

УТВЕРЖДАЮ

Директор ИБВВ РАН д.б.н., проф.

А.В. Крылов

12.02.2020 г.



**Отзыв ведущей организации**

**по диссертации Антона Геннадьевича Лухнева**

**“ТУРБЕЛЛЯРИИ OTOMESOSTOMIDAE И OTOPLANIDAE (PROSERIATA) ОЗЕРА БАЙКАЛ: МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ”,**

**представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология**

Диссертационная работа Антона Геннадьевича Лухнева посвящена исследованию малоизученной группы турбеллярий отряда Proseriata, населяющих озеро Байкал. Формирование фауны ресничных червей озера, природа ее эндемизма и таксономические связи внутри эндемичных "букетов видов" давно привлекали внимание эволюционных зоологов. Своевобразие этой фауны порождает большое число гипотез об ее происхождении. В связи с этим тема, выбранная А.Г. Лухневым в диссертационном исследовании, является актуальной и сомнений не вызывает. Конкретные цели и задачи, положенные в основу проводившихся работ, отвечают общей проблематике изучения фауны оз. Байкал.

Диссертация изложена на 203 страницах машинописного текста, состоит из введения, пяти глав, выводов, библиографии, содержащей 249 источников (отечественных и зарубежных), приложения. Работа снабжена 41 иллюстрацией, включая рисунки, фотографии, схемы, карты, таблицами. По мате-

риалам диссертации опубликовано восемь научных работ, в том числе четыре в журналах из списка ВАК.

Знание биоразнообразия турбеллярий вообще и качественного состава этих червей как высшего звена в трофической цепи псаммофильных сообществ прибрежной зоны в частности приобретает особое значение в связи с увеличением антропогенной нагрузки на этот уязвимый биотоп и экосистему Байкала в целом (Curini-Galletti, Casu, 2003; Timoshkin et al., 2016, 2018). Тем более исследования затрагивают докризисный фоновый период.

**ВВЕДЕНИЕ.** Обосновывается актуальность проведенных исследований байкальских турбеллярий как одной из наиболее разнообразных групп в озере, и которые имеют особое значение для понимания вопросов видообразования в древних озерах и эволюционной морфологии (Мамкаев, 2004). Обосновывается цель, научная новизна и практическая значимость проводимых исследований. Основная цель – дать морфологическую и фаунистическую характеристику турбеллярий *Proseriata* в оз. Байкал.

**ГЛАВА 1. “Обзор литературы”.** Основное внимание уделено современному состоянию изученности турбеллярий отряда *Proseriata*, включая систематику, морфологию таксономически важных систем органов просериат, особенно большое внимание уделено разнообразию в строении половой системы червей. Приведены отличительные признаки каждой группы в подотряде *Lithophora* (содержащей пресноводные виды), краткая информация о развитии, кариологии, экологии *Proseriata*. Приводится разнообразие пресноводных просериат, которое до начала исследований насчитывало 11 видов из четырех биogeографических областей: пять видов в Палеарктике, четыре в Неотропической области, один в Антарктической и один в Голарктической. В разделе приведены карты распространения пресноводных *Proseriata*. В целом, пресноводные *Proseriata* редки: шесть видов находятся в семействе *Otoplaniidae*, три – в семействе *Monocephelidae*, один – в *Japanoplana* и один – в семействе *Otomesostomidae*. В древних озерах *Proseriata* не были известны прежде.

В Байкале автором обнаружены представители двух семейств – Otomesostomidae и Otoplanidae. В главе приводится общая характеристика турбеллярий оз. Байкал, разнообразие которых чрезвычайно велико.

ГЛАВА 2. “Материалы и методы”. Автор подробно описывает использованные им методики. При этом, кроме обычных методов, им привлекаются и самые современные, такие как метод выделения нуклеиновых кислот совместно с А.Г. Королевой. Для анализа результатов фаунистических и таксономических исследований автором широко привлекались сравнительно-морфологические данные, современные методы многомерного математического анализа. Диссертантом получены обширные данные по тонкой гистологической организации эндемичных форм ресничных червей с использованием современной микроскопической техники, включая электронную микроскопию. А.Г. Лухневым разработаны схемы филогенетических отношений основных “видовых букетов” байкальских микротурбеллярий. Работа богато иллюстрирована оригинальными рисунками и микрофотографиями.

