

ОТЗЫВ

официального оппонента

на диссертацию Жигилевой Оксаны Николаевны «Взаимосвязь зараженности гельминтами и генетического разнообразия популяций животных», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология

Основными теоретическими посылками развития популяционной биологии являются понимание места и роли популяции в учении о виде, микроэволюционных процессах и систематике. Под популяцией понимается группировка особей, связанных территориальной, исторической и репродуктивной общностью. Изучение статистики и динамики популяций методами популяционной генетики – важнейшее направление современной зоологии.

Паразиты представляют интерес как зоологические объекты, освоившие в процессе эволюции живую среду обитания. Центральная проблема в изучении паразитов – их отношения с хозяевами. Исследования зависимости зараженности паразитами от генетических особенностей хозяев начаты сравнительно недавно и выполнены на ограниченном числе объектов. Общие закономерности взаимодействия паразитов и хозяев на популяционно-генетическом уровне не известны. В настоящее время важно в общих чертах представить разные популяционно-генетические подходы изучения генетической структуры популяций животных и их паразитов, и процессов, происходящих в природных популяциях.

Диссертационная работа Оксаны Николаевны Жигилевой посвящена изучению взаимосвязи зараженности гельминтами и генетического разнообразия популяций животных. Научная новизна теоретических положений и результатов экспериментальных исследований, полученных автором, очевидна. О.Н. Жигилевой впервые на примере природных популяций млекопитающих, амфибий и рыб показана взаимосвязь генетических характеристик животных с уровнем их зараженности гельминтами. Впервые на экспериментальном материале обосновано значение среднепопуляционной и индивидуальной гетерозиготности для контроля паразито-резистентности животных.

Помимо этого, сделан определенный вклад в изучение частной генетики популяций нескольких видов позвоночных и беспозвоночных животных. Так, автором описана популяционно-генетическая структура сибирской двуустки *Opisthorchis felineus* в Обь-Иртышском очаге описторхоза, при этом впервые показано отсутствие конкордантности популяционных группировок паразита и его промежуточных хозяев – карповых рыб. Описана пространственно-временная динамика параметров генетического полиморфизма млекопитающих и амфибий в разных природно-климатических условиях – от северной тайги до средней лесостепи. Также выявлен видовой состав гельминтов грызунов, насекомоядных млекопитающих, куньих и амфибий Западной Сибири, установлены показатели зараженности ими животных в разных природно-климатических подзонах.

Практическая значимость работы обусловлена тем, что автором предложены методические подходы к использованию генетических маркеров для анализа и прогноза паразитологической ситуации, а также управлению паразито-резистентными популяциями

животных. Разработка теоретических положений стала возможной благодаря применению интегрального подхода к анализу состояния популяций – изучению популяционно-генетической структуры животных при одновременном учете качественных и количественных показателей их зараженности гельминтами.

Оппонируемая диссертация изложена на 412 страницах, не считая приложений, и состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списков сокращений и использованной литературы.

Введение содержит все принятые для диссертаций подразделы. Автор справедливо отмечает, что паразиты служат одним из важнейших факторов динамики природных популяций животных, а генетические аспекты их взаимоотношений с хозяевами изучены не достаточно.

Глава 1 представляет собой обзор литературы по изучаемой проблеме. Автором выполнен системный анализ отечественных и зарубежных источников касательно генетических аспектов взаимоотношений паразитов и хозяев. Освещены перспективы применения генетических подходов в паразитологических работах, что служит теоретическим обоснованием развиваемых автором идей и результатов исследований, изложенных в последующих главах диссертации.

В главе 2 описаны материалы и методы исследований. Дана общая физико-географическая характеристика районов проведения исследований и указаны места сбора материала. Приведен перечень объектов исследования, который включает три группы позвоночных животных – млекопитающих, амфибий и рыб. Результаты диссертационной работы основаны на данных многолетних исследований природных популяций животных, включающих репрезентативные выборки из разных природно-климатических подзон обширного Западно-Сибирского региона. Материал по мелким млекопитающим был собран в течение 20 лет (1997–2016 гг.) и включает 2735 особей грызунов и насекомоядных, относящихся к 12 видам. Материал по куньим зверям собирался в течение более короткого периода (2008–2014 гг.) и насчитывает 241 особь. Также было изучено 1097 особей двух видов амфибий и 1212 особей четырех видов рыб.

