

«УТВЕРЖДАЮ»

Директор Федерального Государственного
Бюджетного Учреждения Науки
Институт Биологии Внутренних Вод
им. И.Д. Папанина (ИБВВ РАН)



д.г.н,

Поддубный С.А

« 12 » сентября 2017 г.

Отзыв

ведущей организации Федерального Государственного Бюджетного Учреждения Науки «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской Академии Наук» на диссертационную работу Маркияновой Марины Федоровны «ВИДЫ-ДВОЙНИКИ *CHIRONOMUS* ГРУППЫ *PLUMOSUS* (DIPTERA: CHIRONOMIDAE) КУРШСКОГО И ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВОВ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ», представленной на соискание учёной степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 - зоология

Актуальность работы.

Хирономиды (*Chironomidae*) обладая высокой экологической пластичностью способны заселять самые разнообразные водные объекты и являются неотъемлемой частью водных экосистем. Благодаря строительству трубок-домиков, увеличивающих поверхность раздела фаз вода-грунт, значительно интенсифицируются микробиологические процессы, способствующие самоочищению водоёмов. Из-за того, что большая часть жизненного цикла хирономид проходит в воде, их часто используют в качестве биологических маркеров при индикации состояния водоёмов. Всё чаще встречаются работы по изучению влияния наноматериалов на природу, где в качестве тестового объекта используются именно хирономиды группы *plumosus*.

Род *Chironomus* Meigen, 1803 – крупнейший по объёму в составе трибы *Chironomini* подсемейства *Chironominae* – наиболее эволюционно продвинутого в семействе *Chironomidae*. Наличие политенных хромосом у личинок хирономид с высоко видоспецифичным рисунком дисков определило широкое применение кариологического анализа для решения вопросов таксономии данной группы. Благодаря комплексному применению экологических,

кариологических, морфологических, биохимических и молекулярно-генетических анализов, в структуре рода *Chironomus* были выявлены криптические виды, которые на основании филогенетического родства, морфологического и кариотипического сходства были объединены в квазитахсономические категории – группы видов-двойников, включающие от 2 до 15 видов.

Кариологические исследования множества популяций показали высокий уровень хромосомной изменчивости, гетерозиготности и хромосомного полиморфизма. Были выявлены возможные пути хромосомного видообразования за счёт фиксации инверсий, транслокаций и изменения массы центромерного гетерохроматина. Несмотря на филогенетическую близость видов-близнецов *Chironomus*, их симпатричность и синтопичность, гибриды между ними в природе встречаются редко, что свидетельствует о достаточно высокой степени репродуктивной изоляции. Вместе с тем для большинства из них до сих пор не установлена степень экологической дивергенции, не определены основные механизмы сегрегации экологических ниш. Разрешение этих проблем наиболее эффективно в модельных водоёмах с высоким разнообразием условий среды. Кроме этого, исследование пограничных участков имеет большое теоретическое и практическое значение для понимания биологических процессов, протекающих в биотопах с контрастными условиями. В качестве модельных водоёмов Автором работы были удачно выбраны Куршский и Вислинский заливы. Две самые крупные лагуны бассейна Балтийского моря, обладающие выраженным плавным градиентом солёности. Основным компонентом зообентоса являются хирономиды, преимущественно виды-двойники *Chironomus* группы *plumosus*. Данные об их распространении в изучаемых водоёмах нуждаются в уточнении, не меньший интерес связан с пониманием механизмов распределения видов, для этого необходимо не только установление их эколого-физиологических особенностей, но и выяснении роли хромосомной изменчивости в адаптации организмов к локальным условиям среды и оценки её вклада в дифференциацию популяций. В этой связи **актуальность** рассматриваемой диссертации не вызывает сомнений.

