

Отзыв официального оппонента

на диссертационную работу Ермакова Евгения Леонидовича «Динамика фенотипической структуры природных популяций членистоногих по количественным признакам», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.08 – экология (биологические науки).

1. Актуальность избранной темы.

Актуальность выбранной темы не вызывает сомнения. Исследование популяционной структуры животных и ее динамических показателей по количественным признакам является важным направлением современной популяционной биологии, вносит существенный вклад в копилку наших знаний в области популяционной генетики, экологии, систематики и эволюционной теории. Полагаю, что, избрав в качестве объекта наблюдения, как широко распространенные, так и эндемичные фоновые виды, относящиеся к разным систематическим группам, и применив апробированные методики фенотипического и генотипического анализа, автор сумел реализовать задуманное исследование и решить поставленные перед ним задачи и тем самым расширил наши представления об особенностях адаптационных процессов, протекающих в популяциях диких видов в современных условиях.

2. Достоверность и новизна результатов диссертации.

Для исследования автором были выбраны весьма удобные объекты, позволяющие получить репрезентативный материал за относительно короткий промежуток времени. Кроме того, исследуемые виды животных, такие как плодовая муха *Drosophila melanogaster* Meigen 1830 и зоопланктонные ракообразные *Daphnia pulex* Leydig 1860 и *Epischura baicalensis* Sars 1900, давно используются для работ в области популяционной демографии, фенетики и генетики. Это позволило автору осуществить сопоставление своих данных с данными мирового опыта.

Обращает внимание большой объем проанализированного материала. Всего по морфологическим признакам было исследовано 3810 особей *Drosophila melanogaster*, при учёте плодовитости было исследовано 39 888 имаго и 528 552 яйца этого вида. Холодоустойчивость была протестирована у 3940 самцов. У *D. pulex* было исследовано 15 партеногенетических клонов, при этом по морфологическим признакам изучено 1400 особей, а по физиологическим признакам - 9650 дафний. У *E. baicalensis* было проанализировано 116 сезонных выборок. Для анализа факторов, определяющих сезонную динамику половой структуры, исследовано 266 018

особей эпишуры. В каждой пробе морфологические признаки оценивали у 50 особей. Всего было изучено 1250 взрослых самок.

Для обработки такого большого массива данных были применены адекватные статистические методы, включающие как параметрические критерии (в случаях нормального распределения применялись критерий Стьюдента (t -критерий), критерий знаков, критерий Фишера (F -критерий), различные типы и модели дисперсионного анализа, корреляционный анализ), так и непараметрический критерий хи-квадрат. Для оценки фенотипической структуры по количественным признакам у дрозифилы и дафнии, а также сезонной динамики популяционных параметров и фенотипической структуры по морфологическим показателям у байкальской эпишуры был применен модифицированный автором метод редукции выборки (МРВ).

Учитывая вышесказанное, достоверность результатов, полученных в ходе данного диссертационного исследования, не вызывает сомнения.

Грамотное применение статистических методов и репрезентативность выборок позволило автору получить новые сведения о биологии и экологии изучаемых видов и раскрыть ряд важных закономерностей, ранее у них не отмечавшихся.

Во-первых, автором проведено сравнительное исследование динамики фенотипической структуры по количественным признакам в природных популяциях *D. melanogaster*, *D. pulex* и *E. baicalensis* при изменении условий жизни. Полученные сведения позволили выявить определенное сходство эколого-генетических механизмов поддержания популяционной стабильности у видов с различной биологией и эволюционной историей. В частности, показано, что у *D. melanogaster* и *D. pulex* динамика средних количественных морфологических и физиологических признаков, а также их изменчивости происходит под воздействием циклического отбора. У всех трёх видов отмечено присутствие двух типов фенотипических структур, различающихся степенью реакции на влияние экологических факторов. Отмечено, что в популяциях *D. melanogaster* и *D. pulex* присутствует реактивный тип (реакция выражена) и стабильный тип (реакция отсутствует). Также у *D. melanogaster* и *E. baicalensis* выявлены два типа сезонной динамики общепопуляционной изменчивости, определяемые особенностями трансформации фенотипической структуры под влиянием экологических факторов. Для этих видов также впервые была унифицирована аббревиатура обозначений фенотипических классов морфологических признаков.

