

О Т З Ы В

официального оппонента на диссертацию Анастасии Владимировны Стрючковой «Экологическая, пространственная и генетическая дифференциация вида коллембол *Parisotoma rotabilis sensu lato*» по специальности 1.5.15 – «экология» (биологические науки) на соискание ученой степени кандидата биологических наук

На современном этапе развития почвенной зоологии, когда обнаружались многочисленные случаи криптического разнообразия широко распространенных видов, диссертационное исследование Анастасии Владимировны Стрючковой представляется особенно своевременным. Материалом для него послужили данные по одному из самых обычных и эврибионтных видов ногохвосток, *Parisotoma notabilis* (Schäffer, 1896), имеющему почти всесветный ареал. Для него были известны 5 генетических линий, находки представителей которых были географически разобщены. Какие-либо экологические сведения об этих линиях отсутствовали.

Диссертация состоит из Введения, 7 глав, Заключение и Выводов; содержит 12 таблиц, 28 рисунков и 6 приложений. Список литературы включает 281 источник, в том числе только 39 – на русском языке.

Во Введении А.В. Стрючкова четко обрисовала актуальность работы на современном этапе развития почвенной зоологии, характеризующемся появлением большого массива данных о генетической неоднородности широко распространенных видов, доля которых среди почвенных микроартропод очень высока. В связи с этим, выбор диссертантом модельного вида представляется оптимальным. Подробный анализ всей имеющейся информации по *Parisotoma notabilis*, позволил увидеть противоречивость некоторых экологических характеристик, что также породило предположение об их обусловленности генетической гетерогенностью вида.

Немаловажным является и понимание соискателем как близости темы диссертации к таким фундаментальным вопросам биологии, как критерии вида и механизмы видообразования, так и пионерности подобных исследований, когда подходы и принципы анализа только разрабатываются. Необходимая при этом осторожность в трактовке результатов четко заявлена А.В. Стрючковой в Литературном обзоре, где современный этап охарактеризован ею как период «накопления и описания» (хотя забаркодировано на сегодняшний день уже 11 % описанных видов ногохвосток, что немало; для животных в

целом 2–3%). При этом специально было отмечено, что основное внимание исследователей генетического разнообразия коллембол до сих пор было уделено особым видам и районам, тогда как банальным широко распространенным видам внимания почти не уделялось. Тут уместно заметить, что проведенный недавно среди различных групп животных анализ связи размера ареала вида и его генетической изменчивости (Lawrence, Fraser, 2020), этой связи все-таки не выявил.

Важно, что при выборе рабочего гена основное значение было уделено его вариабельности (т.е. информативности) и популярности среди исследователей, т.е. наличию материалов для сравнения. Уже в начале работы диссертанту было хорошо известно о высокой внутривидовой изменчивости фрагмента COI у коллембол, диапазоны которой нередко превышают средние генетические дистанции между «хорошими» видами. Появившаяся в текущем году статья с обзором использования этого маркера при молекулярно-генетическом изучении микроартропод (LeCadre et al., 2024), ясно указывает на его ограниченную применимость для разграничения видов, а значит и в таксономии, и в филогенетических построениях. Однако, для изучения процесса экологической и географической дифференцировки внутри одного вида коллембол, этот относительно быстро изменяющийся фрагмент гена оказался вполне рабочим.

Уже в литературном обзоре показана противоречивость теорий, объясняющих преимущества партеногенетического размножения и распределение клонов, а также неоднозначность понимания термина «экотип» разными авторами. При этом подчеркнута крайняя недостаточность сведений об экологических характеристиках генетических линий, что могло быть использовано при обсуждении их таксономического статуса.

Глава 2 «Материалы и методы» дает исчерпывающую информацию о проделанной соискателем работе. При этом несколько неожиданным выглядит включение в эту методическую главу РЕЗУЛЬТАТОВ проведенного метаанализа по встречаемости, распространению и роли *P. notabilis* в таксоценозах коллембол Европы (по данным 15 тыс. проб из различных европейских лесов). Вероятно, нет другого вида ногохвосток, про распределение которого теперь столько известно, и сведения эти так тщательно методически выровнены. Именно метаанализ позволил выстроить ряд типов леса по убыванию численности *P. notabilis* и количественно подтвердить относительную устойчивость вида к нарушениям экосистем.

