# ОТЗЫВ

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

Диссертационное исследование Ф.Е. Четверикова посвящено одной из наиболее таксономически проблемных групп акариформных клещей – четырехногим клещам. Значительное видовое разнообразие сочетается у них с упрощенным морфологическим строением и мелкими размерами, что приводит как к проблемам диагностики, так и к затруднениям при построении классификации. План строения этой специализированной группы фитопаразитов настолько радикально трансформирован, что установление ее родственных отношений с другими клещами на основе только морфологических данных практически невозможно.

**Актуальность** рецензируемой работы определяется наличным состоянием систематики эриофиоидей. Огромное число описанных видов (около 5000) при однотипной морфологии угрожает завести в тупик таксономию и, соответственно, сузить возможности для экологических и эволюционных исследований в группе клещей, обладающих заметным местом в природных экосистемах и достаточно большим хозяйственным значением. Предпринятые диссертантом, на основе ряда методических новшеств, успешные попытки ревизовать и расширить комплекс признаков, пригодных для целей систематики четырехногих клещей, отвечают, таким образом, насущной научной необходимости.

**Научная новизна** исследования заключается как в получении ряда важных результатов, так и во внедрении некоторых перспективных методов. Диссертантом впервые изучен эмбриогенез эриофиоидей, который, как оказалось, обладает уникальными для акариформных клещей характеристиками. Обнаружена новая структура (суборальная вилка) в составе ротового аппарата. Описано 7 новых родов и 16 видов. Построена молекулярная филогения четырехногих клещей на уровне семейства. Начато изучение генетических механизмов вызываемого ими галлогенеза у растений. В области методики диссертантом впервые применена техника трехмерных реконструкций для описания внутренней морфологии четырехногих клещей и препарирование клещей с помощью лазерного микродиссектора, внедрен метод исследования покровов на конфокальном лазерном сканирующем микроскопе. Предложен метод поиска эриофиоидей в гербариях при помощи ультрафиолета. Следует отметить, что в работе использованы обширные материалы, собранные лично диссертантом в Восточной Европе, на Дальнем Востоке, в

вх. N 0912 - 138 от 03.08.18

Южной Африке и в Северной Америке.

**Теоретическая и практическая значимость** работы состоит в обобщении и значительном обновлении данных по морфологии четырехногих клещей, прежде всего по строению ротового и полового аппарата, которые ранее были изучены недостаточно. Приведенные в диссертации сведения о связях эриофиоидей с таксонами высших растений, об обусловленных фитопаразитизмом модификациях их жизненного цикла, об адаптивной природе стандартных морфотипов, об особенностях видообразования в этой группе вносят важный вклад в эволюционные исследования клещей, демонстрируя возможность эволюционной пластичности вопреки миниатюризации и связанному с ней глубокому упрощению строения.

**Общая характеристика** работы. Диссертация изложена на 388 страницах, включая русскую и английскую версию. В обеих версиях присутствует список литературы, 3 таблицы и 29 рисунков. Русская версия занимает 204 страницы. Таблицы и рисунки вынесены в Приложение, что заметно затрудняет изучение работы.

Во **Введении** приводятся общая характеристика изучаемой группы, история ее исследования и современное положение дел в этой области. Излагаются цели и задачи работы, обосновывается новизна полученных результатов, сообщаются сведения об апробации. Кратко упомянуты использованные методы и материалы. Раздел материала и методики в диссертации отсутствует, за подробным описанием методик автор отсылает читателей к разным публикациям, что следует считать недостатком работы.

В **Главе 1** описан план строения эриофиоидей. Отмечены его особенности, связанные с миниатюризацией, а также вероятные адаптации к фитопаразитизму. Здесь есть спорные моменты: так, не обосновано утверждение о том, что участие щетинок в локомоции и расселении – результат адаптации к жизни на растениях (с. 38).

**Глава 2** посвящена построению филогении и ревизии системы четырехногих клещей; здесь рассмотрена также связь примитивных и продвинутых эриофиоидей с основными таксонами высших растений. Отмечу странное утверждение о том, что «система Эмрайна, несмотря на использование гомопластических признаков и признание априорно пара- и полифилетических таксонов, позволяет все же успешно определять эриофиоидей до рода» (с. 44). Каким образом признание парафилетических таксонов могло бы помешать успешно определять экземпляры до рода?! Надеюсь, что автор просто неудачно выразился, противопоставив совершенно не связанные друг с другом функции системы.

