

«УТВЕРЖДАЮ»



Проректор по научной работе СПбГУ
проф. АИШОНОВ Сергей Витальевич

«...» февраля 2018 г

ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Федерального бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет» о диссертации **ЕРМАКОВА Евгения Леонидовича «Динамика фенотипической структуры природных популяций членистоногих по количественным признакам»**, представленной к защите на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.08 – экология (биологические науки).

Диссертационная работа Е.Л.Ермакова посвящена весьма сложным вопросам проявления генотипически обусловленной нормы реакции организмов в конкретной фенотипической структуре природных популяций с учетом динамики воздействия факторов среды обитания. Необходимо отметить, что действительно масштабных данных по природным популяциям в этом отношении очень немного именно в связи с трудоемкостью задачи, необходимостью проведения методически разноуровневого исследования, предполагающего наличие лабораторных данных с индивидуальным тестированием, экстраполяцию данных на популяционный уровень, применения популяционно-экологического и популяционно-генетического подходов.

Еще одна проблема, о которой всегда нужно помнить – это неоднозначность связи генотип – фенотип, исследованию которой в последнее время уделяется все больше внимания. Само по себе фенотипическое проявление генотипа кондиционально, зависит от характера воздействия факторов среды. Более того, наличие эпигенетической регуляции (во многих случаях имеющей характер наследственных изменений, не связанных с изменением нуклеотидных последовательностей ДНК) еще более усложняет интересующую нас коррелятивную связь генотипа с его фенотипическим проявлением.

Именно этот комплекс проблем оказывается в центре внимания предлагаемой работы. Не удивительно, что Введение в диссертацию посвящено описанию сложности этого контекста поставленной задачи. Безусловно, данные, посвященные этим проблемам и полученные в природных популяциях характеризуются актуальностью. Безусловно, подходы к решению исследуемой автором фундаментальной проблемы могут иметь важное значение для уточнения представлений в целом ряде областей: популяционной экологии, популяционной генетике, биоценологии, исследовании микроэволюционных явлений и популяционного гомеостаза.

В разделе Введение формулируются задачи исследования. Именно здесь хотелось бы полной ясности в определении концептуальной позиции автора. В связи с этим возникает вопрос, например, в связи с такой формулировкой. Автор пишет «В настоящее время не вызывает сомнений, что изменение фенотипической структуры по количественным признакам у различных видов животных есть результат влияния экологических факторов на генетическую изменчивость популяции» (с. 7). Действительно ли автор принимает такую упрощенную схему или это отражение неточности в формулировке? Ведь очевидно, что изменение фенотипической структуры популяции не обязательно непосредственно связано с изменением спектра генотипической изменчивости. Здесь мы снова возвращаемся к вопросу о путях реализации генотипических признаков в фенотипах, недооценка сложности которых может привести к существенным ошибкам в выводах.

В этом же разделе формулируются основные положения, выносимые автором на защиту.

В целом рукопись представляет собой объемное произведение. Диссертация изложена на 380 страницах и, помимо Введения состоит из пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и трех приложений. Список литературы включает 468 наименований, из них 268 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 62 таблицами и 50 рисунками.

В Обзоре литературы (Глава 1) автор достаточно широко рассматривает имеющуюся литературу по тематике исследования. В частности, обсуждаются проблемы биологического гомеостаза в широком смысле, его реализация в многоуровневых системных процессах.

Помимо этого приводится детальный анализ данных, посвященных исследованиям популяционно-экологических и популяционно-генетических процессов в популяциях выбранных автором для исследования модельных объектов. На первый взгляд не очевидным представляется выделение трех категорий популяционной разнокачественности: индивидуальной, модификационной и селекционно-генетической. Вероятно, в ответе на замечания автор смог бы прояснить этот вопрос.

Обширный материал и методическая база исследований представлены в Главе 2.

Материал, использованный в работе получен в различные годы в период 1991 – 2004 г.г. Количество исследованных особей *Drosophila melanogaster* достигает сотен тысяч. *Daphnia pulex* – десятков тысяч. Сезонные популяционные исследования *Epischura baicalensis* выполнены на основе более сотни природных проб.