ГЛАВА 3. “Результаты и обсуждение”. Является основной центральной главой диссертации. Глава состоит из пяти подразделов, в которых рассматривается пространственное распределение видов червей семейства Otomesostomidae, их разнообразие в Байкале. Отмечено нахождение отомезостомид во всех частях озера от мелководья до глубины в несколько десятков и даже сотен метров, на разнообразных субстратах. Байкальские отомезостомиды освоили все типы грунтов и часто в большом количестве присутствуют в составе мейобентоса. В подразделе о разнообразии байкальских турбеллярий Otomesostomidae приводится описание и таксономический состав мировой фауны отомезостомид, включающий также четыре вида, три из которых являются байкальскими эндемиками: *Otomesostoma arovi* Timoshkin et Lukhnev, 2010; *Baikalotomesostoma stomi* Timoshkin et Lukhnev, 2010; *Combinostoma muzhinayensis* Timoshkin et Lukhnev, 2011 и один голарктический вид – *Otomesostoma auditivum* Forel et Du Plessis, 1874,дается определение

тельная таблица родов и видов с их описанием и распространением. В подразделе, посвященном изучению общей морфологии червей семейства Otomesostomidae, для байкальских и голарктического видов приводится характерный план строения и ряд общих признаков: парные яичники позади глотки, раздельные половые отверстия, женское позади мужского, наличие пениальной папиллы и стилета, расположение семенного пузырька дистально от простатического. Рассматривается родовой признак *Combinostoma* – объединение полового и ротового отверстий, который для Proseriata является уникальным. Наличие такой генито-оральной поры свойственно байкальским представителям Prolecithophora. Однако никаких морфоэкологических преобразований аналогичных найденным у пролецитофор, у *Combinostoma* не обнаружено. Проведен сравнительный анализ железистого органа *Baikalotomesostoma stomi* и подобных органов в других группах турбеллярий. Таким образом, эндемичные байкальские Otomesostomidae демонстрируют признак, аналогичные которому известны в других группах Proseriata, и редкий для турбеллярий в целом. Наибольшее сходство с Otomesostomidae из всех пресноводных просериат обнаруживает *Japanoplana insolita* Ax, 1994. Приводятся морфологические признаки, общие для этих таксонов. В подразделе «Морфология и систематика байкальских турбеллярий Otoplanidae» рассмотрены морфологические признаки турбеллярий семейства Otoplanidae: общее половое отверстие, каудальное расположение непарного семенного пузыря, комплексное строение копулятивного органа, состоящего из многочисленных кутикулярных игл и центральной воронковидной трубки. Даётся диагноз нового рода *Boreusyrtis* Lukhnev et Timoshkin, 2017 из подсемейства Parotoplaninae Ax, 1956 и описание единственного вида *Boreusyrtis maksimovae* Timoshkin et Lukhnev, 2017, его типовое местонахождение и распространение. Глава оканчивается подразделом, где представлен сравнительно-морфологический анализ байкальских турбеллярий Otoplanidae. Даётся сравнение морфологических признаков байкальских отопланид с известными

пресноводными видами рода *Pseudosyrtis* Ax, 1956 и с другими представителями семейства Otoplanidae. Наиболее существенное морфологическое преобразование байкальской отопланиды наблюдается в строении дистальной части женской половой системы, дана классификация планов ее строения. Поскольку молекулярно-биологический анализ одинакового морфологического признака байкальской и известной в литературе *Prosogynopora riseri* Laumer et Curini-Galletti, 2014 отопланиды показывает отсутствие общности происхождения, следовательно, морфологический признак возник у этих видов параллельно и независимо.

