

## Отзыв

официального оппонента Бочаровой Екатерины Сергеевны  
на диссертационную работу Ивановой Натальи Юрьевны  
по теме «Зарывающиеся актинии инфраотряда *Athenaria* северных морей России: состав  
фауны, систематика и происхождение группы», представленную на соискание ученой  
степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.12. – зоология

Диссертационная работа Н.Ю. Ивановой представляет собой оригинальное законченное исследование фауны, систематики и происхождения группы зарывающихся актиний арктических морей. Актинии инфраотряда *Athenaria* являются важным компонентом сообществ мягких грунтов полярных морей, однако, остаются малоизученными ввиду их недостаточной представленности в гидробиологических пробах и ошибочному отнесению их к другим группам беспозвоночных из-за червеобразной формы тела. Тем не менее, обширная коллекция Зоологического института РАН по фауне как тенарных, так и атенарных актиний северных морей, собранная в ходе отечественных экспедиционных работ последних десятилетий и все еще нуждающаяся в уточнении данных не только о распространении и условий обитания отдельных видов, но и в ревизии таксономического состава, определила цели и задачи рецензируемой работы. В связи с этим, актуальность исследования Н.Ю. Ивановой не вызывает сомнений.

Автор детально изучил и описал не только внешние систематические признаки зарывающихся актиний, такие как деление тела на отделы, различные структуры стенки колюмна, форма и число щупалец, наличие или отсутствие физы, но особенности внутреннего строения отдельных экземпляров. Немаловажную роль в систематике актиний играет количество и расположение пар мезентериев в гастральной полости. Автором также отмечена важность последовательности закладки мезентериев в онтогенезе и степени их развития у взрослого экземпляра для отнесения его к той или иной таксономической группе.

Результаты исследования Н.Ю. Ивановой, лежащие в основе данной диссертационной работы, значительно расширяют предоставление о составе фауны группы *Thenaria* в северных морях России. В этом регионе автором выявлен 21 вид зарывающихся актиний, из которых 3 вида отмечены здесь впервые. Существенный вклад автора как систематика состоит в описании нового рода *Gorgonactis* Ivanova, 2021 (Halcampidae) и нового вида атенарных актиний *Gorgonactis marisalbi* Ivanova, 2021 и уточнении диагнозов нескольких родов и видов. Полученные в работе результаты могут применяться для составления определителей и атласов фауны арктических морей, в курсах лекций по зоологии беспозвоночных, а также в мониторинговых исследованиях по биоразнообразию в связи с возрастающим антропогенным воздействием на эту территорию.

Диссертационная работа Н.Ю. Ивановой состоит из введения, 3-х глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы представлен 282-мя источниками, из них 247 – на иностранных языках. Глава 1 «Обзор литературы» содержит 11 рисунков, глава 3 «Материалы и обсуждение» включает 51 рисунок и 1 таблицу. Общий объем работы с приложением – 221 страница.

Во Введении приведены представления об актуальности исследования, целях и задачах работы, научной новизне, теоретической и практической значимости. Дополнительно в это части изложены формальные разделы из вступительной части Автореферата, такие как положения, выносимые на защиту, сведения о публикациях и личном вкладе автора, апробация результатов исследования, благодарности и др.

Глава 1 «Обзор литературы» состоит из 5 разделов: 1.1. «Морфология и анатомия актиний», 1.2. «Биология актиний», 1.3. «История изучения арктической фауны актиний инфраотряда *Athenaria*», 1.4. «Сложившиеся представления о классификации зарывающихся актиний», 1.5. «Представления о происхождении и эволюции группы *Athenaria*». Существенное внимание в Разделе 1.1 уделено подробному морфологическому и анатомическому строению тенарных и атенарных актиний, как основы для дальнейших систематических построений и выводов. Подчеркивается важность мезентериев как основных внутренних структур, выполняющих опорную, пищеварительную, защитную, репродуктивную и сократительную функции. Детально описана история изучения процесса развития мезентериев у разных видов актиний и опирающиеся на эти исследования перестройки таксономической системы. Автор отмечает также значимость типов и размеров стрекательных клеток (нематоцист) и степени развитости мышечных структур в систематике *Actiniaria*. В Разделе 1.2 описаны имеющиеся в литературе данные о выборе субстрата, локомоции и дифференциации отделов тела полипов, размножении и питании актиний. История изучения арктической фауны тенарных актиний в ходе экспедиционных работ зарубежных и отечественных исследователей подробно изложена в Разделе 1.3. В Разделе 1.4 автор делится умозаключениями о имеющихся мировых представлениях о классификации зарывающихся актиний. Раздел 1.5 посвящен обзору гипотез о происхождении и эволюции актиний группы *Athenaria*, начиная с 19-го века и до сегодняшнего дня. В целом, глава насыщена интересными фактами и детальной информацией, представляя собой всесторонний обзор об установлении современных систематических представлений о группе атенарных актиний.