В **Главе 3** рассмотрены морфо-экологические аспекты эволюционной пластичности эриофиоидей. Охарактеризованы модификации отдельных органов и систем органов, морфотипа в целом, степень консолидации тела, а также модификации жизненных циклов

и такие жизненные стратегии, как переход к эндопаразитизму и галлогенез. Обсуждается феномен канализованной эволюции у четырехногих клещей, с постоянным воспроизводством ограниченного числа стандартных морфотипов, возможности смены хозяев и образование криптических видов. В результате досадной опечатки на с. 79 имеет место отсыл не к тому разделу работы (2.4 вместо 4.2).

**Глава 4** посвящена проблеме происхождения эриофиоидей и их месту в системе акариформных клещей. Это наиболее спорная часть всей работы. Два основных положения – родство эриофиоидей с нематалицидами и интерстициальный образ жизни протоэриофиоидей – обоснованы диссертантом гораздо слабее, чем он утверждает в своих выводах.

1. Для морфологического анализа (раздел 4.2.1) было взято 50 таксонов (против 198 в молекулярном анализе), куда кроме эриофиоидей вошли только те группы клещей, с которыми их когда-либо сближали. Такое ограничение материала, опирающееся на субъективные факторы, а также отсутствие обоснования выбора внешней группы (насколько можно понять из приведенной кладограммы, в качестве таковой взяты сольпуги и рицинулеи), не позволяет считать результаты анализа достоверными.

2. Как показал молекулярно-филогенетический анализ (раздел 4.2.2), основные конкурирующие гипотезы – H2 (эриофиоидеи входят в состав тромбидиформных клещей) и H1 (эриофиоидеи не входят в состав тромбидиформных клещей) + H4 (эриофиоидеи объединяются с нематалицидами) – поддерживаются разными группами генов: H2 – генами, кодирующими белки, а H1 и H4 – генами рибосомальной РНК (таблица 3). Следовательно, когда диссертант затем проводит статистический анализ с полным набором генов, он основывает его на заведомо гетерогенном материале. Результат такого анализа будет зависеть от случайных в данном контексте факторов – например, от числа и состава генов в первой и второй группе. Таким образом, вывод о большей вероятности родства эриофиоидей с нематалицидами, сделанный именно на основе суммарного анализа, не является обоснованным и должен быть отвергнут.

3. Червеобразная форма тела и колюще-сосущий ротовой аппарат, как отмечает диссертант, могли сформироваться у протоэриофиоидей либо как приспособление к интерстициальному образу жизни (который ведут червеобразные нематалициды), либо в связи с тканевым паразитизмом (как у демодецид, например). Первому варианту он отдает предпочтение потому, что считает эриофиид родственными нематалицидам. Но это, во-первых, логическая ошибка, так как особенности морфологии, явно связанные со средой обитания, не требуют эволюционного родства для своего объяснения (как и сама общность среды обитания) и, во-вторых, родство эриофиид и нематалицид, как мы видим, не обосновано.

Разделы «**Заключение**» и «**Выводы**» достаточно полно и лаконично суммируют результаты диссертации. Из шести выводов первые два содержат спорные положения, выведенные в Главе 4.

Текст завершается тремя **Основными положениями, выносимыми на защиту** – второе из них содержит недостаточно обоснованное (как показано выше) утверждение об интерстициальном образе жизни предков эриофиоидей – за которыми следует список **Цитированной литературы** и **Приложение** с таблицами и рисунками.

Достаточная **апробация** материалов диссертации очевидна из списка литературы, где легко найти работы Четверикова по теме исследования, опубликованные в международных рецензируемых журналах, а также из приведенного во Введении списка международных симпозиумов и конгрессов, где эти материалы были доложены.

Таким образом, диссертация Ф.Е. Четверикова является самостоятельной, законченной научно-квалификационной работой, обладающей достаточной актуальностью, научной новизной, теоретической и практической значимостью. Содержание работы соответствует поставленным в ней целям и задачам. Большинство выводов достоверно и хорошо обосновано.

На основании изложенного считаю, что 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 Четвериков Филипп Евгеньевич 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,
старший научный сотрудник
лаборатории по изучению
паразитических членистоногих
ФГБУН «Зоологический институт РАН» Стекольников Александр Анатольевич

Подпись руки Стекольникова А.А.
удостоверяется
Ученый секретарь

Дата: 31.07.2018