

ОТЗЫВ

на диссертационную работу Новицкой Анны Сергеевны
«ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ СЧЕТНЫХ
ПРИЗНАКОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ»,
представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук
по специальности 03.02.08 – экология

Актуальность темы. В природе существует много различных типов симметрий, но значительный интерес у исследователей вызывает билатеральная (зеркальная). Её точное или приблизительное проявление является важнейшим свойством подавляющего числа активно передвигающихся и ряда прикрепленных живых организмов. Чаще всего встречаются лишь приблизительно симметричные объекты, которые принято обозначать понятием асимметрия. Фенотипическая изменчивость симметрии может быть вызвана различными причинами, в том числе колебаниями условий окружающей среды. Один из типов фенотипической изменчивости симметрии – флуктуирующая асимметрия (ФА) – является адекватной характеристикой стабильности развития организмов, отражая результат способности признака развиваться с определенным спектром проявлений по отношению к его генетической траектории. При этом по уровню ФА возможно оценить состояние организмов до появления явных признаков угнетения. Увеличение значений показателя флуктуирующей асимметрии свидетельствует об определенной степени нагрузки на экосистему. Автор диссертационной работы проводит анализ возможности расчета ожидаемых долей симметричных и асимметричных форм на основе подхода, предложенного Б.Л. Астауровым в 1930-х годах для анализа билатеральных признаков. Важно, что, применяя данный подход к оценке флуктуирующей асимметрии меристических признаков, при выявлении влияния стресс-факторов не требуется искать «условно чистый» контроль, а достаточно сравнивать фактические и теоретические значения. В связи с этим исследования в этой области представляют значительный интерес для ряда научных направлений, в том числе для мониторинга состояния естественных популяций. Кроме того, ранее выявленная связь уровня ФА с векторной активностью кровососущих переносчиков, предопределяет важность подбора индексов, адекватно описывающих этот вид изменчивости, для районирования территорий по эпидемиологическим рискам проявлений трансмиссивных природно-очаговых инфекций.

Достоверность и научная новизна результатов:

Достоверность результатов и выводов обоснована используемыми общенаучными методами познания, а также аналитическими и статистическими методами. Автором предложены новые способы дифференциации направленной и ненаправленной асимметрии, флуктуирующей и антисимметрии. Предложен индекс (Сф-Ст), описывающий соотношение фактически наблюдаемой доли симметричных

форм (Сф) и теоретически ожидаемой (Ст) по правилу Астаурова, который характеризует неоднородность выборок. Разработан подход к прогнозу значений Сф-Ст в искусственно созданных выборках. Показано, что в природе в популяциях членистоногих значения Сф обычно выше Ст, что может быть обусловлено неоднородностью выборок. Рассчитаны границы ($Cф > 1/\text{число морф}$ и $Cф-Ст < 0,32$), в пределах которых может проявляться естественная вариация ФА в популяциях. Выход за эти границы свидетельствует либо об изменении типа билатеральной асимметрии, либо о действии естественного отбора. Совместное применение двух индексов (Сф-Ст и показателя дисперсии разности в проявлении признака с двух сторон тела) позволило повысить надежность оценки стабильности онтогенеза членистоногих при изучении влияния экологических факторов.

Значимость результатов для науки и практики

Результаты исследований служат основой для совершенствования подходов к мониторингу влияния на популяции членистоногих экологических стресс-факторов различной природы. Показано, что в случаях выхода фенотипической изменчивости по счетным билатеральным признакам за пороговые значения ($Cф > 1/\text{число морф}$ или $Cф-Ст < 0,32$) с большой долей вероятности можно утверждать, что исследуемая структура популяции изменяется под действием естественного отбора. Результаты работы используются при чтении вузовских курсов, что отражено в прилагаемых к диссертационной работе Актах внедрения.

Оценка содержания диссертации

Работа изложена на 145 страницах, состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы, приложений; иллюстрирована 16 рисунками, содержит 28 таблиц. Список цитируемой литературы содержит 143 работы, из них 35 иностранных авторов. Оформление работы отвечает требованиям, предъявляемым к диссертациям. Материалы автореферата и опубликованных работ достаточно полно отражают содержание диссертации. Работа прошла апробацию на ряде международных научных конференций, проходивших в 2010-2015 гг. Текст выверен, с интересом и легко читается. Соблюдены все правила по оформлению диссертационных работ.