Глава 2 «Материалы и методы» содержит сведения об оригинальном коллекционном материале, количестве обработанных проб (260 шт.) и определенных экземпляров (429 шт.). Впечатляет не только география и число станций, на которых был собран материал во время

отечественных и международных экспедиций, но и качество и количество подготовленных гистологических срезов (493 шт.) с использованием усовершенствованной методики (Sanamyan et al., 2013). Гистологической методике удалено большое внимание ввиду того, что в данной работе автор строит свои представления о систематическом положении атенарных актиний, в первую очередь, на основе морфологического и анатомического строения тела этих животных.

Глава 3 «Результаты и обсуждение» включает 4 раздела: 3.1. «Фауна *Athenaria* морей российской Арктики», 3.2. «Распространение атенарий в морях российской Арктики и происхождение их фауны», 3.3. Новый подход к классификации актиний инфраотряда *Athenaria*, 3.4. «Ревизия представлений о происхождении и эволюции группы *Athenaria*». Раздел 2.1 посвящен описанию и диагнозам семейств, родов и видов атенарных актиний арктических морей России. Для некоторых семейств предлагается ключ для определения родов и/или видов, что имеет практическую значимость для дальнейшего составления определителя этой группы. Диагнозы семейств, родов и видов даются, в основном по работам Карлгрена (Carlgren, 1921, 1949), ученого, который внес огромный вклад в построении системы актиний, но с уточнениями и изменениями согласно современным достижениям в этой области. В этом видится большое преимущество данной диссертационной работы перед устаревшими определителями фауны арктических морей. Все описания снабжены иллюстрациями внешнего вида объектов исследования и картой распространения данного вида согласно литературным и коллекционным данным, что безусловно является плюсом данной работы. Изображения гистологических срезов присутствуют для многих видов, в диагностике которых автором были сделаны уточнения, либо они были использованы для описания нового рода и вида (см. выше). Раздел 3.2 характеризует ареалы атенарных актиний в морях российской Арктики, на основании которых делается предположение и об их атлантическом происхождении. В разделе 3.3 автор демонстрирует свой взгляд на применение современного молекулярно-генетического подхода для построения классификации актиний, допускающего радикальные изменения в классической системе актиний и варьирование положения некоторых групп, обосновывая необходимость подхода «интегративной систематики», предполагающей сочетание независимых источников информации, таких как морфологические, эмбриологические, экологические и молекулярно-генетические данные. Ценность такого подхода при изучении актиний в том, чтобы обеспечить более точное видовое определение материала, что могло бы позволить усовершенствованию классификации отряда *Actiniaria* и разрешить в нем ситуацию с разнородными полифилетическими группами. Итогом обсуждения разных подходов является Раздел 3.4, в котором Н.Ю. Иванова проводит ревизию представлений о

происхождении и эволюции группы зарывающихся актиний, приводя убедительные доказательства о близости атенарий с некоторыми семействами тенарных актиний. Однако, некоторые семейства зарывающихся актиний остаются малоизученными, чтобы сделать окончательный вывод об их полифилетическом происхождении.

В Заключении автор диссертационной работы суммирует полученные морфо-анатомические данные и литературные факты для объяснения полифилетического происхождения атенарных актиний. Анализ показывает, что определенные атенарные группы тесно связаны с некоторыми семействами тенарий, для которых также характерны удлиненная форма тела, наличие кутикулы, наличие и структура маргинального сфинктера, деление мезентериев на макро- и микрокнемы, сильное развитие мезентериальной мускулатуры, аконтии и роющий образ жизни. Автором высказывается обоснованное мнение, что подход Карлгрена для разделения актиний на *Thenaria* и *Athenaria* на основе наличия или отсутствия базилярных мускулов имеет ряд ограничений и требует пересмотра.

Далее следует глава «Выводы», которая отражают все основные результаты диссертационной работы Н.Ю. Ивановой и в полной степени их резюмирует.

