

## ОТЗЫВ

**члена диссертационного совета на диссертацию Четверикова Филиппа Евгеньевича  
на тему: «Направления эволюции четырехногих клещей (Acaris, Eriophyoidea) на  
растениях», представленную на соискание ученой степени доктора биологических  
наук по специальности 03.02.04 - зоология**

Диссертационная работа Ф.Е. Четверикова посвящена изучению основных направлений эволюции четырехногих клещей, – одной из крупнейших по числу видов таксономической группе акариформных клещей с неясными филогенетическими взаимоотношениями и множеством таксономических проблем.

**Актуальность исследования.** В теоретическом отношении актуальность темы определяется целым рядом особенностей изучаемой группы: огромным видовым многообразием группы, своеобразием морфологических, физиологических и экологических адаптаций к существованию на растениях, и широчайшим ее распространением.

Необходимость всестороннего изучения четырехногих клещей обусловлена существенными сложностями в систематике и диагностике таксонов и противоречивостью имеющихся филогенетических гипотез в отношении их родства как внутри надсемейства, так и в пределах отряда Acariformes. Возможность точной идентификации видов, знание общих закономерностей их эволюции, особенностей физиологии, жизненных циклов и механизмы воздействия на растения при галлообразовании имеют и огромное прикладное значение, поскольку позволяют выработать методы борьбы и контроля их численности.

**Научная новизна** работы Ф.Е Четверикова заключается в получении ряда важных теоретических результатов, внедрении ряда оригинальных и перспективных методов исследования этой группы клещей. Методами кладистического анализа молекулярных данных реконструирована филогения Eriophyoidea на уровне семейств. Обосновано родственные связи эриофиоидей с почвенными клещами-нематалицидами. Получены первые данные, в отношении генетических механизмов эриофиоидей вызывающих галлогенез. Впервые детально изучен эмбриогенез эриофиоидей и получены новые данные по их репродуктивной биологии. Получены дополнительные данные по строению ротового аппарата эриофиоидей. Описано 7 новых родов и 16 видов. Разработана методика препарирования живых микроартропод в капле фиксатора при помощи лазерного микродиссектора. Применен метод обнаружения экзувииев микроартропод в гербариях в ультрафиолетовом свете. Внедрен метод исследования покровов клещей и янтарных инклузов на конфокальном лазерном сканирующем микроскопе. Предложена новая методология исследования внутренних гениталий самок эриофиоидей путем сравнения трехмерных реконструкций.

**Теоретическая и практическая значимость.** Диссидентом внесен существенный вклад в понимание основных эволюционных направлений и тенденций этой чрезвычайно важной в практическом отношении группы клещей. В работе также обобщены и проанализированы данные по морфологии четырехногих клещей, прежде всего по общему плану строения, описаны основные морфотипы эриофиоидей и модификации их жизненного цикла. Разработаны новые методики изучения морфологии эриофиоидей, применимые для изучения и других групп микроартропод. Полученные новые данные по морфологии, физиологии и экологии Eriophyoidea, а также и выявленные закономерности в их эволюции, несомненно, позволят лучше оценить адаптивный потенциал этой группы и найдут применение в разработках методов борьбы и контроля.

**Общая характеристика.** Диссертация изложена на 388 страницах, в русской (204 с.) и английской (184 с.) версиях. В обеих версиях присутствует список литературы, включающий 174 ссылки. Обе версии включают 3 таблицы и 29 рисунков. Все таблицы и рисунки помещены в конце работы, что несколько затрудняет ее прочтение.

б/в 09/2 - 84 от 12.09.2018

**Введение.** В этом разделе приведена общая характеристика Eriophyoidea, история их изучения, современные состояния классификации и представления о филогении представления о филогении этой группы. Изложены цели и задачи работы, а также кратко – новизна полученных результатов.

Некоторое недоумение при прочтении вызывает отсутствие в работе отдельной главы «Материал и методы». Данные по использованным материалам (места сбора, коллекции, изученные таксоны) даны крайне скромно во Введении, а вместо хотя бы общего изложения методик, автор отсылает читателя к различным, в том числе и своим, публикациям. Это создает крайне неудобства при прочтении и является одним из наиболее существенных недостатков в рецензируемой работе.

**Глава 1.** В данной главе рассмотрено строение эриофиоидей, обсуждаются его особенности обусловленные миниатюризацией, а также вероятные адаптации и преадаптации к фитопаразитизму. При обсуждении адаптивного значения и возможных факторов, обусловивших развитие тех или иных модификаций, имеется несколько спорных утверждений. Так, спорным является утверждение, что «только у эриофиоидей редукция задних пар ног сочетается с червеобразностью тела» (с. 19). Редукция задней пары ног у взрослых стадий с совместно с увеличение тела (удлинение или/и утолщение опистосомы) имеется у некоторых саркоптиформных (*Ascouracaridae*, *Dermoglyphidae*) и тромбидиiformных (*Cheyletidae*) паразитических клещей и, по-видимому, обусловлена ограниченностью пространства в занимаемых микростациях и экономией ресурсов.