Цель работы с необходимостью предполагает ее методическую разнокачественность. Действительно, в работе использованы методы популяционно-экологических исследований, генетического лабораторного анализа, морфометрия, техника физиологических экспериментов. Особую важность в исследованиях такого рода имеет выбор и техника применения статистических методов обработки данных. В работе использованы преимущественно параметрические методы: критерий Стьюдента (t-критерий), критерий знаков, критерий Фишера (F-критерий), различные типы и модели дисперсионного анализа, корреляционный анализ. В некоторых случаях используется также Хи квадрат. Для оценки фенотипической структуры по количественным признакам, а также сезонной динамики популяционных параметров и фенотипической структуры по морфологическим показателям применяли метод редуции выборки (МРВ). Эта процедура позволяла выделить у *D. melanogaster* и *D. pulex* генетически различные фенотипы, а у *E. baicalensis* – качественно различные группы сезонных проб. Суть метода – в выделении при помощи дисперсионного анализа сильно и незначительно варьирующих данных и проведении отдельных дисперсионных анализов для этих двух

групп. Все это позволяет вычленять отдельные совокупности в исходно едином массиве данных.

В целом раздел написан достаточно ясно и лаконично. В качестве небольших шероховатостей отмечу две. Термины синцефалон и цефалоторакс (с.88) обозначают у ракообразных разные отделы тела; синонимами не являются. Довольно странно выглядит утверждение (с. 89) «Признак является копулятивным органом; у взрослых самок к нему после копуляции прикрепляется сперматофор...»

Последующие две главы диссертационного исследования используют сходный методологический подход. Это получение выборок из природных популяций (*Drosophila melanogaster*, *Daphnia pulex*), постановка лабораторных культур, оценка наследуемости различного рода индивидуальных и популяционных признаков по этим лабораторным группировкам, экстраполяция полученных данных на природные популяции объектов.

Объемная Глава 3 (87 страниц) излагает данные о сезонной динамике структуры изменчивости природной популяции дрозофилы по количественным признакам. В качестве прамбулы к изложению результатов по динамике и структуре изменчивости популяций дрозофилы автор пишет «На общепопуляционном уровне изменчивость оценивается по всей совокупности особей или их групп (семей, клонов или лабораторных линий) исследуемых в эксперименте или по результатам полевых сборов» (с. 93).

Существенной проблемой является выделение той функциональной группы в природе, которую далее мы считаем популяцией. От такого выделения зависит результат по терминологии автора "общепопуляционного" подхода. В качестве комментария уместно было бы получить уточнения по этому поводу (каким образом устанавливались границы популяций) как в случае популяции дрозофилы, так и остальных модельных объектов, используемых в диссертации.

Оценка сезонной динамики структуры изменчивости велась общепопуляционным и внутривнутрипопуляционным подходами. Выявлены различия в средних значениях признаков и в коэффициентах вариации у особей, отловленных в разные сезоны. Воспроизводство этих различий в потомстве соответствующих групп позволяет автору говорить о генетической компоненте изменчивости и, соответственно, о наследуемости значений признаков.

Обобщая материал множества частных анализов, автор заключает, что сезонная динамика средних и изменчивости количественных морфологических и физиологических признаков управляется циклическим отбором. Выделяя внутривнутрипопуляционные группы, особи в которых по-разному реагируют на воздействия экологических факторов – автор приходит к выводу о структурированности природной популяции («типы фенотипических структур»), определяемой соотношением таких групп и динамике этой структуры в связи с резкой сезонностью климатических факторов.

Не вдаваясь в детальный разбор сложного и многокомпонентного материала главы отмечу, что эта глава и в целом работа в посвящена структуре изменчивости. При этом автор пользуется интегральными ее оценками. При трактовке отдельных компонентов изменчивости постоянно возникает вопрос о надежности трактовок отдельных ее проявлений как генетических или негенетических. Ведь серьезных аргументов относить части изменчивости к тому или другому типу нет. То, что подробно сделано и без сомнений составляет преимущество работы – анализ структуры варьирования разных индивидуальных и популяционных показателей. А эвристическая ценность работы в трактовке той структуры варьирования, которая устойчиво воспроизводится.