Автор четко и ясно формулирует **цель работы** – установить состав и распространение видов-двойников *Chironomus* группы *plumosus* в Куршском и Вислинском заливах, структуру их кариофондов, их эколого-физиологические особенности. Для реализации этой цели М.Ф. Маркиянова решает в своей работе следующие **задачи**: изучить видовой состав видов-двойников *Chironomus* группы *plumosus*, изучить кариофонды и хромосомный полиморфизм видов двойников *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) и *Chironomus balatonicus* Devai, Wuelker et Scholl, 1983. Выявить особенности

распространения видов-двойников *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus* в акваториях заливов. Изучить соленостную устойчивость и особенности ионной регуляции личинок *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus*. Исследовать питание видов-двойников *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus*.

Работа М.Ф. Маркияновой имеет несомненную **научную новизну**, так как автором в Куршском заливе впервые зарегистрированы виды *Ch. muratensis* и гибрид *Ch. muratensis* x *Ch. plumosus*, в Вислинском заливе – *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus*. Показано, что в Куршском заливе доминирует *Ch. plumosus*, *Ch. balatonicus* – второстепенный вид, *Ch. muratensis* и *Ch. muratensis* x *Ch. plumosus* – редко встречающиеся виды. В Вислинском заливе *Ch. balatonicus* – доминирует, *Ch. plumosus* – второстепенный вид. Установлено, что гибрид *Ch. muratensis* x *Ch. plumosus* обитает в переходной зоне между пресными и солоноватыми водами. Особый интерес представляет находка новых для исследуемых видов последовательностей дисков политенных хромосом. Показано, что распространение видов-двойников *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus* в заливах парапатрично и существенно различается, так как каждый вид приурочен к зонам с различной солёностью воды, перекрытие популяционных ареалов происходит в относительно узкой зоне солёности. Пространственная дифференциация исследуемых видов обусловлена наличием эколого-физиологических различий между видами-двойниками. Установлена различная степень эвригалинности видов-двойников, обусловленная видовыми особенностями регуляции обмена натрия, выдвинута теория о солоноватоводном происхождении *Ch. balatonicus*.

Теоретическое значение работы состоит в существенном вкладе в понимание роли экологических факторов при начальной дивергенции видов-двойников и их дальнейшей дифференциации, механизмах адаптации популяции к неоднородности условий обитания. Со стороны **практической значимости** работа М.Ф. Маркияновой вносит существенный вклад в возможность прогнозирования количественного развития и пространственного распределения изученных видов, являющихся важным компонентом водных экосистем и кормовым объектом промысловых видов рыб, что особенно важно в период климатической неопределённости.

По теме диссертации опубликована 21 работа, 3 из них опубликованы в журналах, входящих в перечень ВАК, 3 в прочих рецензируемых изданиях, 14 публикаций в материалах международных и всероссийских конференциях.

Диссертационная работа построена по традиционному плану и изложена на 133 страницах, состоит из введения, 8 глав с подведением итогов, заключения, выводов и списка литературы, включающего 174 источника.

Во **введении** обоснована актуальность исследования, степень изученности вопроса, указываются цель и задачи работы.

Глава 1 выполнена в виде литературного обзора, включающего исчерпывающее описание физико-географических, гидрохимических и биологических условий Куршского и Вислинского заливов, включающее течения, прозрачность, ветровой режим, температурный режим, ледовый режим, зообентос, зоопланктон и многое другое. Особое внимание уделено режиму солёности и общему минеральному составу воды изучаемых водоёмов.

Глава 2 полностью посвящена материалам и методам. Работа выполнена на материале, собранном за период 1997-2015 на 19 станциях в Куршском и 18 станциях в Вислинском заливов. В этот период было отобрано более 220 проб. Собирали, фиксировали и обрабатывали материал с применением стандартных, общепринятых методик. В ходе кариологического анализа М.Ф. Маркияновой было проанализировано более 250 кариотипов *Ch. plumosus*, более 490 кариотипов *Ch. balatonicus*, 2 кариотипа гибрида *Ch. muratensis* x *Ch. plumosus* и 1 кариотип *Ch. muratensis*. Так же подробно описывается методика изучения питания личинок. Обращает на себя внимание тщательное планирование экспериментов по изучению солёностной устойчивости и ионной регуляции у личинок.

