

ОТЗЫВ

члена диссертационного совета на диссертацию Филиппа Евгеньевича Четверикова на тему: «НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЧЕТЫРЕХНОГИХ КЛЕЩЕЙ (ACARI, ERIOPHYOIDEA) НА РАСТЕНИЯХ», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04. – Зоология

Диссертационная работа Ф.Е. Четверикова посвящена проблеме формирования симбиотических связей в фитопаразитарных системах с участием акариформных клещей на примере галловых клещей надсемейства Eriophyoidea. В диссертации значительное внимание удалено эволюционным преобразованиям морфофункциональной организации эриофиодей в связи с их адаптацией к существованию на растениях и переходу к паразитизму. При этом диссертант использует широкий спектр классических и современных методических подходов, включая световую, лазерную конфокальную и электронную микроскопию, выполнение 3-d реконструкций и построение филогенетий на основе анализа молекулярных маркеров. Грамотное использование методического аппарата, которое демонстрирует диссертант, повышает доверие к полученным им результатам и сделанным на их основе выводам.

Во введении диссертант характеризует галловых клещей как аберрантную группу крайне миниатюризованных хелицеровых. Предельное уменьшение размеров эриофиодей повлекло многочисленные утраты и упрощения в их строении (включая редукцию двух задних пар ног и утрату ряда систем органов), что наряду с высокой степенью специализацией группы трактуется автором в качестве важнейших факторов, ограничивающих эволюцию Eriophyoidea. На основе предварительного анализа обширного литературного и собственного материала в диссертации поставлена цель рассмотреть морфофункциональные особенности галловых клещей и выявить основные направления эволюции Eriophyoidea на растениях, реализуемые в условиях жестких эволюционных ограничений. Цель эта достигается диссидентом путем решения четырех основных задач: (1) анализа плана строения Eriophyoidea, (2) реконструкции филогенеза и анализа паразито-хозяинных связей, (3) выявления важнейших аспектов эволюционной пластиичности и (4) филогенетических связей с другими группами клещей. Диссертация структурирована так, что ее основные разделы последовательно раскрывают результаты в соответствии с этими задачами. Диссертация изложена на русском и английском языках, включает 388 страницы, 3 таблицы и 29 рисунков, в основном это оригинальные авторские иллюстрации из уже опубликованных диссидентом работ. По теме диссертации опубликовано значительное число статей в англоязычных журналах Web of

б/р 09/2 - 183 от 12.09.18

Science, а также глава в коллективной монографии посвященной проблеме коэволюции паразитов и хозяев.

Актуальность диссертации и новизна полученных результатов не вызывают сомнения. Следует отметить, что эриофиоидные клещи как паразитические организмы обладают способностью к расширению кормовой специализации, в связи с чем особенно актуальной представляется оценка потенциальной возможности их экспансии на новых хозяев в пределах различных экосистем, в частности в агроценозах, в которых галловые клещи представляют реальную биогенную угрозу для хозяйственной деятельности человека. Понимание способности эриофиоидей к расширению спектра растений-хозяев в результате горизонтальных переходов, анализ механизмов формирования новых галлондуцирующих видов, а также способности клещей к индукции галлогенеза наряду с другими аспектами их вредоносности, важно для прогнозирования клещевых инвазий и эпидемий в условиях современной экологической обстановки, включающей такие явления как глобальные климатические изменения, трансформации ареалов растений-хозяев, интродукция растений и заносы клещей в ходе торговли и переноса человеком. Кроме того, благодаря совокупности таких характеристик галловых клещей как предельная миниатюризация их организма, высокий уровень экологической специализации и способность к индукции галлогенеза, эриофиоиды представляют интересную модель для анализа (а) симбиотических отношений в фитопаразитарных системах и (б) путей формирования адаптаций к фитопаразитизму у акариформных клещей.

В первой главе диссертации представлен обзор данных по морфологии, анатомии и эмбриогенезу галловых клещей. Кропотливые исследования с применением методов электронной и конфокальной микроскопии позволили автору получить принципиально новые данные по строению ротового аппарата, мускулатуре, половой системы и эмбриональному развитию галловых клещей. В результате синтеза собственных и литературных данных в первой главе выдвигается гипотеза о том, что базовый план строения галловых клещей сформировался до перехода к фитопаразитизму в среде, где определяющую роль в эволюции предков эриофиоидей играл пространственный фактор. Такой средой по мнению автора могла быть почва. Хотя данная гипотеза на первый взгляд может казаться преувеличением, можно согласиться с автором, что ряд особенностей Eriophyoidea (включая форму тела, строение мускулатуры и ротового аппарата) действительно наводит на мысль, что необычный план их строения галловых клещей мог сформироваться в интерстициальной среде.

