

## ОТЗЫВ

Официального оппонента

на диссертационную работу **Зуйковой Елены Ивановны**

**«ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, ФИЛОГЕНИЯ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ  
ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ ГРУППЫ *DAPHNIA LONGISPINA*  
SENSU LATO (CRUSTACEA: CLADOCERA) СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ  
ЕВРАЗИИ»**

Представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук  
по специальности 03.02.04 – зоология

Изучение роли межвидовых отношений в микроэволюционных процессах, идущих у близкородственных, нередко морфологически неотличимых видов в естественных водоемах – сравнительно новое направление в современной зоологии и связанных с нею науках – экологии и генетике. Зародившись в последнее десятилетие XX века, наибольшего развития оно достигло уже в XXI веке, прежде всего в странах Западной Европы и Северной Америки при исследовании экологической роли и конкурентных отношений среди видов-двойников. Широкое использование в этих работах методов молекулярно-генетической диагностики фактически открыло новую эру в исследованиях микроэволюционного процесса, в том числе и ретроспективно, путем анализа генома покоящихся яиц узко адаптированных клонов в озерных и морских осадках, что существенно расширило аналитические возможности палеолимнологии. Заметную роль в этих исследованиях играют поиск видовых границ, изучение реального биологического разнообразия в пределах надвидовых таксономических образований (супервидов, видов-двойников), а также механизмов и условий поддержания этой сложной структуры в условиях антропогенных и естественных факторов, нарушающих межвидовые изоляционные барьеры, исторически сложившиеся в результате крупномасштабных изолирующих процессов, геологической, тектонической и климатической природы.

Рассматриваемая работа – одно из первых для нашей науки комплексных разноплановых исследований микроэволюционного процесса, проходящего на столь значительной территории. Выполненное диссертантом в рамках узкой таксономической

группы оно было проведено с впечатляюще широким использованием молекулярно-генетического подхода. Появление его, равно как и специалиста такого высокого уровня, в научной среде России следует считать важным и очень своевременным достижением отечественной науки.

Диссертация представляет собой рукопись объемом 264 страницы машинописного текста и состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы из 311 работ, в том числе 264 на иностранных языках, а также четырех приложений. Текст проиллюстрирован 52 рисунками (включая 18 рисунков в приложении) и 22 таблицами (включая 6 таблиц в приложении).

ГЛАВА 1 содержит обзор современной литературы по состоянию изученности систематики рода *Daphnia*, и прежде всего в надвидовом таксоне *D. longispina* s.l. на данный момент и ретроспективно за все время исследований с сопоставимой систематикой этой группы. Показано, что, несмотря на весьма длительный период их изучения, группа видов *D. longispina* s.l. остается недостаточно разработанной в таксономическом отношении. Это обстоятельство во многом определяет актуальность и направленность данной работы.

ГЛАВА 2 содержит описание использованных материалов и примененных диссертантом методов исследования и анализа полученных результатов. Наряду с традиционными, принятыми в гидробиологии и зоологии методами, автор использовала передовые молекулярно-генетические технологии, а также оригинальные, разработанные ею лично методы исследования и оценки морфологических различий у близких форм кладоцер. В главе подробно описаны места сбора, консервации и обработки материалов в регионе, охватывающем помимо Сибири часть Европы и Монголию, морфологические методики оценки и описания внешнего вида дафний. Знакомство с этой главой позволяет высоко оценить компетенцию и уровень вовлеченности современных методов изучения и в особенности анализа полученных данных о филогенетических отношениях, полиморфизме генетического материала и истории формирования современной фауны кладоцер в этом обширном и разноплановом регионе. Оценивая этот важный раздел диссертации в целом, можно заключить, что для выполнения лично автором работы собран достоверный и достаточный материал, позволяющий осуществить полноценный анализ и сделать достоверные выводы в рамках заявленной тематики.

ГЛАВА 3 МОРФОЛОГИЯ, ПОПУЛЯЦИОННАЯ И МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ рассматривает несколько аспектов, связанных с морфологией и формированием у дафний таксономически важных признаков. В частности, рассмотрено



диагностическое значение морфологических признаков у близкородственных и криптических видов группы *D. longispina* s.l., оценена изменчивость формы тела среди морф *D. galeata* из географически удаленных популяций Европы (озеро Глубокое) и Азии (озеро Чаны). Подробно рассмотрен и оценен с помощью системы измерений вклад отдельных элементов тела в изменчивость морф у дафний. Анализ популяционной и межвидовой изменчивости формы тела у исследованных видов группы *D. longispina* s.l. показал, что для большинства из них основной вклад в изменчивость формы тела внесла форма рострума и передне-верхнего края раковины. С этими выводами диссертанта, важными для практической таксономии, нельзя не согласиться.

