

Отзыв официального оппонента

на диссертацию

Яцук Александры Алексеевны

**«МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
ЗЛАКОВЫХ МУХ РОДА *MEROMYZA* MEIGEN, 1830 (DIPTERA,
CHLOROPIDAE)»,**

представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук
по специальности 03.02.05 – «энтомология»

Диссертационное исследование Александры Алексеевны Яцук направлено на комплексную оценку внутри и межвидовых различий злаковых мух рода *Meromyza* на основе изменчивости их морфологических признаков и генетического разнообразия.

Работа состоит из Введения, Обзора литературы, главы “Материалы и Методы”, Результатов, включающих в себя главы 3 – 5, Заключение, Выводов, Библиографии и Приложения. Ее общий объем 196 страниц.

Во Введении обосновывается актуальность темы, ставятся цели исследования и излагаются положения о научной новизне, значимости диссертации и об апробации полученных результатов.

В главе 1, посвященной обзору литературы, автор кратко описывает внешние характеристики и генитальный аппарат меромиз, и более подробно – фауну, распространение и экологию этого рода. Достаточно кратко автор касается таких фундаментальных проблем биологии как эволюции репродуктивного поведения, и в частности, эволюции генитального аппарата. Упомянута гипотеза соответствия половых органов по принципу «ключ-замок», когда изменения полового аппарата обоих полов находятся под действием стабилизирующего отбора, а также другая гипотеза коэволюции

половых аппаратов самцов и самок, учитывающая сложные движения частей полового аппарата в процессе копуляции. Подробно описаны методы линейной и геометрической морфометрии на примере разных групп насекомых. Со знанием дела автор показывает, в чем может быть преимущества метода геометрической морфометрии. Также достаточно подробно описаны необходимость использования молекулярных маркеров для решения поставленной задачи и различные примеры комплексного подхода (морфология + молекулярно-генетический анализ) в разных группах насекомых.

В главе 2 «Материалы и методы» перечислены все виды, исследованные в работе, как и когда они собраны, описаны методы анализа внешних признаков, методы линейной и геометрической морфометрии, методы выделения, амплификации и секвенирования ДНК, а также методы математической статистики. Все использованные методические приемы можно охарактеризовать как современные и адекватные.

В главе 3 описаны результаты по изменчивости признаков внешней морфологии. Глава 3 содержит три подглавы, посвященные линейным размерам полос среднеспинки и щитка, их окраске и цвету щупиков. Показано, что достоверно различить все исследованные виды с помощью линейных размеров и окраски полос среднеспинки и щитка не удастся. Цвет щупиков исследован на примере *M. acuminata*, т.к. у других видов показана изменчивость этого признака; напротив, для *M. acuminata* таких данных не было. В результате также показана изменчивость этого признака у *M. acuminata*. Вероятно, на цвет щупиков имаго сильное влияние оказывают условия внешней среды в период преимагинального развития.

В главе 4 описаны результаты по морфологии постгонитов в аспекте филогенетических взаимоотношений внутри рода *Meromyza*. Глава содержит 7 подглав. В первой подглаве подробно описана морфология постгонитов всех исследованных видов по данным литературы и по результатам

собственных исследований. Кроме того, в процессе сравнения собственных результатов с литературными данными, автор уже разделяет исследованные виды на 8 групп. Во второй подглаве приведены результаты корреляционного, дискриминантного и кластерного анализов морфологии постгонитов. Показано, что общая вероятность верного определения видов с помощью дискриминантного анализа составляет 98%, а выделенных на основе морфологии постгонитов групп - 91%. Это говорит об оправданности выделенных критериев. В то же время, подчеркивается, что выделенные критерии не позволяют построить филогенетическое дерево, согласующееся с морфологией постгонитов.

В подглаве 3 приведены данные по филогенетическим реконструкциям на основании анализа 770 п.н. митохондриального гена COI. Построены дендрограммы с помощью методов объединения соседей, максимального правдоподобия и «мистер Байес», а также медианная сеть с помощью программы Network. Автор выделяет 8 кластеров с помощью молекулярно-генетического анализа. Эти кластеры соответствуют морфологии постгонитов и почти полностью аналогичны выделенным морфологическим группам.