Имеется ряд небольших замечаний к работе, касающихся следующих разделов:

- 1) Во Введении и далее в Главе 1 и 3 приводится обсуждение работ Родригес с соавторами (Daly et al., 2008; Rodriguez et al., 2012, 2014; Xiao et al., 2019; Quattrini et al., 2020; McFadden et al., 2021) о сложностях применения молекулярно-генетических маркеров для построения адекватной классификации актиний. Тем не менее, нет причин отрицать большие успехи в построении филогении более крупных таксонов животных, в частности выявивших, что *Cnidaria*, к которым относятся актинии, – сестринская группа по отношению к *Bilateria*, и что *Scleractinia* – самая древняя группа из всех *Cnidaria*. По моему опыту, данные молекулярной генетики требуют тщательной подготовки последовательностей и применения адекватного статистического и биоинформатического анализа. Последовательность гена COI, действительно, практически не используется для построения филогении актиний из-за того, что у многих видов не удается ее получить стандартным методом секвенирования по Сэнгеру. Вместо этого используют филогенетии на основе 5 последовательностей генов - 3 из которых митохондриальные (12S pPHK, 16S pPHK и COIII) и 2 ядерных (18S и 28S pPHK). Сочетание этих сиквенсов, а также правильное применение методов биоинформатики и статистики, в целом, дают похожие картины родства видов как при применении Баесового анализа, так метода максимального правдоподобия (см. Sanamyan et al., 2021). С другой стороны, более современные методы секвенирования дают возможность строить филогенетические деревья на основе полных геномов и митогеномов. Одна из таких работ (Xiao et al., 2019) на основе митохондриальных геномов актиний была

раскритикованы автором диссертационной работы из-за, якобы, промежуточного положения *Relicanthus daphneae*, вида с неясным систематическим положением при построении филогении на основе последовательностей пяти вышеупомянутых генов. Однако, на рисунке 1 (Fig. 1, Xiao et al., 2019) вид *R. daphneae* занимает не промежуточное значение между Actiniaria, Antipatharia и Scleractinia, а формирует одну кладу с другими Actiniaria. Именно поэтому принято решение все-таки относить их к Actiniaria, в том числе и по морфологическим признакам. Также в ответ на предложение со стр. 178.: «Такое варьирующее положение таксонов в работах разных специалистов заставляет меня пока с осторожностью относиться к радикальным изменениям системы актиний, осуществленными в ходе проведения молекулярно-генетических исследований» хочется заметить, что эта работа под руководством одних и тех же специалистов, а первую очередь Родригес, и, в целом, это нормально, что они исправляют ошибки и пересматривают свои представления о филогении.

2) В Главе 1 при описании различных структур стенки тела актиний часто упоминается фраза «три слоя стенки колюмна». Учитывая, что актинии относятся к 2-слойным животным, а мезоглэя у них служит неклеточным матриксом между 2-мя клеточными слоями – эктодермой и эндодермой, на мой взгляд, употребление этого фразы не совсем корректно.

3) В Главе 1 на стр. 25 фраза «Актинии надсемейства Metridoioidea (инфраотряд Thenaria) и атенарных семейств...», по-видимому, предполагает использовать Metridoioidea по Rodríguez et al., 2014, который не соответствуют Thenaria Карлгрена (в метридиоидах нет эндомиарий и актиностолид), а аконтиарные семейства атенарий все входят в Metridoioidea. Кроме того, в Metridoioidea много неаконтиарных семейств, поэтому предложение выглядит не совсем корректным.

4) В Главе 1 на стр. 41 к описанию возникает вопрос: если прикрепление к субстрату у тенарных актиний происходит, в основном, за счет клейкого секрета, а не присасывания, то как тогда происходит «отклеивание» от субстрата при локомоции актиний? Если только за счет мышечных движений, то подошва может порваться. Из текста нет понимания, какую конкретно роль играют микровилли эктодермы будучи посредниками.

5) В Главе 1 на стр. 47 фраза «Бесполое размножения у актиний представлено продольным делением и более редким поперечным делением» не соответствует литературным данным. Еще Иванова-Казас (1975) выделяла также лацерацию и автотомию шупалец помимо перечисленных 2 способов бесполого размножения. Кроме того, к бесполому размножению актиний можно отнести апомиктический партеногенез, описываемый у тенарных актиний (Bocharova, Kozevich, 2011; Bocharova, 2015).