Описаны методы гельминтологических и генетических исследований, дана характеристика и обоснован выбор применяемых автором генетических маркеров и методов математической обработки данных. В работе использованы классические зоологические и гельминтологические методы, а также традиционные и современные методы популяционной генетики – изоферментный анализ и методы ДНК-маркеров. Данные полевых и лабораторных исследований обработаны общепринятыми методами математической статистики.

В главе 3 описана гельминтофауна исследованных видов животных с элементами экологического анализа. Приведены списки видов гельминтов и показатели зараженности ими модельных групп животных в разных местообитаниях. Выявлены основные виды паразитов, составляющие «ядро» гельминтофауны хозяев. Показаны закономерности пространственно-временного варьирования паразитологических показателей, разные для каждой из групп животных. Так, автором отмечено, что заражение гельминтами землероек уменьшается при продвижении от северных таежных к южным лесостепным районам. А у грызунов наблюдается обратная картина. Также разные закономерности наблюдаются в

гельминтофауне мышей, обитающих в урбозкосистемах и в естественных биоценозах. Выявлен состав патогенных нематод куньих и описаны показатели зараженности ими в разных районах. Впервые проведено сравнение зараженности соболя, лесной куницы и их межвидовых гибридов в зоне симпатрии. Сами по себе эти сведения представляют большой научный интерес и вносят определенный вклад в изучение гельминтофауны обширного и очень слабо исследованного региона.

Глава 4 посвящена описанию генетической изменчивости и выявлению популяционно-генетической структуры модельных групп животных, а также наиболее массовых гельминтов. Описан аллозимный полиморфизм обыкновенной бурозубки, полевой, домовой и лесной мышей, красной и рыжей полевок, соболя, лесной куницы, двух видов лягушек, трех видов карповых рыб, а также гименолепидидных цестод грызунов и сибирской двуустки *Opisthorchis felineus*. У ряда видов генетическая структура популяций исследована дополнительно методами полимеразной цепной реакции и рестрикционного анализа митохондриальной ДНК. Большой самостоятельный научный интерес представляет сравнительное описание популяционно-генетической структуры рыб с применением разных генетических маркеров. Хотя автором получены сопоставимые результаты, в то же время отмечена и специфика, обусловленная свойствами разных структурно-функциональных частей генома.

Хотелось бы отметить ценность примененного автором комплексного подхода. Одновременное изучение паразитофауны и генетики популяций животных делает возможным изучение взаимосвязи между зараженностью паразитами и генетическими особенностями хозяев, чему и посвящены две последующие главы.

В главе 5 описана взаимосвязь генетических особенностей популяций, главным образом, уровня внутрипопуляционной изменчивости, со степенью заражения гельминтами. При изучении природных популяций землероек, разных видов грызунов и рыб выявлены корреляции между показателями генетической изменчивости и инвазии, показана неравнозначность разных генотипов аллозимных локусов животных в отношении вероятности заражения. Автором выдвинута и проверена в опытах на лабораторных животных гипотеза толерантности гетерозиготных генотипов к инвазии.

В главе 6 описана ассоциация разных видов генетических маркеров с инвазией. Выявлены изоферментные локусы, которые могут служить маркерами предрасположенности млекопитающих к описторхозу. Представлены статистически значимые различия в зараженности метацеркариями трематод карповых рыб с разными генотипами аллозимных локусов и ISSR маркеров, которые могут быть полезны в практическом плане, например, при эпизоотическом районировании очагов описторхоза. Также автором впервые рассмотрена дифференциальная зараженность разных митохондриальных линий соболя, лесной куницы и их межвидовых гибридов. Поскольку эти животные – объекты не только пушного промысла, но и звероводства, практическая ценность полученных результатов не вызывает сомнений. Методики генотипирования общедоступны и могут применяться в селекции пушных зверей при подборе пар и выведении линий и пород, устойчивых к патогенным нематодам, причиняющих ущерб звероводству. Помимо практического значения результаты, изложенные в этой главе, представляют большой теоретический интерес, поскольку на их основе автором

были сформулированы общие закономерности взаимосвязи генетических маркеров с инвазией.

Седьмая глава представляет собой теоретическое обобщение полученных результатов. Автор показала большое прогностическое значение применения генетического подхода в паразитологии, обосновала значение индивидуальной и среднепопуляционной гетерозиготности в устойчивости к инвазии. Описала принципы подбора и использования генетических маркеров устойчивости животных к паразитам. Результаты исследований были проанализированы и сопоставлены с данными других исследователей, базируются на основных положениях популяционной генетики, паразитологии и экологии и не противоречат современным достижениям этих наук.