В качестве недостатков «техники исполнения» в первую очередь необходимо отметить представление иллюстративного материала. В целом, на мой взгляд, «одномерные» столбчатые диаграммы, десятками приводящиеся в тексте, не позволяют в должной мере проиллюстрировать сложность обсуждаемых проблем. Более того, во многих случаях на графиках не указаны значимости различий, более того, там, где оценочная статистика имеется, нет указания на ее характер (дисперсии, доверительные интервалы, иное...). Подписи к иллюстрациям «скупые», не способствуют пониманию сути изображенного. Постоянно вспоминается правило, в соответствии с которым каждая иллюстрация должна быть самодостаточной для восприятия без необходимости изучения материала всей главы. Конечно, поставленная в работе проблематика значительно эффективнее решалась бы многомерными статистическими оценками и соответствующими иллюстрациями. Такие подходы, вероятно, автор пытается предпринимать в сериях дисперсионных анализов. Возможно, подспорьем в наглядности могли бы быть их графические интерпретации в «post hoc» тестах. Высказанные замечания относятся, конечно, не к значимости самих материалов, а именно к возможности донести смысл исследования до читателя.

Все, что было сказано об иллюстративном представлении данных выше относится и к материалу Главы 4, посвященной исследованию эколого-генетической структуры природной популяции дафнии по количественным признакам. Здесь, также как и во многих других случаях, приведено много «сырого» материала, а не результаты анализов, подтверждающие основные заключения диссертации. Это табличные данные (такие, например, как табл. 4.2, 4.5 и другие), которые вполне могли бы найти свое место в Приложении к диссертации. Обилие такого первичного материала приводит к тому, что читателю текста в значительной степени приходится верить на слово в заключения автора, а не делать это осмысленно, глядя на приведенные данные.

Замечу, что в тех местах главы, в которых автор переходит от рассмотрения множества деталей к анализу дисперсионных комплексов, то есть данных, структурированных анализом по нескольким факторам одновременно, даже изложение результатов становится более ясным. Становится очевидным, что результаты автора действительно отражают существенные явления. Степень варьирования показателей выступает вполне отчетливо.

В целом материал свидетельствует о клональной гетерогенности природной популяции *D. pulex*. При этом ключевым признаком, выявляющим эти различия, является отношение к обилию кормовой базы, а различия представителей клонов проявляются в размерных характеристиках и показателях плодовитости. Все это, учитывая сезонные данные и весь комплекс анализируемых признаков дафний, позволяет автору выделять как минимум два типа реакций особей (вероятно, наличие двух разных групп особей) в природных популяциях – «реагирующий» на изменения условий обитания и «стабильный», реакция которых на изменение условий отсутствует.

В Главе 5 приведены результаты анализа популяционных сборов эндемика Байкала *Epischura baicalensis*. При этом исследована сезонная динамика структуры природной популяции эпишуры из Южного Байкала по популяционным показателям и морфологическим признакам. Собственно, именно особенности сезонной динамики популяции *E. baicalensis* составляют основу материала главы. Не удивительно, что в условиях резко сезонного климата состав популяции существенно изменяется в различные месяцы года. В заслугу автора входит описание деталей этой динамики, связанных с общей плотностью, соотношением полов, соотношением различных стадий развития, а также проявлением ряда морфологических признаков у особей, представляющих популяции *E. baicalensis* в разные сезоны. На основании полученных данных автор, по аналогии с заключениями о природной популяции *D. melanogaster*, делает заключение о

двух типах популяционной структуры *E. baicalensis*. Один из них («реактивный») выделяется в связи с тем, что его модальную основу составляют особи, проявляющие «крайние» значения исследуемых показателей. Другой («стабильный») характеризуется преобладанием особей доминированием класса особей с промежуточными показателями средних значений/изменчивости количественного признака.