Также не заслуживает особого удивления то, что «данные по мускулатуре опистосомы эриофиоидей позволяют предположить, что дорзальные и вентральные части метаподосомальных сегментов редуцировались в разной степени» (с. 21). То, что дорзальные сегменты метаподосомы у акариформных клещей почти или полностью редуцированы, а их дорсальную поверхность на самом деле образуют дорсальные поверхности опистосомальных сегментов (С, D, Е ...), смешанные вперед, известно давно и проиллюстрировано во всех изданиях руководствах по акарологии (схема Coineau, 1974).

При описании работы ротового аппарата (с. 23) не совсем ясным остается механизм работы эриофиоидей, особенно учитывая то, что оба пальца хелицер (подвижный и неподвижный) «остаются развиты в равной мере и имеют форму игл». Осуществляется ли прокалывание (или сверление) за счет движения хелицеры в целом? За счет каких мышц?

Также несколько спорно утверждение, что сохранение ног I и II можно объяснить их важной ролью для жизнедеятельности эриофиоидей, в первую очередь для размножения (участвуют как в процессе откладки сперматофора самцом, так и его за-хвата самкой) и для расселения. – Скорее всего, сохранение двух пар конечностей в первую очередь является просто необходимым минимумом для передвижения этих клещей.

**Глава 2** посвящена проблемам филогении и таксономической системы четырехногих клещей. В ней рассмотрены основные проблемы нынешнего состояния системы, проведен сравнительный анализ примитивных и продвинутых эриофиоидей и обсуждаются морфологические маркеры базальных ветвей надсемейства установленных диссертантам на основании молекулярных данных. Кроме этого обсуждается связь представителей этих основных филогенетических линий с крупными таксономическими группировками высших растений.

К сожалению методики и почти все формальные характеристики филогенетических деревьев (кладограмм), полученных молекулярным методом, как и в случае с материалами и методами работы в целом отсутствуют как в самом тексте главы так и на рисунках, и читателя просто направляют к опубликованным работам. Это также является структурным недостатком данной работы.

**Глава 3**, одна из основных глав диссертации, посвящена рассмотрению морфо-экологических аспектов эволюционной пластичности эриофиоидей. В ней рассмотрены модификации морфотипа клещей в целом, степень консолидации тела, модификации отдельных систем органов (ротовой аппарат, хетом тела и ног) и варианты жизненных циклов. Кроме этого обсуждаются различные жизненные стратегии, в частности, такие как переход к эндопаразитизму в тканях растений и галлогенез. Обсуждается интересный феномен канализированной эволюции у четырехногих клещей, заключающийся в формировании довольно ограниченного набора морфотипов и формирование криптических видов. В главе имеется ряд спорных моментов и не совсем ясных заключений.

Диссертант пишет (с. 83, 84): «В ходе эволюции галлообразовательная активность возникала независимо и многократно в разных линиях эриофиоидей, более того, есть основания предполагать, что клещи неоднократно теряли и снова приобретали способность вызывать галлогенез. Утрата, равно как и приобретение такой способности теоретически могли происходить даже в течение одного поколения». Последнее предположение является крайне смелым и «основания» так предполагать, никак не изложены. И также, как и почему «эриофиоиды, приспособленные к жизни внутри галла» могут внезапно оказаться совершенно в иных условиях – на поверхности растения никакими примерами не поясняется. Тем не менее утверждается что «это – один из широко распространенных механизмов образования новых таксонов эриофиоидей».

При рассмотрении генов земляники, потенциально связанных с регуляцией галлогенеза (с. 85-87) следовало бы перечислить, если это было возможно, к каким из 5 названных тут же ниже функциональных групп какие гены относятся.

На с. 88-89 утверждается, что «криптическое видообразование может быть связано с исходной бедностью набора морфологических признаков эриофиоидей и объясняться принципом экономии». Бедность набора признаков это весьма субъективная оценка, так что это весьма спорное утверждение. Однако далее автор себя поправляет, вполне справедливо утверждая, что возникновение морфологически неразличимых видов может объясняться изменением темпа эволюции. К тому же, уже неоднократно обнаруживалось, что внешние морфологические критерии видового уровня далеко не всегда коррелируют с молекулярными различиями (в %), даже в пределах небольших и достоверно монофилетических таксонов (родов), в том числе у клещей.

Описывая предпосылки для образования криптических видов, среди прочих названа «возможность оплодотворения матерей и сестер сперматофорами сыновей и братьев соответственно, в особенности на ранних этапах развития таких новых популяций (=инбридинг)» (с. 91). Первый вариант вызывает сомнения. Есть ли достоверные данные по фактам повторного оплодотворения после или в ходе яйцекладки у самок эриофиоидей?

