

ОТЗЫВ

на диссертационную работу Яцук Александры Алексеевны по теме «Морфологическое и генетическое разнообразие злаковых мух на примере рода *Meromyza* Meigen, 1830 (Diptera, Chloropidae)», представленную в диссертационный совет Д 002.213.01 при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии Наук на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология.

Актуальность исследования

Двукрылые семейства Chloropidae всесветно распространены и крайне разнообразны биологически, кроме того, большинство видов данного семейства связано со злаковыми и осоковыми, что определяет актуальность их изучения как вредителей сельского хозяйства. Род *Meromyza* является одним из наиболее богатых видами родов семейства. Для изучения его систематики широко используются как признаки внешней морфологии, так и признаки генитального аппарата самцов. Поэтому род *Meromyza* является подходящим объектом для изучения эволюционных тенденций в изменении формы гениталий самца.

Подробное изучение межвидовой изменчивости морфологических признаков, в том числе и признаков полового аппарата самца, может помочь в таксономических исследованиях, а понимание направления отбора данных признаков важно для построения филогенетических схем и изучения эволюционных тенденций. К тому же, детальный сравнительный анализ внутривидовой изменчивости совокупности морфологических признаков и поиск наиболее правдоподобных филогений на их основе необходимы для решения проблем в области систематики, определения адаптивных оптимумов и диапазонов изменчивости признаков.

В настоящее время геометрическая морфометрия является перспективным подходом для изучения различия форм, поскольку позволяет с большой точностью сравнивать объекты по форме, произвести их ординацию и сопоставление изменчивости форм с данными молекулярных исследований. Геометрическая морфометрия не является «панацеей» для решения всех таксономических задач, однако нельзя пренебрегать её широкими методологическими возможностями. Несмотря на повсеместное распространение молекулярных методов, методы, основанные на морфологических признаках, никоим образом не теряют своей актуальности, поскольку многими исследованиями было показано, что достижение оптимального результата при решении таксономических и эволюционных задач возможно только при осуществлении интегративного подхода: молекулярные данные должны быть дополнены как классическими морфологическими данными, так и данными, полученными с помощью новейших подходов.

Цель работы заключается в оценке внутри- и межвидовых различий двукрылых рода *Meromyza*, которая включает в себя как морфологическое, так

и генетическое разнообразие. Для выполнения поставленной цели диссертантом сформулированы задачи, решение которых отражено в 3-5 главах диссертационной работы.

Одно из замечаний касается литературного обзора. В первой его части, где приводится описание строения внутреннего генитального аппарата миромиз (стр. 8), это описание следовало бы сопроводить рисунком – схемой для более точного представления.

Следовало бы порекомендовать в подглаве «Фауна, распространение и экология мух рода *Meromyza*» предоставить карту распространения исследованных видов. Из текста становится ясно, что одни из изученных видов обладают более широким ареалом, другие – более узким. Некоторые регионы более богаты видовым разнообразием меромиз, чем другие. Исследование карты распространения изучаемых видов сделало бы возможным предположение, какие виды симпатричны и какие аллопатричны, а это дало бы почву для дальнейших объяснений результатов исследования.

Кроме того, обращает на себя внимание тот факт, что описание гипотезы эволюции генитального аппарата исследуемого рода приведено диссертантом лишь в общих чертах, в начале подглавы литературного обзора «Морфология внешних признаков и генитального аппарата меромиз». Хотелось бы видеть более подробное изложение этих гипотез с примерами из литературы и, возможно, схематичными иллюстрациями. К примеру, выделяют три механизма, с помощью которых половой отбор может способствовать эволюции генитального аппарата. Во-первых, это выбор полового партнера (самки водомеров предпочитают 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, повреждения, возникающие при контакте между самцами и самками (например, травматическая копуляция у дрозофил).

Материал и методы. Для исследования межвидовой изменчивости диссертантом был собран материал 26 видов рода *Meromyza* (что представляет собой почти 30% из известных в настоящее время представителей рода) из различных областей России и сопредельных стран. Изучение внутривидовой изменчивости производилось для трёх широко распространённых модельных видов. Число исследованных признаков обширно, включает в себя как признаки линейной морфометрии постгонитов самцов и полос на мезонотуме, признаки формы переднего отростка постгонита, полученные методами геометрической морфометрии, а также ряд внешних морфологических признаков. Представленная величина выборки и охват признаков может считаться достаточным для решения поставленных задач.