Глава 3 посвящена разнообразию генетических линий *P. notabilis*. В результате массовых сборов на территории Восточной Европы, Крыма и Кавказа (21 локалитет) число

этих линий, выделенных по фрагменту гена COI увеличено диссертантом вдвое. Теперь их насчитывается не менее 11, что значительно выше, чем известно у остальных видов ногохвосток в природе, и, за единственным исключением, все они найдены Анастасией Владимировной. В ходе работы было показано, что генетические дистанции между линиями велики (14–23%), сравнимы с межвидовыми у коллембол в целом и значительно превышают изменчивость внутри линий. Разделение линий, почти идентичное полученному по фрагменту гена COI, подтверждено также при анализе дивергенции по D3–D5 региону гена 28S рибосомной РНК. Однако утверждение о том, что филогенетические деревья по этим двум маркером согласуются, вероятно, следует изменить, ведь порядок ветвления в них принципиально разный. Т.е. речь должна идти о реальности генетических линий, распознанных анализом разных генов.

В 4-й главе, посвященной географическому распространению линий убедительно показано повышенное разнообразие линий *P. notabilis* s.l. в регионе Кавказа (9 линий из 11 известных, включая новые) по сравнению с равнинной частью Восточной Европы. Важно отметить, А.В. Стрючкова определила генетические линии для целого ряда канадских последовательностей фрагмента гена COI для *P. notabilis* s.l., помещенных в *GenBank*, которые не были опубликованы, что позволило уточнить ареалы этих линий в целом и подтвердить симпатрию генетических линий, в том числе, на американском континенте.

Обнаружение симпатрии генетических линий *P. notabilis* s.l. в большей части проб из Восточной Европы потребовало изучения их биологической специфики. Более ранние авторы собирали генетический материал только в лесах Западной Европы. Включение в учеты разнообразных природных и нарушенных биотопов (Глава 5) позволило диссертанту определить спектр местообитаний для 4-х наиболее обычных линий и обнаружить закономерные изменения набора линий в градиенте нарушенности. Важно отметить, что эти закономерности были сходными в разных природных зонах (и в северной тайге, и в степи) и при разном характере нарушений (урбанизация, распахка земель). Одна из линий (L0) была обнаружена только в лесах, а другая (L1) оказалась единственной, обитающей на городских газонах и сельскохозяйственных полях. Примеры такой экологической специализации для генетических линий среди микроартропод в целом пока единичны, и полученные А.В. Стрючковой данные по *P. notabilis* s.l. указывают на то, что внутри вида существуют реальные экотипы в классическом их понимании (Turesson, 1922), т.е. группы особей с наследственно закрепленными адаптивными признаками. А четкость критерия нарушенности (по сути – доля в выборке *P. notabilis* s.l. особей линии L1) указывает на

правомочность проведения мониторинга состояния среды, в том числе, на внутривидовом уровне.

Поскольку генетические линии часто (в более половины проб) сосуществуют, диссертантом была предпринята логичная попытка (Глава 6) проверить, существует ли пространственно-временная сегрегация линий? Однако проведенные сравнения генетической структуры отдельных выборок внутри биотопов и по сезонам года однозначно указывают на постоянство присутствия в них нескольких генетических линий. Тут важно отметить, что подобные сравнения, возможно и не очень масштабные, но уникальные по детальности, впервые проведены для коллембол.

Поскольку рабочая гипотеза о пространственно-временной дифференциации генетических линий не подтвердилась, А.В. Стрючковой были проведены лабораторные эксперименты (Глава 7). При разведении особей *P. notabilis* трех генетических линий было убедительно показано, что линии различаются по своим биологическим и экофизиологическим признакам. Так, особи «рудеральной» линии L1 выживают в культуре лучше, а их яйца созревают на треть быстрее, чем у особей «лесных» линий. Более того, линия L1 оказалась более устойчивой к высоким температурам и загрязнению тяжёлыми металлами (медь, свинец). Вероятно, именно этими чертами, способствующими быстрой экспансии, и объясняется «звездчатая» структура ее гаплосети, нехарактерная для других линий. Таким образом, впервые для коллембол получены сведения об экологической специализации генетических линий. Принципиальная возможность такого подхода теперь должна стать практикой в случае придания видового статуса криптическим видам ногохвосток.

