

ОТЗЫВ официального оппонента

на диссертацию Елены Ивановны Зуйковой «Видовое разнообразие, филогения и филогеография ветвистоусых ракообразных *Daphnia longispina* sensu lato (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология.

29 октября 2021 г.

Актуальность Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) широко распространены в зоопланктоне, бентосе и прибрежно зоне различных типов континентальных водоемов – от временных луж до глубоких озер. На протяжении многих десятилетий представители рода *Daphnia* O.F. Müller, 1776 (Anomopoda: Daphniidae) используются в как модельные объекты в различных областях биологии – экологии, физиологии, популяционной генетики, эволюционной биологии и др. Вместе с тем, род *Daphnia* весьма сложен с таксономической точки зрения, что обусловлено большим размахом изменчивости морфологических признаков, экспрессия которых сильно зависит от окружающей среды. Это обусловило необходимость использовать комплексный подход, включающий исследование генетики популяций и зоогеографию для разрешения таксономических проблем. Работа Е.И. Зуйковой как раз и основана на таком подходе, что делает поставленную цель – выявление общих закономерностей формирования и распределения современного биоразнообразия ветвистоусых ракообразных в водоемах азиатской части России на примере группы видов *Daphnia longispina* sensu lato – актуальной, а ее результаты – современными и интересными для исследователей, работающих за пределами узкой области.

Научная новизна диссертации Е.И. Зуйковой обусловла основными результатами, изложенными в ее диссертации:

- Впервые 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).
- В рамках проведенного Е.И. Зуйковой 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 глобальные исследования исторических процессов на континенте в целом.
- По итогам исследования впервые сделаны обобщающие выводы по систематике, филогении и филогеографии группы *D. longispina* s.l. в водоемах Восточной Евразии. На основе исследования генетической изменчивости популяций одного вида из регионов с разной геологической

историей в период плейстоцена (в частности, отличающихся по продолжительности и мощности оледенения) сделан вывод о том, что популяции с разной эволюционной историей вносят разный вклад в современное видовое разнообразие кладоцер.

Структура диссертации.

Рукопись имеет традиционную структуру, она состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы и приложений. Общий объем диссертации составляет 269 страниц машинописного текста, включая 16 таблиц, 34 рисунка и приложения А-Д. Список цитируемой литературы содержит 311 работ, в том числе 264 на иностранных языках.

Обзор литературы содержит информацию о современном состоянии систематики рода *Daphnia*, истории изучения рода в целом и группы *D. longispina* s.l. в частности.

Отмечен значительный вклад в развитие систематики ветвистоусых ракообразных использование методов молекулярной генетики. Генетический анализ позволяет с одной стороны установить или пересмотреть таксономический статус некоторых видов группы *D. longispina* s.l., а другой стороны происходит постоянное выявление криптических видов.

В главе подробно обсуждается проблема изучения криптического видового разнообразия, освещены основные моменты современного понимания и использования этого термина. Освещены основные методы изучения криптических видов.

Материалы и методы Адекватно и полно описывает использованные автором методы, а также первая часть этой главы содержит весьма полезный раздел, где приводятся формулировки общебиологических терминов и понятий, которых придерживались в исследовании. Материал достаточен для доказательства выводов работы, методы анализа вполне современны. Однако несколько моментов заслуживают отдельного обсуждения:

1. молекулярно-филогенетический анализ назван генетическим, тогда как последний предполагает скрещивания и анализ гибридов.
2. Использование «симметричного» индекса F_{ST} может привести к недооценке дифференциации популяций в случае однонаправленного или почти однонаправленного потока генов, что вряд ли может изменить картину изоляции популяций друг от друга на качественном уровне. Однако использование в дальнейшем коэффициентов миграции, которые оценивают с помощью программ вроде migrate-n или IMa2, либо специальных библиотек на языке R должно позволить определить преимущественные направления потоков генов и тем самым добавить новые детали к картине расселения и таксогенеза, предложенной автором.
3. Полученные Е.И.Зуйковой данные вплотную подводят к необходимости учитывать смешение двух стратегий размножения при популяционно-

генетическом анализе. В настоящее время отсутствуют общепризнанные подходы для достижения этой цели, но, поскольку интерес к животным со смешанными стратегиями размножения весьма высок, следует ожидать прогресса в этой области. Представляется, что природные популяции дафний, описанные в этой работе, представляют собой интересную и потенциально очень полезную модель для таких исследований.