Вызывает вопросы то, что в работе диссертанта исследуются только одна часть генитального аппарата самца, а именно постгониты. Для полного понимания того, как и почему они эволюционируют, важно представлять, какое место они занимают в генитальном аппарате. Почему именно постгониты были выбраны, как наиболее информативный признак? Является ли это выводом, полученным из литературных данных и мнений других

исследователей, либо самостоятельным решением автора, и на каких основаниях?

Также диссертант утверждает, что род *Meromyza* считается эволюционно продвинутым за счет того, что постгониты расположены на одной оси друг за другом. Остаётся неясным, почему этот признак принят апоморфным? Следует привести либо ссылку на другие исследования, либо пояснить своё утверждение. Функциональное значение разных структур во время копуляции описано автором на примере *Drosophila melanogaster*, но при этом не упоминаются постгониты, а речь идёт об эдеагусе, гоноподах и параметрах. Чему именно постгониты соответствуют у дрозофил?

Поскольку в исследовании используются признаки морфометрии, большую роль играет обработка данных методами многомерной статистики. Достоверность полученных результатов обеспечивается применением современных методов математической статистики, апробированных широким кругом современных исследователей. Диссертант использует дисперсионный анализ, анализ главных компонент изменчивости, дискриминантный анализ, а также наложение филогенетического дерева на пространство форм, что говорит о высоком уровне владения автором математическим аппаратом.

Филогения видов *Meromyza* также была исследована на основе молекулярных данных, как на межвидовом, так и на внутривидовом уровнях. Для построения филогенетического дерева использовался фрагмент последовательности митохондриального гена, кодирующего белок цитохром-С-оксидазу (COI) (770 признаков). Информативность COI для изучения филогении насекомых была неоднократно подтверждена, поэтому использование именно такой последовательности вполне обосновано.

В целом по содержанию главы можно констатировать высокий уровень знания методик и аналитической подготовки автора.

В главе 3 «Изменчивость признаков внешней морфологии у злаковых мух рода *Meromyza*» рассмотрена изменчивость таких признаков как линейные размеры полос на мезонотуме, окраска полос, а также цвет щупиков. На основании анализа размеров полос на среднеспинке и щитке был сделан вывод, что наиболее значимым признаком при разделении видов является длина полосы на щитке, однако данный комплекс признаков не позволяет достоверно различить все исследованные виды.

Для оценки изменчивости окраски полос диссертант предлагает использование шестизначного кода, в котором по цветовой шкале оценивается каждый участок полосы от головы к щитку. Анализ окраски полос позволил выявить наиболее широко распространённые варианты, а также разделить виды на четыре группы. Делается общий вывод о том, что окраска полос также не пригодна для использования в качестве признака для диагностики видов. В главе подробно описаны варианты окраски, характерные для самцов и самок конкретных родов.

Изучение возможности использования цветовых характеристик щупиков как признака для деления популяций была произведена на примере вида *Meromyza acuminata*. Результаты анализа позволили выявить

некоторые закономерности распределения окраски. Диссертантом делается предположение о том, что на цвет щупиков значительное оказывают влияния условия окружающей среды.

Глава 4 «Морфология постгонитов в аспекте филогенетических взаимоотношений внутри рода *Meromyza*» посвящена оценке таксономического значения признаков морфологии постгонитов. В данной главе автор приводит подробное описание морфологии постгонитов для 26 изученных видов, дополнив уже имеющиеся в литературе данные признаками, оценёнными в диссертационном исследовании.

Данные предшествующих исследований говорят о том, что морфологические признаки насекомых могут проявлять различный уровень филогенетического сигнала, при этом быстро эволюционирующие признаки обычно обладают меньшим сигналом. К примеру, высокий филогенетический сигнал был выявлен в длине тела хальцид, определённый филогенетический сигнал демонстрируют признаки крыльев дрозофил и передних крыльев полужесткокрылых рода *Russelliana* Tuthill, 1959, в то время как у мух-журчалок рода *Platycheirus* – не проявляют его, а значимый филогенетический сигнал несут морфометрические признаки ротового аппарата. К сожалению подобные исследования пока что немногочисленны, поэтому работа, проведённая диссертантом в данном направлении исключительно важна и должна служить хорошим примером для проведения таксономического анализа других двукрылых.