В подглаве 4 проведен анализ закономерностей в изменчивости размеров постгонитов. Проведенный дискриминантный анализ позволил предположить, что эволюция размеров передних отростков постгонитов внутри рода вначале шла в направлении увеличения площади данных структур и уровня их склеротизации. Напротив, внутри каждого кластера, как правило, наблюдается уменьшение размеров переднего отростка постгонита у более молодых видов по сравнению с видами, близкими к предковым формам. В подглаве 5 изучены закономерности в изменчивости формы постгонитов. Сделан интересный вывод, что происходит три направления изменения формы передних отростков постгонитов в процессе эволюции: выступающая часть становится узкой и направленной вниз, конец

выступающей части также направлен вниз, и сама выступающая часть расширяется и укорачивается.

В подглаве 6 сопоставлены результаты анализа морфологии постгонитов методами линейной и геометрической морфометрии. Результаты проведенной геометрической и линейной морфометрии согласуются между собой. В подглаве 7 автор анализирует все исследованные признаки морфологии. Сделано заключение, что группы видов, выделенные на основе ширины диапазона окраски полос мезонотума, не соответствуют группам, на которые можно разделить меромиз по форме и размерным характеристикам постгонитов. Таким образом, автор делает вывод, что исследованные признаки внешней морфологии формируются независимо от изменений морфологии полового аппарата самцов.

В главе 5 приведены результаты анализа популяционного разнообразия на примере трех видов *Meromyza*. Для анализа взяты три вида с широкими ареалами, *M. saltatrix*, *M. nigriseta* и *M. acuminata*. Показано, что размер постгонитов *M. saltatrix* уменьшается с запада на восток палеарктической части ареала данного вида. Морфо-генетический анализ популяций *M. saltatrix* показал, что особи данного вида разделяются на 2 гаплогруппы, в первую из которых входят некоторые экземпляры из Балтийского региона, а во вторую – все остальные. Автор также предполагает, что оледенения привели к продолжительной изолированности популяций *M. saltatrix* на юге ареала с последующим возвращением в Балтийский регион. Популяционный анализ постгонитов *M. nigriseta* и *M. acuminata* выявил небольшие различия между популяциями без каких-либо закономерностей. В то же время, для данных видов не так много точек было исследовано. Автор также пыталась различить популяции по размерным характеристикам признаков внешней морфологии; вероятность правильного определения популяций составила в среднем 50%. Как и на уровне видов, на уровне популяций корреляция между изменчивостью постгонитов и признаками внешней морфологии не обнаружена.

В Заключении перечислены основные выводы работы в развернутой форме.

Замечания.

1. Литобзор. В первой подглаве Литобзора, в которой приводится описание строения генитального аппарата миромиз, это описание хорошо было бы сопровождать рисунком – схемой. В работе исследуются только одна часть генитального аппарата самца, постгониты, но для полного понимания того, как и почему они эволюционируют, важно представлять, какое место они занимают в генитальном аппарате. Автор пишет, что род *Meromyza* считается эволюционно продвинутой за счет того, что постгониты расположены на одной оси друг за другом. Это непонятно – почему это признак эволюционной продвинутости? Функциональное значение разных структур во время копуляции описано автором на примере *Drosophila melanogaster*, но при этом не упоминаются постгониты. Чему они соответствуют у дрозофилы?

В начале третьей подглавы Литобзора автор очень кратко описывает гипотезы эволюции генитального аппарата. Хотелось бы видеть более подробное изложение этих гипотез с примерами из литературы. Например, выделяют три механизма, с помощью которых половой отбор может способствовать эволюции генитального аппарата (Sirot, 2003; House, Lewis, 2007 – последняя ссылка есть в списке литературы, но отсутствует в тексте). Во-первых, это выбор полового партнера (например, самки водомерок предпочитают сперму самцов в зависимости от формы склеритов, прикрепленных к эдеагусу), во-вторых, соревнование между самцами (например, избавление от спермы другого самца у стрекоз) и в-третьих, конфликт между полами (например, травматическая копуляция у дрозофил).