По диссертации Оксаны Николаевны Жигилевой серьезных замечаний нет, но вместе с тем, нельзя не отметить один аспект, который следует рассматривать как повод для дискуссии и, возможно, направление дальнейших исследований. Бесспорно, что именно популяционный подход и популяционная генетика позволяют решать задачи, связанные с анализом механизмов, определяющих распространение и обилие паразитов. Популяционный анализ позволяет рассмотреть все аспекты взаимодействия в системе паразит-хозяин, и как было показано в работах Крофтона (1971a, b), агрегированный характер распределения паразитов в популяции хозяев является ключевым в объяснении закономерностей устойчивого и длительного сосуществования паразитарных сообществ. Агрегированность – это не только тот факт, что в исследуемой популяции хозяев преобладают особи с низкой зараженностью, но и то, что именно эти паразиты при низкой интенсивности заражения и большом числе хозяев обеспечивают сохранение и поддержание численности паразитического вида. Единичные, но сильно зараженные хозяева, погибая, являются условием контроля численности популяции паразитов.

В процессе эволюции паразитарных отношений неизбежно должно было возникнуть некое равновесное состояние между популяциями паразита и хозяина, позволяющее паразитарной системе существовать неопределенно долгое время. Один из основных механизмов такого равновесия – это сформировавшийся тип распределения паразитов в популяции хозяев. Агрегированность распределения паразитов возникает даже при наличии несущественных различий в индивидуальной устойчивости хозяев к заражению паразитами, которая проявляется даже у строго отселектированных хозяев в чистых линиях. В.Л. Контримавичус (1982) резонно замечал, что сравнительно легко объяснить возникновение паразитизма, однако значительно труднее показать, каким образом он стал столь распространенным. Общеизвестно, что живым организмам свойственна способность активно защищаться от паразитов, но вместе с тем эволюция не привела к выработке устойчивости хозяев к паразитам. Напротив, паразиты широко освоили животный и растительный мир и практически не найти популяций животных и растений, свободных от паразитов. Отвечая на этот вопрос, В.Л. Контримавичус (1982) предположил, что естественный отбор в определенной степени способствует сохранению толерантности к паразитам.

В этой связи интересна позиция диссертанта – является ли толерантность хозяев генетически обусловленным механизмом контроля заражения хозяина, или же эволюционно сформировавшаяся агрегированность распределения паразитов в популяции хозяина является

основным механизмом, обеспечивающим устойчивое существование паразитарной системы и эффективную защиту паразитов от естественного отбора.

Диссертация хорошо проиллюстрирована, содержит 85 таблиц и 56 рисунков, а также 3 приложения. В работе процитировано 626 источников литературы, из которых 296 – иностранных. Основные результаты диссертационной работы многократно апробированы в форме докладов на конференциях и опубликованы в виде 30 статей в рецензируемых научных изданиях из списка, рекомендованного ВАК РФ, а также глав 4 коллективных монографий.

Заключение

Диссертационная работа Оксаны Николаевны Жигилевой имеет завершённый характер и вносит существенный вклад в изучении взаимосвязи генетических характеристик различных видов животных с уровнем их зараженности гельминтами. По актуальности тематики, объёму собранного и проанализированного материала, научной новизне и практической значимости диссертационная работа Оксаны Николаевны Жигилевой соответствует требованиям ВАК пп. 9-14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842 и является научно-квалификационной работой, в которой на современной основе исследованы закономерности и прогностическое применение генетического подхода в паразитологии, обосновано значение индивидуальной и популяционной гетерозиготности животных в формировании устойчивости к инвазии, показаны принципы подбора и использования генетических маркеров устойчивости хозяев к паразитам. Представленная диссертация Оксаны Николаевны Жигилевой «Взаимосвязь зараженности гельминтами и генетического разнообразия популяций животных» по объёму обработанного и осмысленного материала, по разносторонности его анализа и обоснованности выводов соответствует докторскому уровню; О.Н. Жигилева заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология.

Официальный оппонент
Заведующий лабораторией паразитологии
животных и растений Федерального
государственного бюджетного учреждения
науки Институт биологии Карельского
научного центра Российской академии наук,
доктор биологических наук, д.б.н., профессор
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Тел.: +7 (8142) 780059 ieshko@krc.karelia.ru

Е.П. Иешко

Подпись Е.П. Иешко заверяю.
Ученый секретарь
Федерального государственного бюджетного
учреждения науки Институт биологии
Карельского научного центра Российской академии наук,
кандидат биологических наук



Е.М. Матвеева