«Морфология, популяционная и межвидовая изменчивость» Содержит результаты морфометрического анализа партеногенетических самок дафний, принадлежащих к различным видам и собранных в различных водоемах. Использованы вполне достаточные выборки и число признаков. К сожалению, приведенная информация о корреляции между признаками и о формах распределения значений недостаточна для оценки достоверности тех небольших различий, которые были обнаружены между видами и локальностями, однако это никак не отражается на выводе этого раздела о слабом филогенетическом сигнале исследованных признаков.

«Митохондриальная филогения и генеалогические связи гаплотипов» Содержит подробное и корректное описание выполненного на современном уровне и полного молекулярно-филогенетического и популяционно-генетического исследования сибирских видов дафний. Единственный недостаток этой части состоит в использовании только F_{ST} для оценки генетической изоляции между отдельными локальностями, что может привести к искажениям в случае асимметричных миграционных потоков, и не позволяет установить направлений расселения дафний точнее, чем это можно сделать при сравнении гаплотипического богатства S .

«Филогения и идентификация криптических видов на основе региона ITS2 ядерной ДНК» Раздел содержит результаты молекулярно-филогенетического анализа на основе нуклеотидных последовательностей ядерного гена второго фрагмента внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS2). Следует отметить, что использование этого ядерного маркера существенно усиливает работу. К сожалению, правда, в работе не сравниваются эффективные размеры популяций, оцененные по митохондриальным генам (и, следовательно, отражающими мутации, возникающие при партеногенетическом размножении) и ту же величину, оцененную с использованием ITS2, где сказывается и вклад самцов, однако это никак не сказалось на достоверности выводов, сделанных на основе этого анализа. Важно отметить, что при построении дерева принималась во внимание шпильчатая структура структуры. Эта часть вызвала у меня два замечания/вопроса:

1. В тексте указано, что параметры укладки РНК использовались установленные по умолчанию. Обычно по умолчанию многие программы предполагают 37°C , что существенно сказывается на укладке ITS2. При использовании повышенной температуры из структуры исчезают нестабильные участки, что может потенциально привести к недоучету компенсаторных замен, однако вряд ли способно исказить топологию де-

рева при молекулярно-филогенетическом анализе. Учитывали ли это обстоятельство?;

2. Влияние укладки РНК на филогению принимается как гипотеза, и в общем случае ее надо доказывать, например, с помощью оценки байесовского отношения шансов (mrbaues использован в работе) или отношения значений функции правдоподобия (LRT). Для этой цели филогенетический анализ проводят с учетом компенсаторных замен, как это сделано в работе, затем проводят его с использованием оптимальной модели, выбранной по протоколу, описанному в «Материалах и методах». В обоих случаях определяют значения функции правдоподобия и выбирают наилучшую модель с помощью χ^2 (один из возможных путей). Отсутствие такого исследования можно считать недостатком.

«Филогеография и эволюционная история сибирских таксонов и митохондриальных клад» Сводит разнородную информацию, полученную автором, демографические истории и географические данные в целостную и внутренне не противоречивую картину истории сибирских видов. Гипотезы относительно происхождения криптического разнообразия хорошо подкреплены оригинальными данными и представляют, на мой взгляд, сильную сторону диссертации.

Замечания

Высказанные замечания носят в основном редакционный характер и не умаляют научного значения представленной работы. Отмеченные недостатки не влияют на достоверность выводов диссертации.

Выводы

Выводы хорошо и адекватно сформулированы и доказаны приведенными в диссертации данными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диссертационная работа Елены Ивановны Зуйковой «Видовое разнообразие, филогения и филогеография ветвистоусых ракообразных *Daphnia longispina* sensu lato (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии», представленная на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология, является завершенной научно-исследовательской работой .

Результаты работы опубликованы в высокорейтинговых рецензируемых журналах WoS и Scopus, а также в изданиях, входящих в перечень ВАК. Тема диссертации, публикации по работе и положения, выносимые на защиту, полностью соответствуют специальности 03.02.04 – зоология.

Представленная работа полностью соответствует критериям пп. 9-14 «Положения о присуждении научных степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 г. (в редакции с изменениями, утвержденными Постановлением Правительства РФ от

11 сентября 2021 года №1539), а ее автор Зуйкова Елена Ивановна заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология.

29 октября 2021 г. д.б.н., заведующий лабораторией геносистематики

Лимнологического института СО РАН,
664033 Иркутск, ул. Улан-Баторская 3,
тел. (3952) 42-29-23,
Электронная почта: sherb@lin.irk.ru

 Д.Ю.Щербаков

Подпись заведующего лабораторией, д.б.н. Щербакова Д.Ю. ЗАВЕРЯЮ.
Ученый секретарь ЛИН СО РАН, к.б.н. Максимова Н.В.

