

Отзыв

официального оппонента

на диссертацию Маркияновой Марины Федоровны

«Виды - двойники *Chironomus* группы *plumosus* (Diptera: Chironomidae)

Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря»,

представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук

по специальности 03.02.04 – зоология

Диссертационная работа М.Ф. Маркияновой представляет собой актуальное многолетнее исследование, имеющее большое теоретическое и практическое значение. Работа посвящена одной из актуальных проблем зоологии - изучению основного компонента зообентоса Куршского и Вислинского заливов популяций хирономид видов - двойников *Chironomus* группы *plumosus* Meigen 1803. Полученные сведения о кариофондах и хромосомном полиморфизме, соленостных реакциях и особенностях ионной регуляции у видов-двойников *Chironomus* группы *plumosus* позволяют оценить роль экологических факторов при начальной дивергенции видов-двойников и их дальнейшей дифференциации, механизмах адаптации популяций к неоднородности условий обитания.

Диссертация М.Ф. Маркияновой представлена к защите в форме рукописи, которая состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов и списка литературы. Диссертация изложена на 133 страницах, и состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа проиллюстрирована 24 рисунками и 19 таблицами. Библиографический список насчитывает 174 источника, из которых 48 – на иностранных языках.

Научную новизну работы М.Ф. Маркияновой можно оценить как достаточно высокую. Диссертантом впервые проведено исследование состава видов-двойников *Chironomus* группы *plumosus* в открытой части Куршского и Вислинского заливов. Впервые проведено в Вислинском и продолжено в Куршском заливе многолетнее изучение кариофондов и хромосомного полиморфизма видов-двойников *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus*. Выявлены и

картированы новые для видовых кариофондов последовательности дисков хромосом. Установлена экологическая сегрегация популяций видов-двойников *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus*, возникающая в результате их пространственной дифференциации. Показано, что распространение этих видов-двойников в заливах парапатрично и существенно различается, так как каждый вид приурочен к зонам с различной соленостью воды, перекрытие популяционных ареалов происходит в относительно узкой зоне солености. Установлена различная степень эвригалинности видов-двойников, обусловленная видовыми особенностями регуляции обмена натрия, изучено питание видов-двойников.

Новизна результатов диссертационной работы М.Ф. Маркияновой полностью соответствует основным положениям диссертации, выносимым на защиту.

М.Ф. Маркиянова непосредственно принимала участие в сборе материала, лично проводила кариологические исследования, эксперименты по изучению соленостной устойчивости и регуляции обмена натрия, изучала питание. Личная доля участия М.Ф. Маркияновой 90 %.

По теме диссертации М.Ф. Маркияновой опубликовано 21 работа из них: 4 статьи в изданиях, рекомендуемых ВАК; 3 статьи в прочих рецензируемых изданиях; 14 публикаций в материалах международных и всероссийских конференций.

В первой главе диссертации М.Ф. Маркиянова приводит необходимые литературные данные, характеризующие гидрологический и гидрохимический режим Куршского и Вислинского заливов. Показывает, что по режиму солености Куршский залив является пресноводным полужакрытым водоемом. Вислинский залив можно классифицировать по солености как опресненный морской водоем с преобладающим влиянием морских факторов. Куршский залив подвергается сильному антропогенному загрязнению, с 1990-х гг. залив в нем регулярно наблюдается «цветение» микроводорослей. Донное население Куршского залива представлено эвригалинными морскими, пресноводными и солоноватоводными видами. На

долю пресноводных видов приходится основная часть бентоса – 94 %. Зообентос Вислинского залива представлен эвригалинными морскими и пресноводными видами, а также небольшим числом солоноватоводных видов.

Выбор водных объектов для исследований удачен: они различаются по гидрологическим и гидрохимическим показателям, степени и характеру антропогенного воздействия, играют важную роль в практике водопользования региона.

В главе 2 М.Ф. Маркиянова детально описывает полученные ею обширные материалы и использованные в исследованиях разнообразные методы, в частности отмечает, что в период 1997–2015 гг. на 19 станциях в Куршском заливе и 18 станциях в Вислинском было отобрано более 220 проб.

