

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию Миролюбова Алексея Александровича «Особенности строения интерны корнеголовых раков (Cirripedia: Rhizocephala)», представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.11 – Паразитология.

Кандидатская диссертация Миролюбова Алексея Александровича посвящена исследованию морфологии, анатомии и механизмам паразито-хозяйинных отношений между корнеголовыми ракообразными (Cirripedia, Rhizocephala) и их хозяевами - ракообразными. Ризоцефалы - уникальные раздельнополые эндопаразиты, в основном малакостраковых ракообразных. Степень редукции и видоизменения их тела настолько велика, что взрослые стадии не несут никаких морфологических признаков ракообразных, а о принадлежности их к артроподам свидетельствует лишь наличие кутикулы. На наше счастье, они сохранили типичные личиночные стадии (науплиусы и циприсовидную личинку), которые однозначно свидетельствуют об их принадлежности к усоногим ракообразным. Ризоцефалы замечательны не только по степени редукции своего тела, но и по характеру своего воздействия на хозяина. Взрослая самка корнеголовых зомбирует своего хозяина и в корне меняет его поведение. Счастливый хозяин, независимо от пола, начинает чувствовать себя самкой и заботиться об эмбрионах паразита, как о своих собственных. При этом, как правило, особи хозяев стерильны, т.е. в популяционном аспекте они - живые мертвецы. При высоком проценте заражения ризоцефалы наносят ощутимый вред популяциям хозяев. А если ещё учесть, что многие из них - промысловые виды декапод, то становится очевидным практическое значение ризоцефал.

Если личиночное развитие и последующий метаморфоз ещё худо-бедно изучены (правда, далеко не для всех групп корнеголовых), то строение, развитие, функционирование и взаимодействие с хозяином их эндопаразитических стадий - это практически белое пятно. Поэтому выбранная тема диссертации является актуальной для зоологической науки. Я причисляю себя к специалистам по усоногим ракам и паразитическим ракообразным, поэтому мне было крайне интересно читать эту диссертацию. Скажу сразу, пожалуй, это одна из самых сильных работ, которые мне довелось оппонировать. Диссертант использовал все возможные способы, включая электронную микроскопию, методы иммуногистохимии и конфокальной микроскопии, а также транскриптомный анализ, для получения своих результатов. Мне очень приятно, что в нашей стране проводятся такие исследования и защищаются такие работы. Но обо всём по порядку.

Целью работы стало выяснение и описание особенностей строения и региональной дифференциации тканей интерны корнеголовых и выявление её структурно-функциональной связи с организмом хозяина. Основными задачами этого исследования явились: 1. Исследование региональной дифференциации тканей интерны на примере вида *Peltogaster paguri*. 2. Описание строения мышечной системы интерны у представителей двух семейств корнеголовых (*Sacculinidae* и *Peltogastridae*) ракообразных и сравнение их. 3. Описание строения столонов паразита, ассоциированных с ганглиями нервной системы хозяина, и сравнение их строения у представителей двух семейств корнеголовых ракообразных (*Sacculinidae*, *Peltogastridae*). 4. Исследование особенности взаимодействия трофических столонов интерны с участками периферической нервной системы хозяина.

Представленная на соискание ученой степени кандидата биологических наук работа А.А. Миролубова изложена на 121 странице и состоит из введения, благодарностей, 3 глав, заключения, выводов и библиографического списка, содержащего 90 источников. Работа проиллюстрирована 41 оригинальным рисунком. По теме диссертации изданы 10 публикаций, из них 3 статьи в рецензируемых журналах из перечня ВАК РФ и входящих в систему цитирования Web of Science. Материалы исследований представлены на 10 международных и российских научных конференциях.

В результате работы впервые для представителей таксона *Rhizosephala* проведено сравнение гистологической структуры столонов в разных участках интерны. Обнаружена региональная дифференциация тканей интерны. Впервые для корнеголовых ракообразных обнаружена и описана уникальная для многоклеточных мышечная система столонов интерны. Исследован феномен взаимодействия корнеголовых ракообразных с нервной системой хозяина. Обнаружено, что эти паразиты обладают как минимум двумя точками прямого контакта с нервной системой хозяина: (1) специализированные органы (модифицированные столоны), прорастающие в толщу нервных ганглиев брюшной нервной цепочки хозяина, и (2) оплетение трофических столонов паразита периферическими нервами хозяина. Описан возможный механизм воздействия паразита на хозяина.

