

ОТЗЫВ

официального оппонента

доктора биологических наук Темеревой Елены Николаевны

на диссертацию Шунькиной Ксении Вячеславовны «Сравнительная нейроморфология трех видов пресноводных мшанок *Cristatella mucedo*, *Plumatella repens* и *Fredericella sultana* (Bryozoa, Phylactolaemata)», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальностям: 03.02.04 – зоология и 03.03.04 – клеточная биология, цитология, гистология.

Строение нервной системы традиционно используется в зоологии при филогенетическом анализе для определения родства крупных групп. Мшанки – отдельный тип беспозвоночных животных, положение которого на филогенетическом древе билатерально-симметричных животных до сих пор остается предметом острых дискуссий. За последние два десятилетия мшанки несколько раз оказывались оторванными от группы лофофорных животных, с которыми их традиционно объединяют, основываясь на особенностях морфологического строения и развития. В то же время данные последних лет уверенно свидетельствуют в пользу восстановления монофилии лофофорат в их традиционном понимании, как группы надтипового ранга, включающей 3 типа беспозвоночных животных: форониды, брахиоподы, мшанки. Внутри типа мшанки демонстрируют довольно широкие вариации анатомической организации. Согласно традиционным представлениям пресноводные мшанки – наиболее примитивная группа, сохранившая некоторые плезиоморфные черты строения. Однако, эти представления противоречат современным данным молекулярной филогении. Таким образом, в настоящее время мшанки остаются группой с неустановленным филогенетическим положением и неясной таксономией. Получение новых морфологических данных, особенно данных по организации нервной системы мшанок, вовлечение которых в сравнительный анализ поможет решить проблему построения естественной системы животного царства, является задачей чрезвычайно важной и перспективной. В свете этого актуальность предложенной работы не вызывает сомнений.

Работа построена по классической схеме и состоит из введения, литературного обзора, описания материала и методов, результатов, обсуждения результатов, заключения, выводов и списка литературы.

Во введении дано обоснование актуальности исследования и сформулированы цели и задачи. Обзор литературы очень подробный, содержит описание результатов, полученных за почти двухвековую историю изучения нервной системы мшанок. Глава материал и методы дает полное представление об объектах и методах, использованных в работе. Здесь необходимо сделать небольшое замечание об использовании автором латинских названий видов. При первом упоминании в тексте название вида пишется полностью с фамилией автора и годом описания. При последующих упоминаниях можно

использовать сокращенное название вида. Еще одно небольшое замечание к этой главе касается описания гистологических методов исследования. Во-первых, не очень понятно, для чего этот метод использовался и какие данные с его помощью удалось получить. Во-вторых, осталось неясным, зачем были сделаны такие толстые гистологические срезы: 50-70 мкм.

Результаты описаны в нескольких главах, разбитых по тематическим рубрикам. Описание результатов начинается со знакомства с общей морфологией изученных видов. Это описание чрезвычайно полезно для общего понимания строения животных и взаимного расположения различных частей тела и органов. Недостатком этой небольшой главы является отсутствие фотографий отдельных зооидов и колоний разных исследованных видов. Такие фотографии, сделанные на живом или фиксированном материале, были бы весьма уместны в работе и позволили бы читателю лучше понять текст. В главе 4 «Строение нервной системы пресноводных мшанок *C. mucedo*, *P. repens* и *F. sultana*» дано описание общей организации нервной системы трех изученных видов. Строго говоря, остальные главы результатов тоже касаются именно строения нервной системы этих видов и поэтому название главы 4 не совсем удачное. Глава 4 дает представление об общей организации нервных элементов в теле мшанок. Следующие две главы посвящены распределению серотонинэргических и FMRFамидэргических элементов в нервной системе трех изученных видов. Катехоламинэргические элементы были выявлены только в нервной системе *C. mucedo*, что описано в предпоследней главе результатов. Последняя глава результатов посвящена описанию ультратонкого строения щупалец только 1 вида мшанок – *C. mucedo*. В целом раздел результаты богато иллюстрирован как схемами, так и фотографиями Z-проекций. Все иллюстрации очень информативны и в большинстве своем имеют очень высокое качество. Однако стиль представления иллюстраций оставляет желать лучшего. В подписях к рисункам нет никаких указаний на то, как ориентирован объект. Более того, на одном рисунке, изображающем сходные участки нервной системы у разных видов мшанок, объекты могут быть ориентированы диаметрально противоположно, что затрудняет понимание описания. Оформление рисунков из рук вон плохое и не унифицировано. На большинстве рисунков нет никаких обозначений частей рисунка, однако они, как правило, обозначены в подписях (см. рис. 11, 20, 22-25, 28, 30). Масштабная линейка каждый раз находится в разных местах, а ее значение дается либо на рисунке, либо вовсе отсутствует (рис. 37). Для некоторых рисунков, состоящих из нескольких частей, описание частей в подписях отсутствует. Такой небрежный подход к оформлению рисунков затрудняет понимание полученных данных. Отмечу, однако, что эти замечания касаются исключительно технической стороны дела, тогда как фактическая сторона достойна самых высоких похвал. Представленные результаты позволяют оценить тот большой объем материала и проведенных экспериментов, который был обработан автором работы. Качество полученных результатов свидетельствует о чрезвычайном профессионализме и высокой квалификации автора работы.