В **главе 3** приводится подробная информация о месте нахождения и о кариотипах изучаемых видов, в том числе и гибридов. Отмечается, что кариотипы не отличаются от типовых, описанных ранее. Кариотип межвидового гибрида из Куршского залива описан очень детально, указано расположение маркерных элементов родительских видов, места конъюгации. Особенно хочется отметить высокое качество фотографий представленного кариотипа. Далее приводится информация о частоте встречаемости исследуемых видов, в том числе и редкого *Ch. muratensis*. Затем следуют рассуждения о возможности возникновения гибридов между *Ch. muratensis* и *Ch. plumosus*, включающие значительное количество фактологического материала. В итоге автор приходит к выводу, что гибрид существует локально в силу способности выживать только в специфических условиях переходных зон (эктонов).

Глава 4 очень удачно начинается с обзора литературы, посвящённой изучению кариофондов и хромосомному полиморфизму исследуемых видов. Здесь автор демонстрирует глубокое понимание предмета своего исследования, и указывает на некоторые несоответствия в количестве описанных последовательностей дисков политенных хромосом и исправляет их. Далее автор подробно рассматривает кариофонды *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus*, указывает количество найденных последовательностей, и, что особенно интересно, описанных впервые для каждого из видов. В целом структура кариофондов на протяжении длительного периода в исследуемом районе остаётся стабильной. Интересно рассуждение об отсутствии находок некоторых последовательностей в гомозиготном состоянии, что может свидетельствовать

об их летальном действии. В подразделе, посвящённом хромосомному полиморфизму в популяциях видов-двойников, подробно рассматривается само понятие полиморфизма, а точнее его понимание разными авторами. В итоге М.Ф. Маркиянова применяя критерий 1% сокращает количество последовательностей, участвующих в формировании полиморфизма, у *Ch. plumosus* с 52 до 12, а у *Ch. balatonicus* с 64 до 14, остальные возникают за счёт мутационного фактора, без участия естественного отбора. Анализируя хромосомный полиморфизм видов-близнецов, автор указывает на его полифункциональность у *Ch. plumosus*, а у *Ch. balatonicus*, напротив, зависимость от локальных условий обитания.

В главе 5 рассматривается распространение видов-двойников в исследуемом районе. Анализ показывает, что области распространения этих видов в изучаемых водоёмах расходятся в градиентных условиях среды и перекрываются лишь частично. Исходя из этого М.Ф. Маркиянова, с осторожностью, предлагает рассматривать их распространение как экологическую парапатрию.

В главе 6 проведено детальное исследование эколого-физиологических особенностей видов-двойников *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus*. Продолжая рассуждения о распространении изучаемых видов приводятся данные об их солёностной устойчивости. В эксперименте без предварительной акклимации выживаемость *Ch. plumosus* заметно выше только в пресной воде, в случае повышения солёности более 2‰ выживаемость была выше уже у *Ch. balatonicus*, таким образом, толерантный солёностный диапазон для *Ch. balatonicus* оценён как 2 - 8‰, а для *Ch. plumosus* менее 0.1 до 1.7‰, у акклимированных личинок наблюдается сходная картина с несколько расширенными границами. Таким образом, автор относит *Ch. plumosus* к группе пресноводных β-олигогалинных организмов, а *Ch. balatonicus* к группе пресноводных β-мезогалинных организмов. Кроме этого проведена экспериментальная работа по изучению особенностей ионной регуляции у представленных видов, и было установлено, что личинки *Ch. plumosus* регулируют содержание натрия в организме по пресноводному типу в узком диапазоне значений, а личинки *Ch. balatonicus* регулируют содержание натрия по солоноватоводному типу, что по мнению автора, вероятно, свидетельствует о его солоноватоводном происхождении.

Глава 7, посвящённая питанию видов-близнецов, начинается с подробного литературного обзора, из которого видно, что в летний период в пищевом комке личинок *Ch. plumosus* преобладают растительные остатки, у *Ch. balatonicus* олигохеты, а в зимний период у обоих видов обнаруживается детрит. Из собственных наблюдений автор диссертационной работы так же приходит к заключению, что по спектру питания виды не различаются, являются преимущественно детритофагами, лишь у *Ch. balatonicus* в рационе

могут присутствовать олигохеты. Таким образом, заключает автор, не смотря на высокое сходство состава пищи, между изучаемыми видами пищевая конкуренция не возникает, вероятно, вследствие обилия пищевого субстрата (детрита).