2. Материалы и методы. Очень не хватает карты распространения исследованных видов. Еще из Литобзора было понятно, что какие-то виды обладают более широким ареалом, другие – более узким. Некоторые регионы

очень богаты видовым разнообразием меромиз. Из карты распространения исследованных видов стало бы понятно, какие виды симпатричны и какие аллопатричны, а это дало бы почву для дальнейших объяснений результатов исследования.

3. Результаты. Филогения рода на основе молекулярно-генетического анализа. Поскольку в диссертации нет отдельной главы «Обсуждение», автор объединяет Результаты и Обсуждение, но лишь в некоторых главах. С помощью анализа митохондриального гена COI автор выделяет 8 кластеров, соответствующих тем, которые выделены ранее на основании морфологии постгонитов. В то же время, автор совсем не обсуждает низкие уровни поддержки, которые ставят под сомнение родство между некоторыми кластерами рода *Meromyza*. Более того, автор сравнивает степень этого родства между дендрограммами, построенными разными методами, и на этом строит комментарии результатов. Но причины такого «гуляния» в степени родства не обсуждаются. Кроме того, не обсуждается, почему расстояния между разными популяциями *M. saltatrix* сравнимы с расстояниями между этим видом и другими видами кластера “saltatrix”. Каковы возможные причины – следствие гибридизации близкородственных видов или следствие анализа ядерных копий митохондриальной ДНК (NUMT)? Сведения о частоте межвидовой гибридизации меромиз в наше время, а также данные об ареалах видов отчасти помогли бы ответить на этот вопрос.

Результаты. Закономерности в изменчивости размеров и формы постгонитов. Автор в своей работе делает очень интересные выводы об этих закономерностях, но совсем не обсуждает возможные их механизмы. Эти изменения скорее объясняются стабилизирующим или половым отбором? Можно было бы проверить эту гипотезу посредством сравнения близкородственных видов в области симпатрии и аллопатрии. Если морфология постгонитов оказалась бы более сходной в зоне аллопатрии, чем в зоне симпатрии, можно было бы предположить усиление изолирующих

барьеров в зоне симпатрии, а, следовательно, действие стабилизирующего отбора на эволюцию генитального аппарата. Напротив, более сильные различия в морфологии постгонитов в зоне аллопатрии свидетельствовали бы в пользу полового отбора.

Сделанные замечания, однако, ни в коей мере не снижают достоинств работы А.А. Яцук. Автор изучила непростую группу насекомых, овладела различными методами морфометрии, с одной стороны, и молекулярно-генетическими методами – с другой стороны, и также провела непростой статистический анализ материала.

По материалам диссертации автор опубликовала 4 статьи и 4 тезисов конференции.

Считаю, что диссертационная работа А.А. Яцук является законченной научно-квалификационной работой. Актуальность избранной темы, степень обоснованности выводов, сформулированных в диссертации, их достоверность и новизна не вызывают сомнений.

Диссертация «МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
ЗЛАКОВЫХ МУХ РОДА *MEROMYZA* MEIGEN, 1830 (DIPTERA,
CHLOROPIDAE)»,

соответствует п.п. 9-14 Постановления Правительства Российской Федерации
от 24.09.2013 № 842 «О порядке присуждения ученых степеней», а ее автор,
А.А. Яцук, безусловно заслуживает искомой степени кандидата
биологических наук по специальности 03.02.05 – «энтомология».

Главный научный сотрудник с исполнением функций заведующего
лаборатории

федерального государственного бюджетного учреждения науки

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича

Российской академии наук

127051, г. Москва, Большой Каретный переулок, д.19, стр. 1.

E-mail: vedenin@iitp.ru

Телефон +7-495-9523303

доктор биологических наук

Веденина Варвара Юрьевна

03 февраля 2020 г.