Полученные результаты являются новыми для науки. Диссертация представляет собой объёмный труд и неудивительно, что при её прочтении у меня возникли некоторые вопросы и замечания. Вот они:

1. Стр. 18 Автор пишет: «Для всех *Rhizosephala* характерно лецитотрофное вынашивание личинок в мантийной полости экстерны» - Хочется заметить, что внутри самки (как и у всех усоногих) созревают эмбрионы, лецитотрофные науплиусы ризоцефал

часто свободно плавающие. Там же: «В отличие от личинок *Thogacisa*, науплиусы и циприсы корнеголовых раков полностью лишены пищеварительной системы». Среди *Thogacisa* тоже есть виды с лецитотрофными личинками, у которых редуцирована пищеварительная система. Циприсы всех усоногих не питаются, как следствие их пищеварительная система рудиментарна.

2. Стр. 21. При описании метаморфоза самца кентрогонид следовало упомянуть специальную линьку трихогона, экзувий которого запечатывает вход в рецептакул самки для менее удачливых самцов.

3. Материалы и методы. Известно, что исследуемый в диссертации вид *Peltogaster raguri* был описан не из Белого моря. Были ли попытки молекулярной идентификации беломорских особей для отнесения их к этому виду? Дело в том, что для беломорских форм описывается возможность наличия нескольких экстерн. Можно говорить об этом виде не как об унитарном организме, если будет показана идентичность беломорских особей с другими.

4. Замечания к рисункам. Я бы рекомендовал давать общее название для всех рисунков, а то где-то оно есть, а где-то идёт перечисление изображений. Автором не всегда на рисунках указывается плоскость среза (хотя для некоторых участков её непросто установить). Например, Рис. 12 и далее. Некоторые ссылки на рисунки в тексте неверные (например на Рис. 23 на стр. 68, есть и другие: стр. 107, рис 13 и 14).

5. Стр. 68. Автор пишет: «Природа полости центрального канала интерны также вызывает ряд вопросов... Не очень понятно, можно ли считать ее первичной, вторичной или смешанной полостью тела.....». На сколько мне известно, у артропод нет вторичной полости тела (и никогда не было) и, как следствие, и смешанной. Всё что у них есть от целома - крошечные части выделительных органов, которые не рудименты, а так всегда и были.

6. Стр. 80. При обсуждении возможной функции мышечной системы ризоцефал, автор пишет: «Диффузия на таких расстояниях не эффективна, поэтому паразиту необходимо наличие какой-либо распределительной системы. Скорее всего функцию распределительной системы берет на себя полость центрального канала. Сокращение мышц обеспечивает перистальтическое движение столонов и транспорт жидкости в полости центрального канала. Таким образом, питательные вещества, которые попадают в центральный канал столона, перемещаются по интерне и, в итоге, транспортируются и до экстерны (Miroliubov, 2019)». Хотелось бы знать: как это происходит у лернодискуса, у которого нет мышц? Кроме того, наличие плотной мышечной системы в проксимальной

части столона, у экстерны, может свидетельствовать о транспорте в неё ооцитов. Были ли попытки порезать на анатомию вермигон?

7. Автором обнаружены нервные волокна периферической нервной системы хозяина, оплетающие столоны паразита. Как была установлена их принадлежность к хозяину? Не может это быть нервная система паразита, которую не удалось обнаружить? Да, они лежат поверх кутикулы, но у ракообразных большая длина кишки (передняя и задняя) покрыта кутикулой (у изопод целиком), а снаружи её оплетают нервные волокна... У сильно видоизменённого паразита может быть всё.

На этом запас моих замечаний подошёл к концу. Все приведённые замечания абсолютно не влияют на крайне позитивное восприятие диссертации. Работа Алексея Александровича Миролюбова полностью соответствует требованиям ВАК, предъявляемым к кандидатским диссертациям. Автореферат и опубликованные статьи полностью отражают содержание работы.

Диссертационная работа «Особенности строения интерны корнеголовых раков (Cirripedia: Rhizocephala)» соответствует основным квалификационным критериям (пункт 9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842), а ее автор, Миролюбов Алексей Александрович, заслуживает присуждения искомой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.11 – Паразитология.

21 января 2021 г.

Доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник Беломорской биологической станции биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, 119234 Москва, Воробьевы горы, д. 1, стр. 12, тел. +74959394233, e-mail: gkolbasov@gmail.com

Григорий Александрович Колбасов

Подпись руки Колбасова Григория Александровича заверяю



декан биологического факультета
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
академик М.П. Кирпичников