря 2021 г. Формат 60x84/16

Бумага офсетная. Печать офсетная.

Тираж 100 экз.

Отпечатано в ИТО ПИН РАН
Москва, Профсоюзная, 123