В результате сравнительного анализа изученные виды были разделены на 8 групп вместо 3-4, выделенных в предшествующих исследованиях. Произведённая оценка значимости признаков морфологии постгонитов самца продемонстрировала, что большинство признаков достоверно различаются между видами. Дискриминантный анализ подтвердил достаточно высокую точность отнесения особей в их априорные группы (виды) на основании признаков морфологии постгонитов. Диссертантом подробно обосновано, что кластеры, выделенные на основе молекулярных данных, почти полностью совпадают с группами, обособленными по морфологическим данным.

Не вызывает сомнения также вывод о значимом филогенетическом сигнале признаков гениталий самца для рассматриваемого рода и необходимости использования морфологии постгонитов для изучения систематики меромиз. Кроме того, были выявлены тенденции формообразования постгонитов и приведены значения всех морфометрических признаков для каждого вида и кластера. В целом по содержанию главы можно констатировать умение автора тщательно анализировать экспериментальный материал, сопоставляя свои сведения с другими актуальными исследованиями в данной области.

В качестве замечания можно отметить, что для количественной оценки филогенетического сигнала всех изученных морфометрических признаков, то есть для оценки того, как вариация признаков коррелирует с филогенетическим родством, могли бы быть применены специальные

показатели, такие как лямбда Пагеля либо К-статистика Бломберга. Однако, данное замечание не снижает общей положительной оценки главы.

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.

В главе 5 «Морфо-генетическое разнообразие в популяциях злаковых мух рода *Meromyza*» приводится оценка значимости морфометрических признаков постгонитов и признаков внешней морфологии для разделения популяции видов *M. saltatrix*, *M. nigriseta* и *M. acuminata*. Подробный анализ, проведённый диссертантом, демонстрирует ограниченную значимость всех исследованных признаков для выделения популяций, кроме различий в диапазоне внутрипопуляционной изменчивости морфометрических признаков постгонитов вида *M. saltatrix*.

Основная часть диссертации заканчивается разделом «**Заключение**», в котором констатированы основные положения произведенных исследований. Далее приводятся выводы, сформулированные в шести положениях. Выводы сформулированы чётко, достоверно отражают суть проведённой работы и хорошо подтверждены приведёнными в диссертационном исследовании материалами.

Следует отметить также обширный список использованной литературы, включающий 192 источника, как на русском языке, так и иностранных авторов, который демонстрирует всесторонне проведённую диссертантом работу по изучению современного состояния вопроса. Из мелких замечаний можно упомянуть, что ссылка House, Lewis, 2007 присутствует в списке литературы, но отсутствует в тексте. В приложениях представлены все необходимые данные и результаты их статистического анализа.

Автореферат диссертации отвечает ее содержанию. В публикациях автора (8 работ) содержатся основные результаты проведенных исследований. Диссертант знакомил научную общественность с результатами проведённых исследований на всероссийских и международных конференциях.

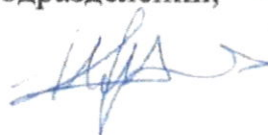
Подробный анализ текста диссертации не оставляет сомнений в научной компетенции диссертанта и ценности проведенной работы. Подводя итог необходимо отметить, что диссертационная работа Яцук Александры Алексеевны по теме «Морфологическое и генетическое разнообразие злаковых мух на примере рода *Meromyza* Meigen, 1830 (Diptera, Chloropidae)», является законченной работой, которая вносит существенный вклад в исследование морфологических и морфометрических признаков имаго рода

Meromyza, выделение ведущих признаков диагностики видов рода, оценку внутривидовой и межвидовой изменчивости признаков морфологии, по актуальности, новизне, теоретической и практической значимости, объему исследований, несомненно, соответствует требованиям «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 года № 842, а её автор, Яцук Александра Алексеевна, достойна присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология.

Оппонент:

преподаватель 210 кафедры
управления повседневной деятельностью подразделений,
кандидат биологических наук
Чурсина Мария Александровна
e-mail: chursina.1988@list.ru
моб. тел.: 8 (920) 436-58-41

М. Чурсина



Подлинность подписи оппонента Чурсиной М.А. подтверждаю:

ВРИД начальника отдела кадров Военно-научного центра

Военно-воздушных Сил

«Военно-воздушная академия имени профессора

Н.Е. Жуковского и Ю.А. Гагарина (г. Воронеж)

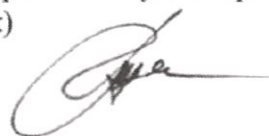
Подполковник

394064, г. Воронеж,

ул. Старых Большевиков, 54 «А»,

www.vva.mil.ru

Р. Тарлыков



«21» февраля 2020 г