На основе пяти различных подходов была проведена оценка сезонной динамики фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* по количественным морфологическим признакам. Была проведена оценка популяционной структуры по количественным морфологическим и физиологическим признакам и демографическим параметрам в природных популяциях дафнии и эпишуры. В ходе работы автором был модифицирован метод редукции выборки (МРВ) и диверсифицирован для успешного решения проблем с оценкой популяционной структуры по широкому кругу

количественных показателей. В работе была продемонстрирована перспективность этого подхода как при оценке структуры по средним показателям (моде) признаков, так и по фенотипической пластичности и ширине «нормы реакции».

В природной популяции *D. pulex* автору удалось выявить три типа клонов, которые различались генетически детерминированной реакцией особей на изменение количества корма по количественным признакам, связанным с морфологией и приспособленностью. Также выделены клоны, имеющие нестандартную реакцию на уменьшение количества корма, характеризующиеся увеличением размеров тела и снижением плодовитости.

С использованием измененных статистических приемов автором была проведена типизация возрастной и половой структуры в природной популяции *E. baicalensis*. Также продемонстрирована возможность плотностно-зависимой регуляции сезонных колебаний численности *E. baicalensis* на основе изменения возрастной и половой структуры популяции.

3. Степень обоснованности научных положений, выводов и рекомендаций, сформулированных в диссертации.

Положения, выносимые на защиту, можно считать доказанными в ходе проведенного диссертационного исследования.

Результаты проведенных исследований показали, что динамика фенотипической структуры в природных популяциях изучаемых видов при изменении условий жизни определяется действием эколого-генетических механизмов регуляции. Выявлено, что при относительно слабом воздействии экологического фактора происходит фенотипическая перестройка популяции за счёт модификационной изменчивости. В этом случае фенотипическая структура популяции сохраняет стабильный тип, в котором доминируют генетически детерминируемые фенотипы с узкой нормой реакции или промежуточными средними значениями количественных признаков. В случаях интенсивного воздействия экологических факторов наблюдается трансформация фенотипической структуры в реагирующий тип, характерной чертой которого является доминирование генетически детерминированных фенотипов с широкой нормой реакции и крайними значениями средних по комплексу количественных признаков. Установлено, что баланс между этими типами структур способствует минимизации резких колебаний уровня фенотипической изменчивости по комплексу количественных морфологических и физиологических признаков и является компонентом популяционного гомеостаза.

Установлено также, что в ответ на изменение действия экологических факторов, имеющих сезонную динамику (температура среды, количество корма, гидрологические характеристики, плотность населения) происходит трансформация фенотипической структуры природных популяций исследуемых видов по количественным признакам. При этом у *D. melanogaster* и *D. pulex* в ходе этого процесса происходит отбор особей с

генетически детерминированными различиями фенотипической реакции, а у *E. baicalensis* при изменении условий жизни наблюдается перегруппировка численности особей различных половозрастных групп, а также фенотипических классов особей по морфологическим признакам внутри этих групп. В указанном случае процесс определяется модификационной изменчивостью, а влияние селективных факторов весьма ограничено.

В ходе диссертационного исследования получены убедительные доказательства, что наиболее резкие перестройки фенотипической структуры природных популяций исследуемых видов членистоногих характерны для, вероятно, нейтральных морфологических признаков, селекционное значение которых не совсем понятно. При этом изменчивость таких признаков контролируют генетические механизмы. По количественным морфологическим и физиологическим признакам с доказанной функциональностью этот процесс имеет более сглаженный и поступательный характер, и на такие признаки существенное влияние оказывают модифицирующие механизмы.

4. Ценность для науки и практики результатов работы.