Во введении (ст р. 4-8) излагается актуальность темы исследования, сформулированы цель и задачи работы, научная новизна, практическое значение, защищаемые положения, описывается структура диссертации.

В первой главе (9-30 стр.) диссертации на основе литературных данных приводится описание такого явления, как фенотипическая изменчивость билатеральных признаков, типы и особенности ее проявления, роль в формировании популяционной приспособленности организмов к окружающей среде. Особое внимание уделено флуктуирующей асимметрии. Описываются примеры ФА как индикатора влияния стрессовых условий, в том числе и антропогенных факторов и самого важного их них – загрязнения окружающей среды промышленными предприятиями. Дана характеристика и методы расчета индексов, применяемых для оценки стабильности развития

организмов, используемые в работах отечественных и зарубежных исследователей.

Во второй главе (31–44 стр.) содержится информация о материалах и методах исследования. Автор хорошо владеет современными методами исследования, грамотно интерпретирует и статистически обрабатывает полученные данные. Во второй главе подробно описываются объекты, использованные при натурных исследованиях. Это три выборки плодовой мухи *Drosophila melanogaster* из природной популяции (Северный Кавказ) и серия выборок из двух популяций таежного клеща *Ixodes persulcatus* (пригородные зоны городов Братска и Иркутска, характеризующиеся контрастными условиями среды обитания популяций и антропогенной нагрузкой). Сравнение показателей, описывающих природные выборки, проведено с применением методов параметрической и непараметрической статистики. В частности, использованы критерии Стьюдента, Фишера, знаков, χ^2 , различные модели двухфакторного и однофакторного дисперсионных анализов, коэффициент корреляции Пирсона.

Для более полного понимания пределов, в которых может изменяться структурная организация билатеральных признаков в естественных популяциях, проведен предварительный анализ результатов компьютерного симулирования, позволяющий регулировать основные параметры, характеризующие выборки. Использовались два типа компьютерной симуляции: математическое (статистическое) описание явления (выборок), которому соответствуют единицы наблюдения («особи»); и «карточные» модели, в которых значения левой стороны тела особей являются реальными данными, а значения правой – сгенерированы случайным образом в диапазоне естественной популяционной вариации признака.

В третьей главе (45-67 стр.) проведен анализ результатов компьютерной симуляции проявлений билатеральной изменчивости признаков. Создавались выборки с фенотипической изменчивостью счетных признаков трех типов: ФА, направленной асимметрией (НА) и антисимметрией (АНС). Установлено, что для их дифференциации при «идеальных» условиях достаточно установить величину среднего значения разности в проявлении признака с двух сторон тела и наличие в выборке симметричных особей. Включение в выборку особей, отклоняющихся от «идеального» типа асимметрии оказывает воздействие на реализацию анализируемых индексов, изменяя значения дисперсии разности сторон в проявлении признака (σ_d^2), среднего значения разности и доли симметричных форм.

А.С. Новицкая подробно рассматривает результаты расчетов индексов при компьютерной симуляции каждого типа асимметрии в отдельности. Показано, что для выявления НА типа изменчивости билатерального счетного признака должно быть доказано, что средняя арифметическая разности в его проявлении с правой и левой стороны тела значимо отличается от нуля. Для точного вычленения этого типа проявления билатеральной симметрии автор использует метод идентификации с

применением двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA смешанная модель с одним наблюдением в ячейке: фиксированный фактор – «сторона тела»; случайный – «особь»).

Для разграничения «неидеальных» выборок по АнС и ФА типу изменчивости наиболее оптимальным методом является графический анализ распределения показателя разности в реализации признака с двух сторон тела. Для ФА изменчивости билатеральных счетных признаков отчетливо выражена унимодальность с вершиной, направленной вверх, что не характерно для АнС типа.

