

ОТЗЫВ

официального оппонента на кандидатскую диссертацию Крупенко Дарьи Юрьевны
«Морфо-функциональные особенности строения мышечной системы трематод»,
защищаемую по специальности 03.02.04 – зоология

Морфологические исследования мускулатуры трематод, в том числе выполненные с использованием методов конфокальной лазерной микроскопии, довольно малочисленны, а отдельные литературные данные малоинформативны или содержат очевидные неточности. Между тем, информация о строении мышечного аппарата важна не только в сравнительно-морфологическом аспекте, но и при выполнении морфо-функционального анализа той или иной стадии сложного жизненного цикла трематод. Знание о пространственной организации мышечных волокон позволяет глубже понять многие особенности биологии и поведения этих паразитов. Сказанное выше убеждает в несомненной актуальности предпринятого Д.Ю. Крупенко подробного исследования мышечной системы у широкого круга видов трематод.

Рецензируемая диссертация имеет классическую структуру и состоит из введения, четырёх глав, включая «Обзор литературы», «Материал и методы», «Результаты» и «Обсуждение», а также выводов, заключения, списка литературы и 19 приложений. Текст диссертации содержит 4 таблицы, в приложения вынесены 116 рисунков. Список литературы включает 114 источников, из них 73 на иностранных языках. Основное содержание работы изложено на 142 страницах, ее общий объем вместе со списком литературы и приложениями составляет 337 страниц.

В разделе «Введение» автор обосновывает актуальность работы, четко формулирует цель и задачи исследования, аргументирует его научную новизну, теоретическую и практическую значимость, формулирует основные положения, выносимые на защиту.

В главе «Обзор литературы» приводятся накопленные к настоящему времени сведения об организации мышечной системы плоских червей, основное внимание уделено трематодам. Автором обобщены довольно разрозненные и зачастую фрагментарные данные о строении соматической мускулатуры, органов прикрепления и мускулатуры внутренних органов трематод, а также о преобразованиях мускулатуры в ходе онтогенеза их гермафродитного поколения. В целом можно констатировать, что диссертант владеет основным объемом имеющейся информации по затрагиваемой проблематике. Вместе с тем, в литературном обзоре имеются и некоторые пробелы. Так, например, из поля зрения

автора выпали исследование Булантовой с соавторами (Bulantova et al. 2011; *Micron* 42: 47–54) и работа Иоффе и Чубрик (Иоффе и Чубрик 1988; *Паразитология* 22: 297–303), имеющие непосредственное отношение к теме диссертационной работы.

Вторая глава диссертации посвящена описанию материала и методов исследований. К ней прилагаются карты районов сбора материала и таблица с подробным перечнем изученных объектов. Для каждого из 19 исследованных видов приводится краткая характеристика жизненного цикла, что существенно облегчает восприятие информации, изложенной в последующих разделах. Выбранный автором метод исследования – техника конфокальной лазерной микроскопии – современен и адекватен поставленным задачам. Несмотря на лаконичную форму изложения, раздел «Материал и методы» содержит все необходимые сведения и полностью отражает объем и характер выполненной работы.

Главное содержание диссертации составляют результаты собственных исследований автора с прилагающимся к ним обширным иллюстративным материалом (17 приложений). Глава «Результаты» начинается небольшим подразделом, в котором с подробными пояснениями представлена терминология, использованная и во многом разработанная самим диссертантом. Далее приводятся описания строения мышечного аппарата у рассматриваемых стадий жизненного цикла отобранных автором видов дигеней. В общей сложности, мышечная система описана у церкарий 12 видов, метацеркарий 6 видов и марит 3 видов трематод. У *Diplodiscus subclavatus* и *Cryptocotyle lingua* описана мускулатура разных стадий онтогенеза гермафродитного поколения, а именно, церкарий и марит. Важно отметить, что из 19 изученных видов 15 исследованы впервые, а у 4-х видов мускулатура переописана на качественно новом уровне.

Все описания строения мускулатуры выполнены автором чрезвычайно детально, они затрагивают не только пространственную организацию мышц кожно-мышечного мешка и паренхимы, но и мышечный аппарат органов прикрепления, пищеварительной, репродуктивной и экскреторной систем. В составе кожно-мышечного мешка у большинства рассмотренных форм впервые выявлены антериолатеральные, ацетабулорадиальные мышцы и разные типы U-образных систем мышечных волокон. Также впервые показана дифференцировка продольных и диагональных мышечных волокон в разных частях туловища у большинства изученных объектов, в частности, выделены вентролатеральные продольные мышечные ленты. Для вторично недифференцированного на преацетабулярный и постацетабулярный отделы туловища *Diplodiscus subclavatus* впервые показаны различия в паттерне организации наружного

и внутреннего слоёв продольных мышечных волокон. Прослежены особенности расположения дорсо-вентральных мышц у разных видов, продемонстрировано большое разнообразие дополнительной паренхимной мускулатуры. В составе присосок обнаружено сравнительно большое количество групп мышечных волокон, в том числе ранее не описанных, убедительно показан билатерально симметричный паттерн их расположения. Впервые дана подробная характеристика мускулатуры пяти разных типов строения переднего органа церкарий. Подробно прослежена дифференцировка продольной мускулатуры хвоста свободно плавающих личинок; у плагиорхидных трематод впервые выявлены дорсальные и вентральные субмедианные мышечные пучки.