Полагаю, что выявленные механизмы регуляции сезонных колебаний численности *E. baicalensis*, могут быть с успехом использованы при составлении прогнозов изменения численности популяций этого уникального гидробионта. Установленные автором закономерности трансформации структуры популяции дафнии по фенотипической реакции особей по количественным признакам на изменение условий жизни могут стать основой для разработки новых подходов в селекции клонов дафнии, перспективных в хозяйственном отношении (высокопродуктивные, устойчивые к экологическому стрессу) и биотестировании (чувствительные к изменению условий жизни).

Усовершенствованный автором статистический протокол метода редукции выборки может применяться для оценки фенотипической и популяционной структуры у разных видов животных.

Стоит отметить также, что диссертационная работа представляет собой ценное сочетание полевых и лабораторных исследований, реализация которых требует значительных усилий и выдержки. Грамотно проведенный статистический анализ полученных результатов усилил вес натуральных данных.

Выводы, сделанные на основании диссертационного исследования, соответствуют поставленной цели и задачам.

Все положения диссертации аргументированы большим количеством фактического материала (в работе приводится 57 таблиц и 48 рисунков). Материалы диссертации отражены в 65 научных публикациях, 13 из которых в изданиях, рекомендуемых ВАК РФ.

Объем и структура диссертации.

Диссертация написана хорошим научным языком и изложена на 371 странице текста. Работа состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов и приложения. Список литературы содержит 531 источник, в том числе 279 на иностранных языках.

5. Замечания.

Наряду с несомненными достоинствами рассматриваемой диссертационной работы, к ней имеются ряд вопросов и замечаний.

1. Вызывает вопрос количество исследованных популяций. В работе была задействована только одна популяция *D. melanogaster*, при этом был проведен разовый анализ сезонной изменчивости. Тоже касается исследований *D. pulex*, у которого клоны были получены от одной популяции. Исследования *E. baicalensis*, охватывающие четыре года, также были проведены в одном месте и охватили особей, принадлежащих к одной группе. В данном случае полагаем, что основной принцип биологии, включающий поиск повторяющихся схем, соблюден не полностью. Т.е. автору необходимо было на начальных этапах работы попытаться установить выявленные закономерности внутри анализируемых видов, на основе изучения генетически отличных популяций (у *D. melanogaster* и *D. pulex* выборки можно было взять из разных ландшафтных зон, а у *E. baicalensis* из разных точек о. Байкал), после чего переходить к межвидовому сравнению. Полагаем, что значительное количество исследованных особей в каждом виде, можно было с успехом распределить между несколькими популяциями. Причем те значительные промежутки времени между выборками и моментом оформления диссертации вполне способствовали этому. В таком случае сформулированные автором выводы были бы более убедительны.

2. Принимая в целом модифицированную методику редукции выборки, тем не менее, возникает вопрос, почему автор не прибегает к другим не менее значимым и более наглядным способам разделения неоднородных выборок, таким, например, как кластерный или дискриминантный анализ. И в чем преимущество МРВ перед этими методами?

3. На стр. 17 приводится следующее утверждение: «В любом биогеоценозе виды существуют на уровне популяций, одним из ключевых показателей гомеостаза которых является стабильность численности». Полагаем, что ключевым показателем является «динамическое равновесие».

4. Не совсем понятны рассуждения соискателя по поводу «правила Бергмана» (стр. 40-44), т.к. в данном случае не проводится разделение животных на экто- и эндотермов, у которых реакции на температурный фактор могут быть прямо противоположны. Если следовать «правилу поверхностей», практическим выражением которого является «правило Бергмана», то увеличение размеров тела в условиях низких температур наблюдается у эндотермов. А исследуемые автором виды относятся к эктотермным животным. В этом случае рассуждение автора о том, что уменьшение размеров тела байкальской эпишуры зимой противоречит

«правилу Бергмана» (стр. 70) считаем несостоятельными. Кроме того, температурный фактор у гидробионтов, в отличие от наземных обитателей, напрямую связан с содержанием кислорода.