Некоторое удивление вызывает, пожалуй, только один из разделов этой главы (3.4), а именно полученный результат об отсутствии значимых зависимостей между формой тела у разных видов дафний и факторами внешней среды. Этот вывод контрастирует с многочисленными данными прямых гидробиологических наблюдений и экспериментами по воздействию метаболитов беспозвоночных (хаборус) и позвоночных (личинки рыб) хищников на формирование зашлемного выроста и увеличение длины шлема и хвостовой иглы у многих представителей рода дафний, включая и виды комплекса, рассматриваемого в этой работе. Литературные сведения на этот счет сведены в отдельную главу в известной диссертанту, судя по списку литературы, книге Ламперта, посвященной дафнии как модельному объекту водной экологии (Lampert, 2011). Согласно этим данным, именно присутствие хищников и есть главный фактор внешней среды, индуцирующий цикломорфоз у кладоцер. Очевидно, этот фактор выпал из рассмотрения диссертантом в рецензируемой работе.

ГЛАВА 4 МИТОХОНДРИАЛЬНАЯ ФИЛОГЕНИЯ И ГЕНЕАЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ГАПЛОТИПОВ открывает самый значительный раздел этой работы, связанный с использованием молекулярно-генетических методов исследования и анализа данных. Как это принято в подобных работах, наряду с собственными данными о последовательностях нуклеотидов выбранных участков ядерного и митохондриального геномов, в диссертации широко использованы последовательности из международных генбанков, что повышает достоверность филогенетических построений и сделанных на их основе выводов. Глава весьма насыщена материалом. Автор рассматривает в частности филогению группы *Daphnia longispina* s.l. на основе полного 12S блока митохондриальной ДНК с использованием всех доступных генетических библиотек по этому участку генома. Затем, в качестве сравнения, на этих же принципах была воспроизведена филогения на основе оригинальных данных. Следующим шагом анализа генетических связей в комплексе стало



объединение двух локусов митохондриальной ДНК и построение филогенетического древа по этим параметрам. Количество значимо разделяющихся клад и гаплотипов последовательно снижалось, а уровень достоверности различий между ними возрастал. В анализе полученных результатов по Сибирским популяциям дафний широко использовались данные по видам из водоемов Европы (Испания и Норвегия) Монголии и Северной Америки. В целом глава производит очень хорошее впечатление, а сделанные на ее основе выводы выглядят весьма убедительными и хорошо подкрепленными материалом.

ГЛАВА 5 ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ, СТРУКТУРА И ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ является логическим продолжением предыдущей. Оценка уровня генетического полиморфизма позволяет оценить в данных исторических границах историю таксона, выявить недавних вселенцев, проследить вектора расселения видов в постгляциальный период и т.п. Диссертантом успешно выполнен весь возможный спектр анализа генетического полиморфизма и получены неординарные результаты, которые можно оценить как значительный вклад в палеобиогеографию. В частности, для видов анализируемого комплекса дафний время экспансии на территорию Сибири практически совпало с аналогичным показателем для Европы. Вполне возможно, что за этим совпадением стоит время формирования низменных участков на севере Европы и Азии, обусловленных отступлением моря до современных границ, вследствие прогрессирующей аккумуляции атмосферной влаги на ледниках молодых гор, арктических островов (Гренландии) и в Антарктиде.

Использованный в главе материал и выполненный на его основе анализ весьма убедительны и достоверны, что подтверждается и современным математическим аппаратом, использованным автором для анализа в заключительном разделе.

ГЛАВА 6 ФИЛОГЕНИЯ И ИДЕНТИФИКАЦИЯ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ НА ОСНОВЕ РЕГИОНА ITS2 ЯДЕРНОЙ ДНК завершает триаду молекулярно-генетических разделов диссертации. Эта небольшая по объему, но важная для поддержки в том числе и зоологических выводов глава, в которой диссертант рассматривает несколько возможных моделей филогенетических отношений в изучаемой таксономической группе. После анализа условий реализации своих построений было построено дерево филогенетических отношений между элементами (кладами и видами) исследованными в этой работе. Уровень достоверности при 1000 бутстрэп сравнений достаточно велик, хотя и ограничен смысловыми рамками этого подхода, восходящего к весьма условному методу Монте-Карло.



С зоологических позиций наибольший интерес представляет ГЛАВА 7 ФИЛОГЕОГРАФИЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ СИБИРСКИХ ТАКСОНОВ И МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ КЛАД. Она является своего рода квинтэссенцией всей работы и во многом определяет ее статус в контексте специальности, по которой ведется защита степени диссертантом. Она включает рассмотрение таких вопросов, как географическое распространение видов группы *D. longispina* s.l., эволюционная история массовых и редких видов этой группы в Сибири и влияние плейстоценовых оледенений на формирование современного разнообразия группы *D. longispina* s.l. в Сибири. По каждому из этих важных вопросов на основе прежде всего собственных материалов диссертантом дается свое хорошо обоснованное представление, которое затем вводится в ракурс самых последних научных результатов научных предшественников.