Чрезвычайно интересны рассуждения диссертанта о причинах симпатрии и парапатрии генетических линий *P. notabilis* s.l. Существующие до начала ее исследований данные из Западной Европы указывали на преимущественно парапатрическое распространение генетических линий. Обычность симпатрии в Восточной Европе (более половины выборок) и Канаде она связывает с молодостью постгляциальных ландшафтов, где еще продолжается конкуренция между различными клонами. Думаю, что здесь уместно напомнить еще и о более резкой климатической сезонности указанных регионов, по сравнению с таковой в Западной Европе, что также может способствовать сосуществованию линий при условии их экофизиологических различий.

К небольшим недостаткам текста диссертации можно отнести некоторые не самые удачные выражения, например, в подрисуночных подписях рисунков 9–11 («Размер

гаплотипа пропорционален его частоте», когда речь идет о размере кружка-символа) или на с. 96 – «изменение внутривидовых генетических линий коллембол по сезонам», а также неправильный расчет процентов в Таблице 10 (правильный дает в сумме 29%, а не 41%, как указано в тексте, с. 78), но это не идет ни в какое сравнение с достоинствами работы.

В заключении хочется отметить, что, несмотря на принципиальную возможность составления формальных генетических видовых диагнозов и наличие потенциальных типовых серий экземпляров (а это основное требование Международного кодекса зоологической номенклатуры (ICZN 1999), соискатель не пошла по пути установления новых видов для выявленных генетических линий, как это уже, к сожалению, делается для микроартропод (Schäffer et al., 2019 и др.). Как показали исследования буквально последнего десятилетия упрощенное предположение о том, что «разрыв в штрихкоде» COI будет обязательно различать виды, оказалось ошибочным в силу целого ряда причин (Ahrens et al., 2021). А.В. Стрючкова рассматривает свои результаты как доказательство существования политипического вида, находящегося в процессе экологического или географического формообразования. Как любая хорошая работа, рассматриваемая диссертация ставит новый большой вопрос. А каков механизм возникновения четких, широко распространенных генетических линий у партеногенетического вида? И без глубоких цитологических исследований, подобных работе Bergmann et al., 2017 (в которой была доказана мейотическая телитокия у панцирного клеща) и анализа симбиотических бактерий, на него не ответить.

По материалам работы опубликовано пять статей в рецензируемых научных изданиях, в том числе четыре – в журналах из списка ВАК Минобрнауки РФ; при этом в трех статьях А.В. Стрючкова является первым автором. Кроме того, соискатель выступила на 10 совещаниях, и тезисы докладов опубликованы.

Диссертационное исследование удовлетворяет паспорту научных специальностей 1.5.15 - «экология» (биологические науки) действующей номенклатуры научных специальностей. Представленный комиссии текст диссертации полностью соответствует тексту, размещенному на сайте ИПЭЭ РАН. Текст автореферата соответствует тексту диссертации. В диссертации отсутствуют недостоверные сведения о работах, опубликованных соискателем ученой степени. Текст автореферата соответствует тексту диссертации.

Диссертация Анастасии Владимировны Стрючковой «Экологическая, пространственная и генетическая дифференциация вида коллембол *Parisotoma notabilis*

sensu lato» на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.15 – «экология» (биологические науки) соответствует требованиям, предъявляемым пунктами 9–11, 13, 14 Постановления Правительства РФ № 842 от 24 сентября 2013 г. «О порядке присуждения ученых степеней» к диссертациям на соискание ученой степени кандидата наук, а ее автор, Анастасия Владимировна Стрючкова, несомненно, заслуживает присвоения искомой степени кандидата биологических наук.

05.09.2025

Официальный оппонент
Ольга Львовна Макарова
зав. лабораторией синэкологии ИПЭЭ РАН,
в.н.с., к.б.н., с.н.с.,
119071, Москва, Ленинский пр., д. 33,
<https://sev-in.ru>
e-mail: ol_makarova@mail.ru
+7(916)245-18-70

Заведующий, зав. канц. ИПЭЭ РАН
05.09.2025 г.