

## ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертационную работу

**Зуйковой Елены Ивановны**

**«Видовое разнообразие, филогения и филогеография ветвистоусых ракообразных группы *Daphnia longispina sensu lato* (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии»,**

представленную на соискание ученой степени

доктора биологических наук

по специальности 03.02.04 - «зоология»

Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) – одна из самых распространенных групп пресноводных гидробионтов, обитающих в разнообразных континентальных водоемах – от временных луж до глубоких озер. Наиболее известным является род *Daphnia*, представителей которого активно используют как модельные объекты в различных областях биологии. Несмотря на длительный период исследований этот род, однако, считается одним из наиболее сложных в таксономическом отношении.

К одним из наиболее массовых представителей рода принадлежат виды группы *Daphnia longispina sensu lato*, которые характеризуются высокой морфологической изменчивостью. В связи с этим обстоятельством до настоящего времени не прекращаются дискуссии по поводу статуса некоторых обычных таксонов. Именно высокая фенотипическая пластичность группы *D. longispina* s.l. привела к выделению в ее пределах большого числа номинальных видов и подвидов. В последние десятилетия сочетание морфологического анализа отдельных партеногенетических и гамогенетических особей, изучение морфологической изменчивости на уровне популяций и видов в сочетании с методами молекулярно-генетического анализа позволило решить некоторые таксономические проблемы в пределах группы.

Тем не менее, многие аспекты, касающиеся систематики, видового разнообразия, генетической структуры, филогенетических отношений, филогеографии популяций и видов группы *D. longispina* s.l. остаются дискуссионными. Очевидно, что решению ключевых вопросов, связанных с механизмами формирования современного видового разнообразия этой группы видов и их распространения, препятствовала крайне неравномерная изученность популяций, в частности, отсутствие данных из водоемов российской части Евразии (по сравнению с зарубежной Европой и Северной Америкой). Существующие пробелы можно устранить лишь посредством включения в морфологический и генетический анализ как можно большего числа популяций разных

видов группы *Daphnia longispina* s.l. из водоемов Северной Евразии. Это определило объекты исследования и обуславливает высокую актуальность обсуждаемой диссертации.

Диссертация Е.И. Зуйковой является оригинальным завершенным научным исследованием, в ее основу положены результаты собственных исследований диссертанта, проводившихся в период с 2004 по 2018 гг., изучение коллекционных материалов и литературных источников. Впервые было проведено масштабное изучение популяций ветвистоусых ракообразных группы *D. longispina* s.l. из водоемов Западной, Центральной и Восточной Сибири (бассейны рек Обь, Енисей, Лена, оз. Байкал). Интерес к данному региону обусловлен, во-первых, его неполной изученностью в филогеографическом отношении и, во-вторых, переходным характером этой территории между восточным и западным фаунистическими надкомплексами кладоцер. В рамках проведенного исследования в филогенетический и филогеографический анализ массовых и редких видов группы *Daphnia longispina* s.l. были включены данные по обширнейшему региону – Восточной Евразии, что позволило впервые в истории изучения группы выполнить исследования исторических процессов в континентальном масштабе. Уточнены ареалы и определена зона контакта викарирующих видов *D. dentifera* и *D. longispina* s.str., переописаны криптические виды *D. umbra* и *D. turbinata*, а также выявлен новый вид *D. cf. longispina*, представляющий собой наиболее дивергентную линию в филогении группы.

В процессе исследований Е.И. Зуйковой впервые сделаны обобщающие выводы по систематике, филогении и филогеографии группы *Daphnia longispina* s.l. в водоемах Восточной Евразии. На основе исследования генетической изменчивости сделан вывод о том, что популяции с разной эволюционной историей вносят разный вклад в современное видовое разнообразие кладоцер. Результаты комплексного подхода при изучении морфологии, филогении и филогеографии модельной группы *Daphnia longispina* s.l., примененного в диссертационном исследовании, вносят вклад в понимание путей и механизмов видообразования ветвистоусых ракообразных и пресноводных беспозвоночных в целом. Филогеографические реконструкции для видов группы *Daphnia longispina* s.l. позволяют рассматривать Сибирь как источник реликтовых линий, сохранившихся в местах гипотетических рефугиумов. В целом исследования Е.И. Зуйковой повысили точность идентификации видов в пределах группы *Daphnia longispina* s.l. и внесли заметный вклад в развитие систематики рода. В результате изучения морфологических признаков особей и генетической структуры азиатских популяций были выявлены новые для России виды группы *Daphnia longispina* s.l. и предварительно очерчены их ареалы. Все вышесказанное убедительно показывает новизну, теоретическую и практическую значимость обсуждаемой диссертации.

Очень интересны представления автора о «некосмополитизме» кладоцер. В последние годы было показано, что многие группы пресноводных гидробионтов, например, прудовики и пиявки, могут рассматриваться с таких позиций. То, что казалось широко распространенными полиморфными видами, часто представляет собой комплексы морфологически сходных таксонов. Так что итоги работы очень хорошо укладываются в общую тенденцию.

Результаты работы хорошо апробированы и неоднократно докладывались на конференциях и симпозиумах различного уровня. Опубликовано 31 научная работа, в том числе 16 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ и одна коллективная монография, которые полностью отражают основные положения диссертации. Автореферат соответствует содержанию диссертации и включает основные ее положения.