Все приводимые материалы очень хорошо проиллюстрированы 382 фотографиями и 122 схемами. И те и другие выполнены на высоком профессиональном уровне и не оставляют сомнений в авторских трактовках, касающихся мускулатуры. Вместе с тем, в ряде случаев автор включает в описания структуры, которые не идентифицируются использованным методом исследования. Это относится к плавательным мембранам хвоста церкарий *Cryptocotyle lingua* и к базальной пластинке тегумента в районе воротничка церкарий *Himasthla elongata*. Указанное автором расположение этих структур вызывает сомнение, поскольку не согласуется с ранее опубликованными данными электронно-микроскопических исследований тех же видов или родственных форм (Rees 1975; Fujino et al. 1994). Для уточнения отмеченных выше деталей строения необходимы дополнительные исследования.

В главе «Обсуждение» диссертант обобщает и анализирует собственные результаты и немногочисленные литературные данные по анатомическому строению кожно-мышечного мешка, паренхимных мышц, органов прикрепления, мышечного аппарата пищеварительной, половой и экскреторной систем и мускулатуры хвоста церкарий. По характеру организации соматической мускулатуры объектов, использованных в диссертационной работе, автор выделяет пять морфо-функциональных типов, которые соотносятся с конструктивными особенностями туловища, в частности с наличием или отсутствием брюшной присоски и ее расположением. Плезиоморфный тип организации, по вполне обоснованному мнению диссертанта, свойственен трематодам, туловище которых первично дифференцировано на пре- и постацетабулярный отделы. Для этого типа характерны: 1) наличие ацетабулорадиальных мышц и групп мышечных волокон (вентролатеральные продольные мышечные ленты, антериолатеральные мышечные волокна, U-образные системы мышечных волокон), ограничивающих вентральную впадину в

преацетабулярной области, 2) хорошо развитая дорсо-вентральная мускулатура, а также 3) разнообразие дополнительных паренхимных мышечных пучков. Для дополнительной паренхимной мускулатуры автором разработана более подробная, чем в предыдущих работах, классификация и определены гомологичные мышечные пучки у изученных видов. Также предложена трактовка функциональной нагрузки для большинства дополнительных паренхимных мышц. Особый интерес, с точки зрения функциональной морфологии, представляет проведенный анализ особенностей расположения дорсо-вентральных мышечных волокон и мышечных элементов кожно-мышечного мешка, сопровождающих формирование вентральной впадины.

Итогом подробного сравнительно-морфологического исследования присосок церкарий, метацеркарий и марит явился коренной пересмотр ранее существовавших представлений об их организации как о довольно просто устроенных радиально симметричных органах. Особенно большое разнообразие групп мышечных волокон отмечено диссертантом в ротовых присосках некоторых видов трематод. Предполагается, что набор приповерхностных мышечных слоёв в ротовых присосках церкарий *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* является наиболее полным и близким к архетипу. Охарактеризовано несколько вариантов преобразования ротовой присоски в передний орган церкарий. На примере этих модификаций наглядно показано, что при изменении функции мышечного органа могут возникать существенные изменения в организации его мускулатуры.

На основе анализа собственных и литературных данных сформулированы представления о плезиоморфных признаках в строении мускулатуры хвоста церкарий. Сделана попытка связать морфологические особенности с характером движения хвоста, убедительно показана высокая степень автономности его мышечного аппарата.

Сопоставляя строение мышечной системы церкарий и марит у *Diplodiscus subclavatus* и *Cryptocotyle lingua*, автор делает выводы о характере преобразований мускулатуры в ходе онтогенеза гермафродитного поколения этих трематод. Необходимо отметить, что подобный подход к изучению чрезвычайно сложного развития трематод имеет существенные недостатки. Для понимания морфогенетических механизмов необходимо исследовать не только начальную и конечную стадии развития на изучаемом отрезке онтогенеза, но и промежуточные этапы развития. Данное замечание в основном относится к трактовке данных по виду *Cryptocotyle lingua*, у которого «морфогенетическая дистанция» между церкарией и маритой достаточно велика.

Признаки строения мышечной системы гермафродитного поколения трематод

также рассмотрены с точки зрения их таксономической значимости. В результате анализа имеющегося материала автору удалось определить ряд морфологических черт, характерных для крупных таксонов трематод, не отмеченных в предыдущих исследованиях.

Диссертационную работу завершают выводы и заключение, логично вытекающие из содержания исследования. Необходимо отметить, что вся диссертация написана грамотным лаконичным языком; вся аргументация, предположения и выводы сформулированы четко и корректно. Опечатки и небольшие стилистические погрешности встречаются в тексте, но их не много.

Резюмируя сказанное, можно заключить, что диссертация Д.Ю. Крупенко базируется на обширном фактическом материале и представляет собой законченное фундаментальное научное исследование в области морфологии плоских червей, обладающее высокой степенью новизны. Результаты работы позволяют по-новому оценить разнообразие организации мускулатуры у гермафродитного поколения трематод и дают представление о базовом типе строения мышечной системы у исследуемой группы паразитических плоских червей.

Материалы исследования представляют несомненный интерес для широкого круга зоологов, паразитологов и эволюционистов и могут быть использованы в университетских курсах зоологии и паразитологии. Сделанные нами небольшие замечания не умаляют достоинств и не снижают высокой оценки представленной работы. Автореферат и 6 публикаций автора отражают содержание диссертации. Диссертация соответствует пунктам 9-14 «Положения о порядке присуждения учёных степеней» ВАК РФ, утвержденного постановлением № 842 Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. Не вызывает сомнений, что соискатель Дарья Юрьевна Крупенко заслуживает присуждения степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология.

Старший научный сотрудник
лаборатории паразитических червей
ФГБУН Зоологического института РАН,
кандидат биологических наук



И.М. Подвязная