В разделе обсуждение содержится сравнительный анализ полученных собственных результатов и имеющихся литературных данных. В работе последовательно сравниваются те элементы нервной системы, описание которых дано в разделе результаты. В целом обсуждение вполне корректно и автор очень умело использует собственные данные. Однако анализ страдает некоторой однобокостью, которая, в том числе, является следствием отсутствия у автора собственных ультраструктурных данных по организации главных нервных элементов. Тем не менее, эти данные отчасти можно найти в литературе. Они дают возможность соотнести ультраструктурные особенности строения, например, церебрального ганглия, и его цитохимические особенности: попробовать сравнить типы перикариев и типы нервных волокон, основываясь на их расположении в церебральном ганглии ит.д. Сравнительный анализ организации нервной системы мшанок и других лофофорных животных, увы, так же страдает неполнотой. Конечно, результатов и по форонидам, и по брахиоподам очень не много, но то, что есть, описано в работе очень скупо. Так, наличие и у мшанок, и у форонид, «комиссурального мозга», т.е. ганглия в котором две группы перикариев соединены одним тяжом нервных волокон – комиссурой, достойно большего внимания, чем это уделено в работе. Кроме того, сравнение изобилует некоторыми неточностями. Так, для форонид отмечено, что их церебральный ганглий является лишь утолщением перорального нервного кольца. На деле это не так, и церебральный ганглий форонид является продолжением нервного кольца щупалец, а вовсе не перорального кольца. Для некоторых форонид описано заглубление нервных трактов и их переход к субэпидермальному положению (Мамкаев, 1962). Эта тенденция, выраженная у форонид, ярко воплощается у мшанок, церебральный ганглий которых – суть ввернутый внутрь эпидермис, содержащий нервные клетки. Иннервация щупалец форонид хорошо изучена на ультраструктурном уровне (Pardos et al., 1991, 1993; Fernandez, 1996; Темерева, Малахов, 2009), однако эти работы в диссертации не процитированы и эти данные не используются в обсуждении.

В целом обсуждение сосредоточено на сравнении организации нервной системы морских и пресноводных мшанок. Это правильный, на мой взгляд, акцент, позволяющий понять эволюцию плана строения и плана организации лофофора внутри типа Bryozoa. Действительно, диссертант уделяет очень много внимания проблеме становления организации лофофора у мшанок и приходит к вполне обоснованному выводу о вторичной редукции крупного подковообразного лофофора типичных покрыторотых мшанок. Сравнительный анализ представлен в виде нескольких схем, иллюстрирующих как основные типы организации лофофора и нервной системы, так и некоторые особенности распределения нейромедиаторов в центральной нервной системе покрыторотых мшанок. Эти иллюстрации, несомненно, очень полезные, для наглядной демонстрации идей автора, оставляют желать лучшего. Во-первых, картинки по-разному ориентированы (рис. 55 и 54): на одном рот расположен снизу рисунка, на другом – сверху. Это затрудняет понимание материала. Во-вторых, крупный подковообразный лофофор *Cristatella mucedo* и *Plumatella repens* нарисованы просто неправильно. И хотя

автор пишет, что щупальца с одной из сторон лофофора удалены, но это просто противоречит принятым схемам изображения билатерально-симметричных животных, у которых можно нарисовать одну сторону и не прорисовывать другую, но одна сторона должна быть изображена в точном соответствии с действительностью.

Выводы вполне соответствуют полученным результатам, однако, к ним имеются некоторые нарекания. Так, не очень понятен смысл вывода №1: подчеркивается ли здесь существование у мшанок лишь одного ганглия (что свойственно и форонидам, и некоторым брахиоподам), или наличие полости в ганглии, или же билатеральная симметрия ганглия (которая, кстати сказать, хорошо выражена в церебральном ганглии ювенильных форонид). Вывод №7 выглядит необоснованным, поскольку в работе не приводится сравнение функционирования лофофора и щупалец в разных группах лофофорат. Несомненно, некоторые черты сходства в иннервации лофофора у лофофорат в целом обусловлены сходными механизмами функционирования лофофора, но нельзя так же отметить вероятность того, что сходства эти отчасти могут отражать исходный для всех лофофорат паттерн организации нервной системы. Вывод №8 очень спорный и без детального сравнительного анализа не может быть принят. Строение церебрального ганглия мшанок и форонид имеет большое морфологическое сходство: в обеих группах он организован как «комиссуральный мозг». Кроме того, имеются многочисленные сходные черты в иннервации лофофора и щупалец у всех лофофорат.

Сделанные замечания, в основном, носят технический характер и касаются стиля подачи материала и его иллюстрации. В целом же работа представляет собой законченное научное исследование очень высокого уровня. Автором получен и обработан очень большой массив фактического материала, выявлены необычные морфологические особенности организации нервной системы мшанок и предложено морфо-функциональное объяснение этих особенностей. Результаты, полученные автором работы, несомненно, будут использованы в будущем для прояснения проблемы Lophophorata и выяснения филогенетического положения Bryozoa. Таким образом, работа отвечает требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям, а сам диссертант заслуживает присвоения ему степени кандидата наук.

15 марта 2015г.

Ведущий научный сотрудник
кафедры зоологии беспозвоночных,
доктор биологических наук

Исмерева Елена Николаевна

Лоринцев В.И.С., д.в.н. Исмерева Е.Н.
ректор Биол. ф-та, академик СЧП