Таксономическую идентификацию личинок видов-двойников *Chironomus* группы *plumosus* М.Ф. Маркиянова проводила с использованием кариологического метода. Питание личинок IV возраста изучалось путем анализа состава пищевого комка. Всего диссертантом было проанализировано содержимое 35 кишечника *Ch. plumosus* и 53 кишечника *Ch. balatonicus*.

Для анализа влияния солености М.Ф. Маркиянова проводила эколого-физиологические эксперименты. Соленостная устойчивость личинок *Ch. balatonicus* оценивалась в острых опытах в широком диапазоне солености от 0.1 до 18 ‰. Проводились эксперименты и с акклимацией к заданным условиям. Эти эксперименты были совмещены с изучением особенностей ионной регуляции личинок.

Математическая обработка результатов осуществлялась с использованием пакета прикладных программ Excel. Данные представлены средними значениями, их стандартными ошибками, либо их доверительными интервалами при 95 % уровне вероятности.

В главе 3 изложены основные результаты кариологических исследований. Проведенное М.Ф. Маркияновой изучение видов-двойников *Chironomus* группы *plumosus*, показало, что в Куршском и Вислинском заливах состав видов-двойников *Chironomus* группы *plumosus* сходен и представлен видами *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus*. М.Ф. Маркияновой впервые зарегистрированы *Ch. muratensis* и межвидовой гибрид *Ch. muratensis* x *Ch. plumosus* в Куршском заливе, а также *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus* в Вислинском заливе. Кроме того, ею подтверждено присутствие *Ch. balatonicus* в северном и *Ch. plumosus* в северном и центральном районах Куршского залива.

Установлено, что встречаемость *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus* в исследованных заливах различна. В Куршском заливе доминирует *Ch. plumosus* (84 %), а *Ch. balatonicus* относится к второстепенным видам (24 %). В Вислинском заливе, напротив, доминантный вид *Ch. balatonicus* (89%), а *Ch. plumosus* – второстепенный (11%). *Ch. muratensis* в Куршском заливе относится к категории редко встречающихся видов.

М.Ф. Маркияновой показано, что гибридизация между *Ch. plumosus* и *Ch. muratensis* происходит на изолированных участках зоны симпатрии (случайная локализованная симпатрическая гибридизация), представляющих собой переходные зоны в специфических условиях которых, гибриды *Ch. muratensis* x *Ch. plumosus* имеют преимущество перед родительскими видами.

В главе 4 приводится обзор литературы, посвященной перечню последовательностей дисков хромосом (ПДХ) у видов-двойников *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus*», необходимый для сравнительного анализа полученных результатов.

М.Ф. Маркияновой было установлено, что кариофонд популяции *Ch. plumosus* Куршского залива представлен 19-ю последовательностями дисков, шесть из которых – новые, уникальные для вида. Показатели гетерозиготности несколько ниже, чем в целом по Европе. В 1998–2009 гг. в

кариофонде популяции спектр доминирующих основных и альтернативных ПДХ был стабилен. Структура инверсионного полиморфизма также была стабильна.

Исследования кариофондов двух популяций *Ch. balatonicus*, проведенные М.Ф. Маркияновой показали, что в популяции Вислинского залива все хромосомные плечи были полиморфны, а в популяции Куршского залива – полиморфны только пять плеч (А, В, С, D и G), плечи Е и F мономорфны. Выявлены различия в числе и спектре ПДХ кариофондов изученных популяций.

В популяции *Ch. balatonicus* Вислинского залива М.Ф. Маркияновой обнаружено 19 ПДХ, а в популяции Куршского залива – 13. Основные показатели хромосомной изменчивости – доля гетерозиготных особей и число гетерозиготных инверсий на одну особь в популяции Куршского залива более высокие, чем в популяции Вислинского залива. По спектру и числу последовательностей, инверсионный полиморфизм в популяции Куршского залива отличается от такового в популяции Вислинского залива. В Куршском заливе он представлен 11-ю ПДХ, а в Вислинском только 8-ю. Полиморфные системы плеч А, В и D включают различный спектр ПДХ.