Также для ФА автор проводит дополнительные исследования с помощью «карточной» модели. Показано, что в искусственно созданных однородных по своей структуре выборках правило Астаурова полностью реализуется. Нарушение соотношения $Ст=Сф$ возникает при объединении отдельных групп особей. Причиной подобного отклонения является неоднородность выборок, а не нарушение стабильности онтогенеза — эффект известный в популяционной генетике как эффект Валунда. Объединенные сгенерированные выборки при сравнении Сф и Ст проявляют избыточность симметричных форм. Автором предложен индекс Сф-Ст, который (при отсутствии отбора) характеризует величину неоднородности объединенной выборки. Используя формулы из популяционной генетики для расчета Ст, автор проводит анализ абсолютных значений величины избытка Сф в гетерогенной группе в зависимости от изменения долей одной из двух морф в гомогенных выборках. При этом А.С. Новицкая приходит к выводу, что, если в природной популяции величина избытка С особей по изучаемому признаку достоверно выше 0,32, то это указывает на то, что, либо в процессе развития преимущественно реализуются С формы (отклонение от ФА изменчивости), либо симметричные особи лучше выживают в окружающей среде. Также автор проводит анализ характера сочетанного изменения рассмотренных индексов, для улучшения интерпретации полученных результатов в отношении оценки стабильности онтогенеза особей. Минимальная доля симметричных особей в популяции при ФА изменчивости счетного признака может быть равна величине $-1/m$ (m – число наблюдаемых дискретных морф). Максимальная – 0,32. Важно, что если доля симметричных особей лежит за пределами обозначенных порогов, то необходимо обсуждать влияние экологических факторов на выживаемость особей или тип изменчивости билатерального признака. Внутри этого диапазона можно говорить об оценке стабильности онтогенеза при адекватной характеристике уровня ФА изменчивости.

В четвертой главе (68-86 стр.) подробно излагаются результаты исследования характера проявления симметрии по билатеральным счетным признакам для природных выборок дрозофил. В этой главе А.С. Новицкая применяет алгоритм анализа, предложенный в третьей главе, для изучения на природных выборках дрозофил. Исследуется изменчивость числа веточек аристы (ВА) и стерноплевральных щетинок (СЩ) у самцов и самок. В летней и осенней выборках самцов по признаку ВА выявлен НА тип изменчивости.

Следовательно расчет индексов Ст и Сф-Ст не возможен. Для самок тех же выборок анализ выявил ФА изменчивость, но оценить характер изменения стабильности онтогенеза в весенней выборке по сравнению с летней и осенней не представляется возможным, так как индексы σ_d^2 и Сф-Ст изменяются в противоположном направлении.

Анализ проявления признака СЩ, показал увеличение нестабильности развития у мух в летний сезон, как у самок, так и у самцов. Вероятно, это связано с влиянием неблагоприятных экологических факторов, проявляющих свое действие на них в этот период. Не выявлено межполовых различий в проявлении признака.

У автора была возможность сравнить признаки с разной адаптивной ценностью, так как известно, что признак ВА для дрозофилы обладает большей адаптивной ценностью, чем СЩ. И для самцов и для самок большая нестабильность развития по всем индексам характерна для менее адаптивно важного признака – СЩ. Выявлено, что величина эксцесса С форм по адаптивно важному признаку (ВА) в летний период резко падает по сравнению с весной. Подобной закономерности не наблюдается по признаку СЩ, имеющему меньшую селективную ценность. Следовательно, гетерогенность выборок по двум признакам изменяется не синхронно, и по менее адаптивно важному показателю (СЩ) фенотипическая неоднородность может сохраняться и в неблагоприятных для мух условиях летнего сезона.