Рукопись диссертации состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы и приложений. Общий объем диссертации составляет 264 страницы машинописного текста, включая 16 таблиц, 34 рисунка и приложения А-Д. Список цитируемой литературы содержит 311 работ, в том числе 264 (84.9%) на иностранных языках. Тема работы соответствует специальности 03.02.04 – «зоология».

Использование разнообразных методов и подходов для обработки и анализа морфологических и генетических данных обуславливает высокую надежность полученных результатов. Полученные результаты достоверны, что подтверждается логическим обоснованием выводов и согласованностью с данными, ранее полученными другими научными группами на схожих объектах исследования. При проведении генетических исследований применялись разнообразные статистические методы проверки достоверности результатов в соответствии с протоколами и алгоритмами из самых новых публикаций по филогенетике и филогеографии. Достоверность полученных данных подтверждается их обнародованием в виде публикаций в международных изданиях, где они прошли рецензирование ведущими специалистами по тематике. Автором опубликованы статьи в таких значимых изданиях, как “Hydrobiologia”, “Zoological Journal of the Linnean Society” и “Zootaxa”.

Несмотря на высокую теоретическую и практическую значимость работы, к некоторым разделам диссертации имеются замечания, которые приведены ниже.

Глава 2 подробно описывает объекты и методы исследования, однако разграничение криптических видов кладоцер могло бы среди прочего включать и современные методы, основанные на филогенетическом анализе. Кроме того, использование тестов на нейтральность для реконструкции демографической истории по митохондриальным маркерам в последние годы подвергается критике, и эти алгоритмы

лучше применять для микросателлитных данных. Оценки временного периода, прошедшего с момента экспансии, на основании параметра  $\tau$ , весьма приблизительны. Более точные результаты дает расчет времени дивергенции клад с 95% доверительным интервалом в программе BEAST.

В главах 4-6 рассматриваются филогенетические паттерны, выявленные с использованием изученных видов кладоцер. Убедительно показана видовая самостоятельность криптоического вида *Daphnia* cf. *longispina*. Это очень интересный и важный результат, тем более что этот вид является наиболее рано обособившейся линией по отношению к остальным видам группы. С точки зрения таксономии, в данном случае более правильным было бы использование названия с добавлением аббревиатуры “aff.” (*species affinis*) вместо “cf.” (*confer*), т.е. *Daphnia* aff. *longispina*. Последний вариант названия однозначно указывает на наличие в сборах предположительно нового вида, морфологически напоминающего *Daphnia longispina*. Возможны для новых видов и временные названия, которые используются до опубликования его описания, например, *Daphnia* sp.1 “Siberia”, etc. При этом, версия названия с “cf.” свидетельствует лишь о некоторой доле неопределенности, связанной с идентификацией образцов, собранных автором, в качестве номинального вида *longispina* (что было до применения автором методов молекулярного анализа, показавших видовую самостоятельность нового вида). В целом мне кажется, что автору следовало бы описать этот вид и дать ему валидное таксономическое название.

Глава 7 характеризует филогеографию и эволюционную историю кладоцер в пределах Сибири. Значимые результаты были получены автором в плане уточнения конфигурации ареалов широко распространенных видов и мест локализации ледниковых рефугиумов. Однако, анализ эволюционной истории в этой главе во многом основан на результатах расчета демографических тестов. Между тем, гораздо более точная реконструкция могла бы быть получена путем расчета калиброванной филогении в программе BEAST. Для калибровки могла бы быть использована примерная оценка скорости накопления нуклеотидных замен в мтДНК генах у членистоногих, которая была упомянута в методологическом разделе. В свою очередь, биогеографические построения автора в основном базируются на серии допущений и теоретических рассуждениях в увязке с палеогеографией региона. Однако, в настоящее время в эволюционной биогеографии широко применяется набор статистических методов, позволяющих провести моделирование анцестральных областей, выявить различные биогеографические события (расселение, викариат, вымирание) и т.д. Для разработки таких количественных биогеографических сценариев можно было бы воспользоваться и очень простыми

методами, например, конфигуратором Лагранжа, используя калиброванную филогению в качестве основы для моделирования. Хорошим альтернативным вариантом могло бы послужить и использование приближенных Байесовских вычислений на серии заданных биогеографических сценариев.

В тексте работы также встречаются небольшие опечатки, например, отсутствие пробела между словами.

Сделанные замечания не снижают общей научно-практической ценности работы. В целом диссертация в методическом и теоретическом плане полностью соответствует мировому уровню подобных исследований, и вполне может быть сопоставлена с лучшими аналогами из числа работ зарубежных групп. Более того, сама автор входит в ограниченный круг ведущих ученых, лидирующих в мире по данной тематике.

Диссертация Е.И. Зуйковой является научно-квалификационной работой, в которой автор на основании выполненных исследований получил новые для науки теоретические и практические результаты, что можно расценивать как новое научное достижение в области зоологии. Работа соответствует требованиям п. 9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденным Постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842 и предъявляемым к докторским диссертациям, а ее автор – Зуйкова Елена Ивановна, безусловно, заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 - «зоология».

директор Федерального государственного  
бюджетного учреждения науки  
Федеральный исследовательский центр  
комплексного изучения Арктики  
имени академика Н.П. Лаверова  
Уральского отделения РАН, г. Архангельск,  
доктор биологических наук,  
член-корреспондент РАН

**Болотов Иван Николаевич**

**Адрес:** 163000 г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23

**Телефон:** +7 (8182) 28-76-36

**Факс:** +7 (8182) 28-76-36

**E-mail:** dirnauka@fciarctic.ru

25.10.2021 г.