В целом, кариофонды популяций видов-двойников *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus*, обитающих в Куршском и Вислинском заливах, характеризуются по данным М.Ф. Маркияновой высокими показателями хромосомной изменчивости – число последовательностей дисков близко к максимальному значению в ареале каждого из видов, но показатели гетерозиготности имеют более низкие значения, чем их средние в ареалах. Снижение показателей гетерозиготности обусловлено доминированием в кариофондах популяций этих видов-двойников основных и альтернативных (h'pluB2) последовательностей дисков в гомозиготном состоянии, а также их геномных и зиготических сочетаний.

В главе 5 М.Ф. Маркияновой показано, что *Ch. plumosus* широко распространен и присутствует во всех районах Куршского залива, *Ch.*

balatonicus встречается локально, только в северном районе залива. В Вислинском заливе широко распространен *Ch. balatonicus* и встречается во всех районах с высокой относительной численностью в пробе. *Ch. plumosus* обитает в заливе локально, только на небольшом участке на юго-западе. Оба вида встречаются совместно в районе Острудско Эльблонгского канала.

Анализ распространения видов-двойников *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus* в Куршском и Вислинском заливах, проведенный М.Ф. Маркияновой убедителен, и показал, что области распространения этих видов расходятся в градиентных условиях среды и перекрываются лишь частично, в небольшой зоне, в которой гибриды между этими видами отсутствуют. Исходя из чего, диссертант предполагает, что в Куршском и Вислинском заливах эти виды-двойники распространены парапатрично (экологическая парапатрия). В целом, характер распространения видов-двойников *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus* в Куршском и Вислинском заливах обусловлен конфигурацией поля солености и ее градиента.

В главе 6 приводятся результаты экспериментальных исследований соленостной устойчивости видов-двойников. М.Ф. Маркияновой показано, что *Ch. plumosus* обладает более низкой устойчивостью в отношении фактора солености, по сравнению с *Ch. balatonicus*, который имеет более высокую степень соленостной устойчивости. Личинки *Ch. balatonicus* обитают в заливах в тех районах, где средняя соленость вод не превышает 5 ‰, а максимальная достигает 8.0 ‰. Личинки *Ch. plumosus* распространены в заливах в водах соленостью до 2 ‰. Таким образом, именно фактор солености обуславливает распространение видов-двойников в Куршском и Вислинском заливах. В целом результаты натурных и экспериментальных исследований, полученные М.Ф. Маркияновой свидетельствуют о том, что, несмотря на филогенетическую близость видов-двойников *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus*, они значительно различаются по степени эвригалинности.

Диссертантом показано, что различная степень эвригалинности видов-двойников *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus* обусловлена видовыми

особенностями регуляции обмена натрия. Экспериментальные исследования ионной регуляции личинок *Ch. balatonicus* и *Ch. Plumosus* свидетельствуют, что личинки *Ch. plumosus* регулируют содержание натрия в организме по пресноводному типу в узком диапазоне значений, личинки *Ch. balatonicus* регулируют содержание натрия в организме по солоноватоводному типу. Способность *Ch. balatonicus* регулировать содержание натрия в организме в более широком интервале значений, чем *Ch. plumosus*, возможно, указывает на его солоноватоводное происхождение.

В главе 7 М.Ф. Маркиянова приводит литературный обзор работ по питанию личинок *Chironomus*, в частности, из Куршского и Вислинского заливов. В результате проведенных собственных исследований, изучения содержимого кишечника личинок было установлено, что в Куршском и Вислинском заливах личинки *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus* не различаются по составу и соотношению компонентов в пище. В условиях Куршского и Вислинского заливов личинки *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus* являются преимущественно детритофагами, растительная пища имеет второстепенное значение, а доля животной пищи незначительна. По способу добывания пищи личинки *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus* относятся к группе седиментаторов и неселективных собирателей. Несмотря на высокую степень перекрытия пищевых спектров видов-двойников *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus*, пищевая конкуренция между личинками в местах совместного обитания в заливах, вероятно, не возникает или крайне низка вследствие обилия их основной пищи – детрита.