В пятой главе (87-113 стр.) проанализирован характер проявления билатеральных счетных признаков для природных выборок таежного клеща из контрастных условий обитания на территории Иркутской области. Анализ проведен по четырем счетным признакам – расположению хетт на коксе первой и четвертой пары ног. Выявлена изменчивость только ФА типа. По признакам первой пары ног различия в средних значениях σ_d^2 у клещей, собранных на двух территориях, не достоверны. Однако детальный анализ показал, что σ_d^2 больше у особей с территории Братского района. Анализ индекса Сф-Ст показывает, что неоднородность выборок клещей из более суровых климатических условий Братского района достоверно ниже, чем из пригородов Иркутска. Оценить характер изменения стабильности онтогенеза у клещей с двух территорий не представляется возможным, так как индексы σ_d^2 и Сф-Ст изменяются в противоположенном направлении. Анализ индекса Сф-Ст по признакам коксы четвертой пары ног показывает, что достоверных различий по уровню неоднородности выборок клещей с двух территорий не установлено. Средние значения индекса σ_d^2 для всех признаков выше у особей из Братского района по сравнению с Иркутским. Учитывая, что у иксодовых клещей первая пара ног имеет большее селективное значение, по сравнению с четвертой, прослеживается аналогия с данными, полученными на дрозофиле. Сочетанный учет изменения индексов σ_d^2 и Сф-Ст позволяет говорить об увеличении нестабильности развития клещей в более суровых условиях обитания (пригороды Братска).

Анализируя уровень ФА билатеральных признаков у клещей с различиями в строении экзоскелета, А.С. Новицкая установила, что у самок с

аномалиями тип проявления асимметрии не меняется, и в выборках подобных особей не происходит селективного изменения структуры. Также не выявлено достоверных различий в средних значениях индексов по изученным признакам на обеих парах ног. Это указывает на отсутствие различий в уровне стабильности развития, по изученным признакам, у особей с нормальным и аномальным экзоскелетом.

Заключение (стр. 114-119), на мой взгляд, написано хорошо, в нем дается обобщенное краткое изложение основных этапов работы, названы также перспективные, с точки зрения автора, направления дальнейших исследований.

Выводы по диссертации (стр. 120-121) в целом отражают все многообразие научных сведений, полученных диссертантом, полно описывают главные результаты выполненного исследования, в достаточной степени обоснованы и соответствуют поставленным задачам.

Замечания:

Пригородная зона г. Братск является как пессимальной по условиям обитания для *Ixodes persulcatus*, так и обладает значительной антропогенной нагрузкой. На мой взгляд, вывод о влиянии на популяции клещей негативных факторов, был бы более обоснован, если бы выборки клещей были получены также и с мест, где условия обитания являются оптимальными, но присутствует давление иных антропогенных факторов.

В главе 5 в таблицах, содержащих результаты дисперсионного анализа, заголовки описаны полностью, т.е. даны названия параметров, а в главе 4 – в заголовках только обозначения, расшифровки которых нет в тексте. Отсутствие расшифровки несколько затрудняет понимание содержимого таблиц четвертой главы.

Заключение

На основании изложенного считаю, что диссертация Новицкой Анны Сергеевны «**Фенотипическая изменчивость билатеральных счетных признаков в популяциях членистоногих**» является законченной научно-исследовательской работой, в которой на основе оригинальных материалов значительно расширено и углублено представление о характеристиках типов фенотипической изменчивости билатеральных признаков. Установлены возможные границы применения отдельных индексов стабильности онтогенеза, изменения их информативности в определенных условиях, предложен возможный алгоритм анализа билатеральной изменчивости счетных признаков. Работа хороша еще и в том отношении, что автор правильно использует новые возможности современной техники. Проверка результатов компьютерного моделирования билатеральной изменчивости счетных признаков на природных объектах говорит о близости исследователя к истине и является примером прекрасного сочетания теоретических и практических подходов. Работа соответствует предъявляемым к кандидатским диссертациям требованиям, изложенным в п. 9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней» ВАК РФ, утвержденного постановлением Правительства РФ № 842 от 24.09.2013 г., а ее автор

заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 – экология.

Официальный оппонент:

младший научный сотрудник
лаборатории природных и антропогенных
экосистем Сибирского института
физиологии и биохимии растений
кандидат биологических наук
(03.02.08 – Экология (биологические науки))

Миронова

Миронова Анастасия Сергеевна

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук
Адрес: Россия, 664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132, а/я 317.
Телефон: (3952) 42-67-21, Факс: (3952) 51-07-54, e-mail: nkaverzina1986@rambler.ru

Подпись Мироновой Анастасии Сергеевны заверяю



Подпись *А.С. Мироновой*
ЗАВЕРЯЮ
Начальник отдела кадров
Е.П. Давыдова

24.05.2016г