ГЛАВА 4. «Зоогеографические связи и филогения Otomesostomidae: сравнительный анализ эндемичных групп с дизъюнктивными ареалами». Нахodka в открытом Байкале широко распространенного, но сравнительно редкого вида *Otomesostomum auditivum* семейства Otomesostomidae имеет важное значение для зоогеографии и филогении фауны байкальских турбеллярий. Во-первых, вид, ранее неизвестный восточнее Урала, можно назвать голарктическим, поскольку существенно сдвинулась восточная граница его ареала. Во-вторых, находка очень важна для понимания вопросов происхождения уникальной эндемичной фауны турбеллярий Байкала. Три эндемичных вида байкальских Otomesostomidae, несомненно, представляют собой “букет” (монофилетичны), происхождение которого связано с единственным видом *Otomesostomum auditivum*, ареал которого разорван. Сравнительно-морфологический анализ байкальских отомезостомид позволяет сделать парадоксальный вывод о сосуществовании в пределах одного замкнутого водоема как специализированных эндемичных видов, так и близкого к предковой форме, широко распространенного вида-голаркта.

Аналогичные случаи прерывистого распространения имеются у планарий сем. Dendrocoelidae: *Dendrocoelopsis* Kenk, 1930, *Bdellocephala* de Mann, 1875 (Порфириева, 1977; Наумова и др., 2002; Naumova et al., 2006). Известны также подобные случаи среди ракообразных, обитающих в Байкале (Мазепо-

ва, 1978; Шевелева и др., 2012; Lee et al., 2014; Sheveleva et al., 2017). Дизъюнктивные ареалы родов или видов свидетельствуют о древности данных таксонов и рассматриваются, по мнению авторов, как результат оледенения и ледниковой трансгрессии в северной части Палеарктики в Плейстоцене (Окунева, 1989; Boxshall, Jaume, 2000).

Подобную историю можно предложить и для Otomesostomidae, с той лишь поправкой, что для *O. auditivum* убежищем кроме Байкала стали не подземные воды, а высокогорные озера Альп, Уральского и Кавказского хребтов, Кордильер. В таком случае этот вид можно причислить к ледниковым реликтам, каковыми считают некоторых планарий, выживших в Альпийских водоемах и затем распространившихся в Европе (Carpenter, 1928; Reynoldson, 1981; Schmitt et al., 2010; Brandle et al., 2017; Leria et al., 2018). Далее дано сопоставление Otomesostomidae с другой байкальской реликтовой группой Baicalarctiinae (Timoshkin, 1997). Сходство заключалось в прерывистости распространения этих двух групп турбеллярий; оба “букета видов” представлены таксонами высокого ранга (эндемичными родами и подсемейством); среди представителей обеих групп имеются виды-гиганты; те и другие освоили литораль открытого Байкала до глубин более 100 м. Отличия: Baicalarctiinae более разнообразны; родственные взаимоотношения между предполагаемыми формами и потомками у Otomesostomidae прослеживаются на уровне видов, а у Baicalarctiinae – на уровне подсемейств; предполагаемая предковая форма Otomesostomidae в настоящее время имеет голарктическое распространение, а Baicalarctiinae известны только в Байкале. Причины этих глубоких отличий при явном сходстве “исторических судеб” этих групп выяснить пока невозможно. Существование голарктического вида *O. auditivum* в открытой литорали Байкала подтверждает относительность явления несмешиваемости байкальской и палеарктической (голарктической) фаун. Вместе с тем, поскольку *O. auditivum* не найден в Прибайкалье, наличие этого вида и родственных эндемичных форм в Байкале свидетельствует об от-

существии географической изоляции и, следовательно, об осуществлении симпатрического аллотопного видообразования. Последнее возможно за счет большого количества в озере разнообразных ландшафтов и биотопов, где происходит дифференциация видов по субстрату, по ярусам, по зонам глубин (Тахтеев, 2008; Емельянов, 2004; Schon, Martens, 2004). По всей видимости, именно по такому типу шло видообразование байкальских *Otomesostomidae*.