В главе 8 М.Ф. Маркиянова обобщает результаты проведенных исследований, и оценивает возможные экологические механизмы видообразования и сегрегации видов-двойников. Диссертант подчеркивает, что значение физических и биотических факторов среды в эволюции данной группы изучено не достаточно. Обобщая собственные результаты и данные других исследователей, М.Ф. Маркиянова заключает, что дифференциация *Ch. balatonicus* от *Ch. plumosus* произошла как на хромосомном уровне, за счет

фиксации парацентрических инверсий и редкой перицентрической (Кикнадзе и др., 1996), генетико-биохимическом уровне (Филиппова и др., 1990), так и на экологическом уровне: в результате адаптациогенеза к новым условиям среды – *Ch. balatonicus* освоил новую экологическую нишу. Отсутствие гибридов (на стадии личинки IV возраста) в местах совместного обитания с *Ch. plumosus* как в Куршском и Вислинском заливах, так и в других водоемах, а также с другими видами - двойниками, вероятно, свидетельствует о том, что прекопуляционные репродуктивные изолирующие механизмы сформированы, и процесс видообразования находится на завершающей стадии дивергенции.

Разделы «Заключение» и «Выводы», полно и логично отражают результаты диссертационной работы М.Ф.Маркияновой, создавая целостную картину проведенных исследований.

Характеризуя в целом итоги исследования М.Ф. Маркияновой нужно отметить, что цель диссертационной работы – установить состав и распространение видов-двойников *Chironomus* группы *plumosus* в Куршском и Вислинском заливах, структуру их кариофондов, их эколого-физиологические особенности - успешно достигнута. Значительный массив полученных данных в совокупности с применением современных методов включая кариологические позволили М.Ф. Маркияновой поставить и успешно решить широкий круг научных проблем. Использование кариологического метода для таксономического анализа видов-двойников *Chironomus* группы *plumosus* наряду с натурным и экспериментальным изучением особенностей биологии отдельных видов, влияния факторов среды обитания, позволили соискателю оценить экологические механизмы видообразования и сегрегации видов-двойников. Созданная М.Ф. Маркияновой целостная картина производит хорошее впечатление и не оставляет сомнений в фактической обоснованности выводов и заключений диссертанта.

Основные положения диссертационной работы в полной мере отражены в 17 публикациях, а выводы представлены в форме 8 четко

сформулированных пунктов и заключения, дающих ясное представление о научных и практических достижениях соискателя.

Недостатки работы немногочисленны, не носят принципиального характера и не умаляют значения диссертационной работы М.Ф. Маркияновой. В частности, было бы желательным применение метода оценки количественного развития видов-двойников *Chironomus* группы *plumosus* по численности (экз./м²). Это позволило бы расширить и уточнить представления о распределении *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus* в градиенте солености. В этом случае глава 5, посвященная исследованиям распространения видов-двойников в Куршском и Вислинском заливах, могла дать представление не только о процентном соотношении разных видов-двойников, но и об их количественном развитии при разной солености. В главе 7 питание личинок *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus* характеризуется по показателям частоты встречаемости отдельных компонентов в содержимом кишечника. Число исследованных личинок (от 15 до 33 экз.) вполне позволяет приводить средние показатели частоты встречаемости в таблице 7.1. с ошибками средних или другими статистическими характеристиками. То же относится и к данным по относительному содержанию пищевых компонентов в кишечнике личинок хирономид в Куршском и Вислинском заливах, приведенным в таблице 7.2.

Заклячая анализ работы диссертанта важно подчеркнуть, что она является серьезным и всесторонним исследованием, вносящим ряд новых фактов о биологии и экологических механизмах видообразования и сегрегации видов-двойников *Chironomus* группы *plumosus*.

М.Ф. Маркиянова показала себя как сложившийся ученый, который хорошо владеет не только классическими методами зоологических исследований, но и кариологическими методами и способна самостоятельно формулировать и решать сложные научные и научно-практические задачи.

Диссертация М.Ф. Маркияновой бесспорно отвечает всем требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям, а ее автор

заслуживает присуждения ей ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04. – зоология.

14 09 2017г.

Старший научный сотрудник ЗИН РАН,

Кандидат биологических наук

Е.В.БАЛУШКИНА



Подпись руки Балушкиной Е.В.
удостоверяется
Ученый секретарь и.ш.