Вторая глава посвящена проблеме реконструкции филогенеза Eriophyoidea и анализу паразито-хозяиных связей галловых клещей. На основе анализа

последовательностей митохондриального гена Cox1 и ядерного гена 28S рДНК эриофиоидей автором реконструирована базальная дивергенция надсемейства *Eriophyoidea* и прослежены связи клещей с крупными филумами голосеменных и покрытосеменных. Некоторая излишняя подробность в морфо-анатомическом обзоре в первой главе находит в главе №2 свое объяснение: многие из обнаруженных автором в ходе сравнительно-морфологических изысканий новых признаки оказались синапоморфиями клад, выявленных в молекулярно-филогенетическом анализе.

В третьей главе в виде серии компактных обзоров представлены результаты анализа морфо-экологических особенностей эриофиоидных клещей. Автором выделено десять важнейших эволюционных тенденций, присущих *Eriophyoidea*. Стоит оговориться, что в тексте диссертации эти тенденции иногда упоминаются как «аспекты эволюционной пластичности», а иногда как «модусы эволюции». Пожалуй, последний термин в контексте обсуждаемых автором феноменов можно назвать некорректным, тогда как понятия «аспекты» и «тенденции» видятся более подходящими. Наиболее интересными из общетеоретических соображений представляются такие обсуждаемые Ф.Е. Четвериковым особенности эволюции эриофиоидей как массовое образование комплексов криптических видов и канализованность эволюционного процесса, реализующаяся через формирование так называемых «вторичных эволюционных каналов» между которыми наблюдается «осцилляция» (термины докторанта). Несмотря на некоторую туманность рассуждений о «вторичных каналах», в рассуждениях Ф.Е. Четверикова просматривается вполне осознанная и, пожалуй, достаточно аргументированная трактовка главной особенности формообразования в таксоне *Eriophyoidea*. Эти «вторичные каналы» с одной стороны отражают ограниченность морфологической эволюции, а с другой – служат средством для преодоления ограничений, наложенных специализацией и миниатюризацией.

Четвертая глава диссертации посвящена проблеме происхождения *Eriophyoidea*. На основе кладистического анализа морфологических признаков и последовательностей шести генов акариформных клещей автором выдвигается новая гипотеза о родстве галловых клещей с почвенными клещами группы *Endostigmata*. Результаты, изложенные в данном разделе, не бесспорны, что признает и сам автор, говоря, что «ни один из ... анализов не поставил точку в вопросе о происхождении эриофиоидей» (с. 111). Тем не менее, надо признать, что гипотеза о родстве с нематалицидами выглядит наиболее аргументированной и действительно получает наибольшее подкрепление данными, что оправдывает рассмотрение докторантом данной гипотезы как лидирующей. Рассуждения о возможной эволюционной траектории, которая привела к образованию галловых клещей, привели автора к идеи о происхождении предков эриофиоидей в почве с

последующим переходом к фитофагии и освоением разнообразных микростаций на растениях. Хотя вряд ли стоит так декларативно утверждать родство галловых и почвенных клещей, как это сделано автором в заключении, все-таки можно согласиться, что имеющиеся на сегодняшний день данные действительно скорее свидетельствуют в пользу выводов, которые сделаны в диссертации, чем противоречат им.

Выводы и положения, выносимые на защиту, сформулированы диссертантом четко и лаконично. Они в должной мере отражают полученные результаты и представляют важные обобщения в области акарологии, актуальные и для зоологии в целом.

В качестве критических замечаний хотелось бы отметить ряд опечаток, в частности в подписях к рисункам, и некоторые стилистические погрешности, которые иногда затрудняют понимание смысла, который вложен в те или иные фразы. Кроме того, как уже было сказано выше, в случае когда та или иная гипотеза не получает бесспорного доказательства, формулировать выводы необходимо менее декларативно. Тем не менее, в целом, диссертация написана понятным языком, легко читается и создает впечатление целостной работы.

Диссертацию Ф.Е. Четверикова можно охарактеризовать как крупное обобщение по галловым клещам и квалифицировать как исследование высокого уровня, заслуживающей положительной оценки. В связи с этим считаю, что диссертационное исследование Четверикова Филиппа Евгеньевича на тему: «Направления эволюции четырехногих клещей (Acari, Eriophyoidea) на растениях» соответствует требованиям, установленным Приказом от 01.09.2016 № 6821/1 «О порядке присуждения ученых степеней в Санкт-Петербургском государственном университете», а соискатель Филипп Евгеньевич Четвериков заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 - Зоология. Пункт 11 указанного Порядка диссертантом не нарушен.

Член диссертационного совета

Доктор биологических наук, профессор,

Главный научный сотрудник ЗИН РАН

К.В.Галактионов

10 сентября 2018 г.