ГЛАВА 5. «Зоogeографические связи и филогения байкальского рода *Otoplanidae*: морфологические и молекулярно-генетические данные». Все известные пресноводные *Otoplanidae* были найдены только в реках, байкальский вид – первый лимнический представитель семейства. Судя по молекулярным данным, дивергенция вида *Boreusyrtis maksimovae* произошла  $66.3 \pm 7.8$  млн л.н. (Лухнев и др., 2017), т.е. задолго до появления глубоководного собственно Байкала (30 млн. л.н.), в начале формирования Байкальской рифтовой зоны (Мац, Ефимова, 2017). Значит, *B. maksimovae* относится к той древнейшей группе байкальской фауны, предки которой, как считают, существовали в поздний меловой период и в начале палеогена 70–30 млн л.н. (Мац и др. 2011). В отличие от других гидробионтов этого возраста, для байкальских *Otoplanidae* можно предположить речной путь вселения в озеро (из центрально-азиатской озерной системы), поскольку многие современные пресноводные *Proseriata* обитают и в эстуариях, и в реках, соединенных с морем. В частности, морскими реликтами, как полагают, являются южноамериканские речные виды *Otoplanidae*, произошедшие в Плиоцене (5.3–2.5 млн л.н.), когда соединение между Атлантическим и Тихим океанами сократилось, дав начало пресным водоемам и водотокам центральной части Южной Америки (Boltovskoy, 1991 по: Norena et al., 2005).

Поскольку интерстициаль – исконное местообитание морских отопланид, а байкальский вид также найден исключительно в таком биотопе, логично предположить, что перед проникновением в Байкал промежуточным

местом обитания для Otoplanidae была интерстициальная подземная вода, после которой черви могли легко заселить псаммаль озера.

Исходя из молекулярных и морфологических данных можно предположить, что *B.maksimovae* либо сохранил (живя в реках или водоемах – предшественниках Байкала) черты, присущие предковой форме и большинству Otoplanidae (плезиоморфные), либо (если считать его сестринской линией) приобрел типичный для морского семейства облик параллельно (как губки, амфиподы, талассоидные моллюски, см. Тахтеев, 2016; Ситникова, 2004) в период существования в литорали гигантского озера – экосистемы океанического типа.

**ВЫВОДЫ.** Включают 5 положений, которые полностью отражают основное содержание диссертации.

Содержание автореферата соответствует содержанию рукописи диссертации.

Общее впечатление о диссертационной работе очень хорошее. Собранный материал тщательно обработан, проанализирован и грамотно изложен. Сделанные диссидентом выводы не вызывают сомнения и имеют большую практическую и теоретическую ценность. Диссертационная работа Антона Геннадьевича Лухнева по уровню проведенных исследований, использованным современным методам изучения турбеллярий, новым теоретическим положениям и научной новизне соответствует требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям по специальности 03.02.04 “зоология”.

Имеются небольшие замечания по диссертации, которые касаются нескольких досадных опечаток, которые не умоляют ценности данной диссертационной работы.

В целом, представленное к защите диссертационное исследование полностью соответствует всем критериям п. 9–11, 13, 14 "Положения о порядке присуждения ученых степеней", утвержденного постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842, предъявляемым к диссертациям на со-

искание ученой степени кандидата наук, а ее автор – Антон Геннадьевич Лухнев, вне всяких сомнений, заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 “зоология”.

Диссертация рассмотрена на заседании лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН 10.02.2020 г. (протокол № 2).

Старший научный сотрудник лаборатории экологии водных  
беспозвоночных Федерального государственного бюджетного  
учреждения науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина  
РАН  
кандидат биологических наук

12 февраля 2020 г.

*Perry*

Коргина Евгения Михайловна

152742, п. Борок, Ярославской обл., Некоузского района  
ФГБУН ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина РАН,  
тел. (рабочий) 4854724824  
E-mail: korgina@ibiw.yaroslavl.ru