Далее есть некоторые мелкие комментарии постранично и пожелания к рисункам и таблицам:

1) Стр. 49. *Cnidopus japonicus* – младший синоним валидного названия вида – *Epiactis japonica* (Vertill, 1869) (Fautin, Chia, 2011; WoRMS). Стр. 52. Ошибка в датах: «...в конце сентября 1978 года “Вега”» – должен быть 1878 г., «...во второй половине июля 1979 года» - 1879 г. Стр. 134. Ошибка в цифре: «0,25 см» – самый крупный, «0,3 см» – самый маленький. Наверное, имелось ввиду 2,5 см, а не 0,25 см. Стр. 161. «Пар мезентериев 6 + 6 + 12, последний цикл более или менее совершенный» – дальше в описании здесь и у Карлгрена говорится, что только первый цикл совершенный, а не последний. Стр. 171. «*Oceanactis rhodactylus* Moseley, 1877, *Oceanactis diomedae* (McMurtry, 1893), *Oceanactis bursifera* (Riemann-Zürneck, 2000), из которых первые два, вероятно, должны быть сведены в синонимы после подробного изучения их морфо-анатомических признаков (Sanamyan, 2003)» – нет, там говорилось о сведении северо-тихоокеанского *O. diomedae* и арктического *O. bursifera*. Стр. 175. «*Edwardsia arctica*, зарегистрированная по двум экземплярам в Японском море (см. Carlgren, 1940)» – в статье Sanamyan, Sanamyan, 2012 указывается, что это другой вид – *Edwardsia sojabio* sp. n. Стр. 178. «*Relicanthus daphneae* снова был исключен из состава Actiniaria и помещен в кладу, сестринскую этому отряду» - он был не исключен и помещен, а образовал сестринскую кладу в результате филогенетического анализа. Стр. 219. Ловчие щупальца также отмечены у *Aulactinia stella* (см. Санамян, Санамян, 2009: 163 и др.). Стр. 221. *Tealia* sp. – невалидное название. Вероятно, это какой-то вид рода *Urticina*.

2) Рисунок 1.1.2.1. У тенарных актиний, одна из которых изображена на рисунке, гонады находятся в средней части мезентерия до того, как он переходит в мезентериальную нить. Изображенное расположение гонад на рисунках В и Г практически в педальном диске выглядит сомнительным. Рисунок 3.1.1.4. А, Б. Хорошо бы добавить обозначения отделов тела, которые описываются в тексте.

3) Таблица 3.2.1 – это не таблица, а рисунок, и для Чукотского моря нарисован столбик на 5 видов, а подписано 4.

Также имеется ряд общих незначительных замечаний:

1) Нумерация рисунков с номерами глав, разделов и подразделов выглядит слишком громоздкой, удобнее была бы либо сквозная нумерация, либо только с номером главы (например, 3.1, 3.2 и т.д.).

2) На рисунках с картами распространения видов белые кружки, обозначающие места обитания по литературным данным, плохо видны. Их лучше было бы сделать более контрастными.

3) На некоторых рисунках обозначения русскими буквами, а на других - английскими. Есть пожелание, чтобы в одной работе рисунки были сделаны единообразно.

Эти замечания, а также единичные случаи опечаток в тексте диссертационной работы ни коей мере не умаляют ее научной ценности. Сделанные выводы в целом соответствуют полученным результатам. Содержание автореферата адекватно отражает содержание диссертационной работы.

Автором внесен весомый вклад в систематизацию коллекции зарывающихся актиний Зоологического института РАН и мировую классификацию с описанием нового рода и вида, а также уточнения диагнозов нескольких таксонов. Результаты исследования были представлены на ряде всероссийских конференций. По теме диссертации опубликовано 8 работ, из них 4 – статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ. Основные положения, выносимые на защиту, отражают главные достижения этого исследования. Работа соответствует требованиям пп. 9-14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства РФ № 842 от 24.09.2013 г., и ее автор Иванова Наталья Юрьевна безусловно заслуживает присуждения ей искомой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.12. – зоология.

Бочарова Екатерина Сергеевна - старший научный сотрудник ФГБУН Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (ИБР РАН), кандидат биологических наук (специальности 1.5.12. – зоология, 1.5.7. – генетика).

Адрес организации: 119334, Россия, г. Москва, ул. Вавилова, д. 26. ИБР РАН.

Телефон: (499) 135-33-22.

Адрес электронной почты: bocharova.ekaterina@gmail.com.

08.04.2022 г.

Бочарова Екатерина Сергеевна

«Подпись Е.С. Бочаровой удостоверяю»

Ученый секретарь ИБР РАН,

кандидат биологических наук, доцент



Хабарова Марина Юрьевна

08.04.2022 г.