Также по причине различных физиологических механизмов поддержания температурного баланса сопоставление размерных характеристик *D. melanogaster* с аналогичными показателями у мышевидных грызунов считаем крайне неудачным (стр.176).

Кроме того, все рассуждения о влиянии температурного фактора на объекты исследования необходимо было рассматривать с точки зрения теории «эффективных температур» и расчета термальной константы.

5. Ссылаясь на слабую изученность популяционной структуры *E. baicalensis* с помощью молекулярно-генетических маркеров (стр. 58) и, как следствие, отсутствие пространственной структурированности у этого вида, автором приводится неудачный пример использования в качестве маркера последовательности митохондриальной ДНК (гена первой субъединицы цитохромоксидазы (COI), которые, часто являясь консервативными, больше применимы в таксономии, чем в популяционном анализе. В наших собственных исследованиях мы неоднократно сталкивались с такой проблемой. Причем источник, на который дается ссылка по этому вопросу (Зайдыков и др., 2015) в списке литературы отсутствует.

6. Не совсем понятно из текста диссертации, почему для анализа популяции *E. baicalensis* был выбран четырехлетний период (стр. 86)? При этом выглядит странно, почему при анализе количественных морфологических признаков самок не были задействованы данные по 2002 и 2003 году, хотя сезонная динамика в эти годы автором изучалась.

7. Оценку соотношения самцов и самок у *E. baicalensis* необходимо было подкрепить вычислением критерия хи-квадрат, для выявления достоверных отклонений от соотношения 1:1. Кроме того, весьма важным, на наш взгляд, является рассмотрение этого вопроса через призму эффективного размера популяции.

8. При оценке демографических и фенетических показателей популяции *E. baicalensis* создается впечатление, что это животное обитает изолированно от других видов экосистемы и на популяционные характеристики оказывает влияние только абиотическая среда и внутривидовые биотические факторы. При этом оценка влияния хищников, паразитов, конкурентов автором почему-то не была проведена, что может значительно исказить реальную картину. Видится, что в будущем автор сможет учесть эти факторы.

9. В тексте также присутствуют различные опечатки и ошибки оформления: стр. 9 (задача №2, «фенотипической»), стр. 23 (третья строчка сверху «плотностно-зависимой»), стр. 64 (шестая строчка снизу «Таким образом»), стр. 68 (вторая строчка снизу «разнообразных задач»), стр. 119 (рисунок 3.8 «выравнивание по центру»), стр. 159 (рис. 3.31 «выравнивание по центру»), стр. 187 (14 строчка сверху «составило 6,18»), стр. 254 (6

строчка сверху, «является результатом»), стр. 276 (16 строчка сверху «двух поколений в году»), стр. 279 (15 строчка сверху «лучше адаптированы»).

Однако, несмотря на указанные замечания и вопросы, которые носят дискуссионный характер, считаю, что диссертационная работа Ермакова Евгения Леонидовича «Динамика фенотипической структуры природных популяций членистоногих по количественным признакам» является законченной исследовательской работой, которая по своей актуальности, объему выполненных исследований, практической значимости и новизне полностью соответствует критериям, предъявляемым к докторским диссертациям, установленным П. 9 «О порядке присуждения ученых степеней», утвержденного правительством РФ от 24 сентября 2013 года № 842, а ее автор достоин присуждения искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.08 – экология (биологические науки).

26 февраля 2018 г.

Официальный оппонент

Директор научно-исследовательского центра геномной селекции НИУ "БелГУ", профессор кафедры биологии Института инженерных технологий и естественных наук ФГАОУ ВО «НИУ БелГУ»,
доктор биол. наук, доцент

Снегин Э. А.

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Белгородский государственный национальный исследовательский университет»

308015 г. Белгород, ул. Победы 85, НИУ БелГУ, корп. 11, ауд. 4-1

Научно-исследовательский центр геномной селекции

Кафедра биологии

Снегин Эдуард Анатольевич

Доктор биологических наук (специальность 03.02.08 – экология)

тел. (4722) 24-56-11

e-mail: snegin@bsu.edu.ru