Рассматривая особенностей эволюции этой группы клещей, диссертант рассматривает так называемые им «вторичные эволюционные каналы» (с. 98). Весьма странно с понятийной точки зрения звучит: «В качестве таких каналов выступают несколько крупных полифилетических родов, морфотип которых регулярно воспроизводится в эволюции Eriophyoidea». Как может таксон быть «каналом»? Автор сам же тут же утверждает это своего рода морфотип. То есть эти устойчивые морфологические формы, вызванные адаптацией к сходным условиям, что при таксономической их интерпретации привело в установлению очень больших полифилетических родов, просто являются подтипами или субтипами выделенных автором основных морфотипов эриофиоидей. «Каналом» же в данном случае следовало, по-видимому, именовать комплекс определенных экологических условий, структурных и физиологических особенностей растения-хозяина

**Глава 4** посвящена проблеме происхождения эриофиоидей *Eriophyoidea* и их положению среди акариформных клещей. Это наиболее интересная, а также дискуссионная часть диссертации. Сначала рассмотрены основные гипотезы, касающиеся положение эриофиоидей

в системе Acariformes. Наиболее широко принятymi в настоящее время являются гипотезы о родстве этих клещей с Tydeoidea (когорта Eupodides) или с базальными группами клещей когорты Endeostigmata, в частности с надсемейством Nematalycoidea, обитателями песков и почвы. В главе подробно рассматривается, в пользу которой в основном свидетельствуют данные работы Ф.Е. Четверикова.

Тем не менее, следует отметить, что при молекулярно-филогенетическом анализе (с. 109, раздел 4.2.2), как признается и самим автором, в зависимости от набора генов (гены, кодирующими белки против генов рибосомальной РНК), результаты разнятся. Анализ, основанный на первом наборе, поддерживает вхождение эриофиоидей в состав Trombidiformes, а на втором – в Endeostigmata (Sarcoptiformes). Таким образом, сходство по одной из групп генов между эфиофиоидиями и одной из потенциально родственных групп, является, по-видимому, менее значимым, а может и конвергентным. Очевидно, что данная филогенетическая проблема в системе акариформных клещей требует дальнейших масштабных молекулярно-генетических исследований. Можно добавить, что несколько самых последних исследований на основе молекулярных данных (например, Szudarek-Trepto et al. 2018) все же свидетельствуют в пользу вхождения эриофиоидей в когорту Eupodides (Trombidiformes). Традиционная систематика группы также придерживается данной концепции (Krantz, 1978; Krantz, Walter, 2009).

Важнейшими морфо-экологическими аргументами, поддерживающими гипотезу о родстве эриофиоидей с нематалицидами, диссертант называет червеобразную форму тела и колюще-сосущий ротовой аппарат этих клещей. Автор предполагает, червеобразная форма тела могла сформировавшаяся у предков этих групп как приспособление к интерстициальному образу жизни (который ведут червеобразные нематалициды), позволила эриофиоидам изначально перейти тканевому паразитизму на растениях, по аналогии с паразитами млекопитающих, клещами семейства Demodecidae. Тем не менее, это скорее умозрительное заключение. Предположению о первоначальном обитании в тканях растений, противоречит следующее. Во-первых, отсутствуют какие-то механизмы для проникновения в ткани. Кроме того, для этого нужна крайняя миниатюризация тела, что вряд ли имелось у примитивных эриофиоидей. Червеобразная форма тела вполне могла возникнуть конвергентно, в связи с первоначальным скрытым обитанием на растениях в пазухах листьев, складках и т. п. Формирование же колюще-сосущего ротового аппарата вообще очень часто возникало у Acariformes в связи с переходом к питанию жидкой пищей.

Заключительная часть диссертации включают разделы **Заключение, Выводы и Основные положения, выносимые на защиту**, где достаточно полно и лаконично суммируют результаты диссертации.

Серьезная **апробация** материалов диссертации очевидна из списка международных симпозиумов и конгрессов, где эти материалы были доложены (Введение) а также перечня литературы, где указано 56 статей Ф.Е. Четверикова по теме, в том числе 51 статья опубликованная в рецензируемых журналах.

Исходя из вышесказанного, несмотря на ряд указанных недочетов и дискуссионных выводов, считаю, что диссертация Ф.Е. Четверикова является самостоятельной, законченной научно-квалификационной работой, обладающей достаточной актуальностью, имеющей научную новизну и теоретической и практической значимостью. Содержание работы соответствует поставленным в ней целям и задачам. Большинство выводов достоверно и хорошо обосновано.

Диссертация **Четверикова Филиппа Евгеньевича** на тему: «Направления эволюции четырехногих клещей (Acari, Eriophyoidea) на растениях» соответствует основным требованиям, установленным Приказом от 01.09.2016 № 6821/1 «О порядке присуждения ученых степеней в Санкт-Петербургском государственном университете», соискатель **Четверикова Филиппа Евгеньевича** заслуживает присуждения ученой степени доктора

биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология. Пункт 11 указанного Порядка диссертантом не нарушен.

Член диссертационного совета  
Д.б.н., Главный научный сотрудник  
Зоологического института РАН



Миронов Сергей Валентинович

Дата 10.09.2012