В качестве вопросов/замечаний по этой главе можно привести следующее. Популяция *E. baicalensis* характеризуется резко выраженной «фазовой» структурой, то есть одновременным наличием особей различных стадий жизненного цикла, соотношение которых сезонно меняется. Основывается ли выделение двух типов на характеристиках «имагинальной части» популяции или во внимание принимаются также особи более ранних стадий онтогенеза. В тексте имеется фраза «можно выдвинуть предположение, что биологические сезоны *E. baicalensis* соответствуют основным фазам популяционного сезонного цикла этого организма». Что автор понимает под «биологическим сезоном организма» и «популяционным сезонным циклом». Как соотносятся эти понятия. Анализируя общую численность популяции *E. baicalensis* автор пишет о наличии двух сезонных популяционных циклов, ссылаясь на рис. 5.1. Однако графически два сезонных цикла в последовательных годах на рисунке не читаются.

В разделе Заключение приводится обобщение данных, полученных на трех модельных объектах с точки зрения «реакции» фенотипической структуры популяций на экологические факторы. Базируясь на всем комплексе данных, автор приходит к выводу о наличии двух различных сценариев трансформации фенотипической структуры популяции. Обсуждается генетическая составляющая проявления этих типов трансформации.

Выводы диссертации базируются на результатах исследования. Их формулировка в большинстве случаев не вызывает возражений. Отмечу только излишнюю детализацию формулировки выводов 5 и 8, а также вывод 7, который доносит до читателя достаточно банальное утверждение о том, что сезонная динамика популяции *E. baicalensis* имеется, что можно было бы утверждать и не проводя трудоемкого исследования.

В диссертации обсуждаются непростые проблемы соотношения индивидуального, популяционного и видового уровней организации биосистем. Ясность в понимании соотношения этих уровней и соответствующих разноуровневых механизмов возможна только в случае использования в тексте выверенных понятий и соответствующей последовательной терминологии. Чтение представленной рукописи в определенной степени затрудняется тем, что автор не всегда следует этим правилам. Приведу лишь один пример (с. 230).

«Таким образом, можно постулировать наличие двух разновидностей генетической структуры по фенотипической реакции особей. Первая характеризуется доминированием одного из реагирующих типов клонов и невысоким количеством стабильных клонов. Для второй характерно доминирование класса стабильных клонов и примерное равновесие обоих реагирующих типов. Первую разновидность структурно-функциональной организации обнаруживают только цикломорфные морфологические признаки, вторую — все остальные, включая большинство морфометрических признаков, а также плодовитость и выживаемость».

Здесь, следуя автору, признаки обнаруживают разновидность организации генетической структуры по фенотипическим признакам...

В целом необходимо отметить, что рукопись диссертации представляет оригинальное исследование, которое является обобщением разнородного многолетнего материала.

полученного автором. В диссертации имеется отчетливая концептуальная составляющая и применяется комплексный подход в получении результатов. Многочисленные вопросы, отмеченные в отзыве, касаются двух основных моментов. Первое – дискуссионность затрагиваемых вопросов, обсуждение которых можно расценивать и как плюс работы. Второе – подача материала, связанная с иллюстративной составляющей работы и стилистическими погрешностями, относящиеся к «редактуре» работы. Имея это в виду, тем не менее, нужно признать, что работа в целом заслуживает положительной оценки.

Материалы рассматриваемой диссертации могут быть включены в соответствующие университетские курсы (популяционная биология, экология, популяционная генетика, гидробиология). По материалам диссертации опубликована 1 монография, 13 работ в изданиях, включенных в перечень изданий, рекомендованных для публикации материалов квалификационных работ ВАК. Основные результаты работы представлялись на российских и международных конференциях. Основные положения диссертации адекватно отражены в автореферате и представлены в публикациях.

Подводя итог сказанному ранее, можно констатировать, что научная значимость работы Е.Л. Ермакова позволяет квалифицировать его как соответствующее требованиям ВАК РФ, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора биологических наук (п.9 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842) а его автор достоин присвоения искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.08 – экология (биологические науки).

Отзыв на диссертационную работу Е.Л. Ермакова обсужден и утвержден на заседании кафедры Зоологии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета 15 февраля 2018 г. (протокол № 75).

Профессор, зав. кафедрой Зоологии
беспозвоночных СПбГУ, д.б.н.

(А.И. Гранович)

e-mail: a.granovich@spbu.ru

тел. (812) 3289688



Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Санкт-Петербургский государственный университет».
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб. 7/9