В главе 8 рассматриваются возможные экологические механизмы сегрегации видов-двойников. Так, адаптация к повышенной солёности могла привести к формированию *Ch. balatonicus*, как самостоятельного вида.

Раздел **Заключение** является обобщающим и в краткой форме отражает основное содержание работы. Здесь автор подводит итог и приходит к выводу о том, что в специфических условиях Куршского и Вислинского заливов формируется структура кариофонда с уникальным спектром последовательностей дисков хромосом, определённым уровнем хромосомной изменчивости, гетерозиготности и хромосомного полиморфизма, и каждая популяция *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus* занимает собственную экологическую нишу.

Как и к любой интересной работе, есть ряд вопросов и **замечаний**, которые носят рекомендательный характер, не снижающих общую положительную оценку работы.

1. Принято считать, что хирономиды строят в грунте трубки-домики, однако, во введении и разделе 7.2. указывается, что личики живут то в норках, то в домиках.
2. Название главы 1 в автореферате не соответствует названию в диссертационной работе.
3. На странице 92 диссертации указан источник Walshe, 1947, которого нет в списке литературы. Кроме этого автора статьи зовут Барбара, поэтому это не он, а она «пришла к выводу, что они могут добывать пищу путём фильтрации воды через сеть...».
4. В таблице 4.6 сумма частот встречаемости последовательностей в плече В равна 0.99, а плеча D составляет 1.01.
5. Было бы удобнее, если бы общее количество проанализированных личинок всех видов было указано непосредственно в разделе материал.
6. В итогах главы 4 в пункте 11 не указан вид.
7. В автореферате отсутствует раздел 4.2.3. Кариофонд популяции *Ch. balatonicus* Куршского залива, а название раздела 4.2.2. не соответствует названию в диссертационной работе.
8. В главе 8 диссертационной работы делается предположение, что начальная дивергенция исследуемых видов происходила на основании возникновения адаптации к повышенной солёности, и, возможно, шла сопряжённо с геологической эволюцией данного района. Поэтому было бы полезно указать подробнее о геологической эволюции Куршского и Вислинского заливов, когда началось и как происходило их заполнение. Говоря об экологической

пластичности *Ch. plumosus*: можно ли предположить, что личинки из любого другого водоёма, обладая высоким уровнем хромосомного полиморфизма, будут способны переносить солёность выше, чем 2‰, сохраняя при этом генетический обмен с менее выносливыми?

9. Есть пожелание к оформлению диссертации. Работа воспринималась бы легче, если бы было единообразие в последовательности представления материала, например, сначала Куршский, затем Вислинский залив, также *Ch. balatonicus*, затем *Ch. plumosus*, и остальные виды, и не размещать их в произвольном порядке.

В целом можно констатировать, что диссертация Маркияновой Марины Фёдоровны «Виды-двойники *Chironomus* группы *plumosus* (Diptera: Chironomidae) Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря», представленная к защите на соискание учёной степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология, представляет собой завершённый труд, выполненный лично соискателем, актуальный, имеющий практическое и теоретическое значение и соответствующий требованиям, изложенным в пп. 9, 10, 11, 13 и 14 «Положения о порядке присуждения учёных степеней», утверждённого постановлением правительства Российской Федерации от 24.09.2013 года №842, а её автор, несомненно, заслуживает присуждения учёной степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология.

Отзыв на диссертацию и автореферат заслушан и утверждён на совместном заседании лабораторий Экологии водных беспозвоночных и лаборатории Экологической биохимии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, протокол №17 от «11» сентября 2017г.

Старший научный сотрудник лаборатории Экологической биохимии ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

к.б.н.



В.В. Большаков

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской Академии Наук. 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, ИБВВ РАН.

Телефон/факс: (48547)24042

adm@ibiw.yaroslavl.ru