Заключение и выводы по работе насыщены новыми и во многом оригинальными результатами автора и отвечают на все поставленные задачи, а также в полной мере соответствуют заявленной цели исследования. Полученные результаты следует оценить как значительный вклад в изучение передовыми биологическими методами роли крупномасштабных геологических и климатических процессов в формировании фауны континентальных водоемов значительной части Евразии. В равной степени можно оценить это исследование и как оценку воздействия этих процессов на морфологическую и генетическую изменчивость одной из центральных групп планктонной трофической сети континентальных водоемов. Эти результаты несомненно интересны не только узким специалистам-карцинологам, но и в целом научному сообществу зоологов, интересующемуся ролью исторического фактора в формировании современной фауны внутренних водоемов. По всем оцениваемым показателям результаты этой интересной работы соответствуют современному уровню докторской диссертации.

Серьёзных смысловых возражений, заслуживающих вынесения на защиту, к этой работе у меня нет. Из структурных несоответствий замечу, что коллекция проб, несомненно важная для развития диссертантом ее дальнейших исследований, вряд ли может быть отнесена к теоретически значимой части работы, как об этом написано в автореферате на стр.7 в конце соответствующего раздела.

У меня есть лишь несколько замечаний, которые я бы хотел адресовать автору для ее дальнейшей работы в этом направлении.

Диссертантом не проводилось и не обсуждалось значение внегенетической передачи экологической информации в ряду поколений дафний (материнский эффект), которая имеет



большое значение в индукции цикломорфоза и других микроэволюционных адаптациях как раз у видов с партеногенетическим размножением. При этом роль материнского эффекта в широтном направлении должна меняться, что представляется важным при проведении таких географически масштабных исследований, как рецензируемая работа. Следует также учесть, что материнский эффект разносит во времени воздействие факторов внешней среды и ответ на них потомством в виде изменения формы тела, размеров, плодовитости и т.п. Возможно, включение его в анализ позволит выявить связь между формой тела и средовыми показателями, ожидаемую исходя из фенологических наблюдений, но не обнаруженную в этом исследовании диссертантом.

Отдавая должное вкладу автора в разработку гипотезы о роли Алтайских и других горных рефугиев в сохранении и последующем расселении элементов догляциальной фауны на освобождающихся после таяния ледника территориях (аналогично европейским Кавказскому и Иберийскому фаунистическим дериватам) не следует забывать и было бы интересно включить в анализ роль водоплавающих мигрирующих птиц в этом процессе, а также оценить поток расселяющихся видов не только в меридиональном, но и в широтном направлениях, имея ввиду соседство с Берингией, не покрытой ледниками в период Плейстоцена.

Наконец, на возможные сомнения о том, что докторская диссертация по зоологии редко выполняется на примере одного, хотя бы и сложного таксона, вспоминается ответ профессора Шмальгаузена на похожий вопрос (не скучно ли ему всю жизнь изучать один вид, к тому же дождевого червя): червяк такой длинный, а жизнь такая короткая... Как и в этом случае, все кроется в глубине и широте подхода к выполнению исследования.

Автореферат и диссертация написаны ясным, четким научным стилем и в смысловом отношении полностью идентичны. Основные результаты, изложенные в диссертации, опубликованы в общедоступных отечественных и международных изданиях и доложены автором научному сообществу, как на национальном, так и международном уровнях.

Высказанные в процессе обсуждения незначительные замечания и предложения носят дискуссионный характер и не влияют на мою высокую оценку этой работы.

Резюмирую, заключаю, что диссертационная работа «ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, ФИЛОГЕНИЯ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ ГРУППЫ *DAPHNIA LONGISPINA* SENSU LATO (CRUSTACEA: CLADOCERA) СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЕВРАЗИИ», по своему содержанию, форме изложения, уровню анализа,

применяемых методов и донесению ее результатов научному сообществу представляет собой законченное научное исследование, и, в основном, соответствует требует требованиям п. 9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 №842, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук, а ее автор, Зуйкова Елена Ивановна, заслуживает присвоения искомой степени по специальности 03.02.04 – зоология (биологические науки).

Заведующий отделением систематики

лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии

профессор, доктор биологических наук по специальности гидробиология

Алексеев Виктор Ростиславович

ФГБУН Зоологический институт Российской академии наук

199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1

alekseev@zin.ru; факс 8-812-3122941; тел. 8-812-3281311 (+272)

27 октября 2021



(Алексеев В.Р.)

Подпись руки \_\_\_\_\_  
*В.Р. Алексеев*  
удостоверяется \_\_\_\_\_  
Ученый секретарь *Бондаркина Н.А.*

