

## ОТЗЫВ

Официального оппонента о диссертационной работе Галимова Яна  
Рудольфовича

**«ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ, СВЯЗАННЫХ С ПОЛОВЫМ  
РАЗМНОЖЕНИЕМ И ДИАПАУЗОЙ, У ПЛАНКТОННОГО  
РАКООБРАЗНОГО *DAPHNIA MAGNA* STRAUS (CRUSTACEA:  
CLADOCERA)»**, представленной на соискание ученой степени кандидата  
биологических наук по специальности 03.02.10 – гидробиология

Созревание любой научной парадигмы состоит в переходе от сбора фактов к связывающим им закономерностям и формированию на их основе возможностей предсказания и управления изучаемыми объектами. Для планктонных ракообразных в контексте популяционно-динамического подхода таким объектом является жизненный цикл, представляющий собой чередование активного развития популяций с периодами биологического покоя, нередко в форме диапаузы. У ветвистоусых ракообразных такая смена обычно усложняется переходом от партеногенеза к двуполому размножению, и лишь затем - к диапаузе. Несмотря на значительный прогресс в исследованиях диапаузы последних лет, смена партеногенеза на гамогенез, в особенности средовые и генетические факторы в нем участвующие, изучены на удивление слабо. Это затрудняет прогноз в поведении искусственных и естественных популяций, создание адекватных моделей и, определенным образом, тормозит переход данной парадигмы к своей зрелой стадии – управлению жизненными циклами этих организмов и в том числе разработки эффективных биотехнологий. Диссертационная работа Я. Р. Галимова, посвященная изучению прежде всего генетической основы перехода ветвистоусых ракообразных к двуполому размножению, во многом восполняет пробелы в наших знаниях и способствует, таким образом, прогрессу этой парадигмы. В этом смысле его работа безусловно важна и актуальна.

Диссертация состоит из введения, шести глав, списка цитируемой литературы и списка иллюстративного материала. Работа изложена на 141 странице, содержит 18 иллюстраций и 4 таблицы. В списке литературы содержится 199 названий, из них 181 на иностранных языках. В вводной части диссертации автор формирует цели исследования и логично вытекающие из них задачи. Следует указать на определенные терминологические неточности, которые касаются названия диссертации, ряда задач, и неоднократно повторяются в тексте. Диссертант противопоставляет партеногенез половому размножению, что, строго говоря, неверно, поскольку партеногенез так же половое размножение.

В главе первой, **ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ: ДИАПАУЗА, ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ И ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА У *DAPHNIA***, приведен довольно подробный обзор прежде всего зарубежной литературы по теме исследования. Знакомство с главой позволяет заключить, что автор хорошо ориентируется в проблеме сезонного развития популяций ветвистоусых ракообразных а также средовых и генетических факторов, участвующих в выработке локального сигнала, определяющего переход популяций от активного развития к биологическому покою. Несколько недооценен в этом обзоре, на мой взгляд, только материнский эффект – внегенетическая передача информации в ряду поколений.

Глава вторая, **МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**, написана очень детально и наводит на мысль о мнении, бытующим в среде физиков, о том, что методы важнее результатов. Диссертант широко сочетает экспериментальные и полевые методы исследований с изучением генетического полиморфизма, смело разрабатывает собственные методики применительно к конкретным задачам. Большая часть результатов получена на значительных выборках и адекватно обработана современными статистическими методами. Завершающим и весьма логичным подходом к решению этой проблемы стала разработка и исследование диссертантом математической модели. По общему объему материала, в особенности для изучения проблемы

бессамцовых клонов *D.magna*, а также широте и глубине применения методов исследований, данная глава более подходит к следующей квалификационной ступени – докторской диссертации.

Третья глава называется **ПОЛОВАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ КЛОНОВ *Daphnia magna*: РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ И НАСЛЕДОВАНИЕ НЕСПОСОБНОСТИ К ПРОИЗВОДСТВУ САМЦОВ** и во всех отношениях является основой данной работы. Весьма детально и убедительно, с привлечением современных методов исследования внутри и межпопуляционного полиморфизма диссертантом показано, что бессамцовые клоны модельного вида дафнии в широком диапазоне условий обитания природных популяций реализуют все этапы жизненного цикла, включая образование диапаузирующих яиц, в рамках партеногенеза. Следует указать на высокую методологическую обеспеченность этого важного результата, которая включает эксперименты с гормонами, межклональные скрещивания в двух последовательных генерациях, анализ клонов по ядерному и митохондриальному участкам генома. Наличие NMP клонов в филогенезе автор обещает объяснить тремя альтернативными стратегиями и далее приводит только две, а именно зависимое (от общего предка) и независимое возникновение подобных клонов в процессе филогенеза. Можно предположить еще один вариант, сочетающий в себе эти две стратегии, но этот вариант не является альтернативным, а представляет собой компромисс. Интересно было бы узнать, что же именно имел в виду автор под третьей альтернативной стратегией?

Появление бессамцовых клонов и их преимущество перед двуполыми популяциями представляется мне эволюционным отбором в сугубо эфемерных водоемах. Для образования покоящихся яиц, что является критичным для выживания в этих условиях, у бессамцовых клонов требуется на одну генерацию меньше, чем у двуполых, что составляет, в зависимости от температуры, от 5 до 10 дней. Когда время существования водоемов невелико, даже такой период (5-10 дней) способен дать очень большое

конкурентное преимущество, а в ряде случаев определять само существование вида в этом водоеме. Оценивая главу в целом, считаю, что если бы автор ограничился только ею, этого было бы достаточно, как с точки зрения материала, так и его анализа для подтверждения его квалификации как кандидата наук.

Четвертая глава, **РОЛЬ ДИАПАУЗИРУЮЩИХ ЯИЦ И АКТИВНЫХ СТАДИЙ В СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ ДВУХ СОСУЩЕСТВУЮЩИХ ВИДОВ *DAPHNIA***, по сути представляет собой описание жизненных циклов двух совместно обитающих видов дафний по фенологическим наблюдениям. Эти результаты дают основу для проверки некоторых гипотез и для моделирования в последующих главах. Сам по себе факт сосуществования двух близких видов, из которых *D.magna* обладает явным конкурентным преимуществом, как более крупный и плодовитый пищевой конкурент, довольно интересен. Он подтверждается подобным сосуществованием и для других лично мне известных водоемов. Нишевое сходство и конкуренция по питанию возможно компенсируется различными стратегиями зимовки, на что указывает диссертант. Второй вид, *D.pulex*, способен зимовать в активной фазе и начинать размножение раньше первого (*D.magna*), который проводит зиму в стадии покоящегося эмбриона. Глава содержит многолетние ряды данных, что также важно для анализа экспериментальной части работы и моделирования.

Глава пятая, **РЕАКТИВАЦИЯ ПОКОЯЩИХСЯ ЯИЦ *DAPHNIA MAGNA*: ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ**, содержит результаты по оценке продолжительности биологического покоя и роли генетической гетерогенности по данному признаку. Экспериментально показано, что сроки готовности к выходу из диапаузы генетически детерминированы. Автор призывает к осторожности в переносе полученных результатов на реальные природные ситуации, что совершенно справедливо. Процесс реактивации диапаузы включает в себя несколько хорошо очерченных фаз. Первая, так называемая рефрактерная фаза, требует для

преодоления сдерживающего развитие гормона диапаузы, вполне определенного срока (2,5 – 3 месяца) выдерживания покоящегося эмбриона при низкой температуре. Этот факт хорошо известен, в том числе и для *D.magna*, поэтому ожидать выхода из диапаузы после недельной терминации было бы несколько наивно, равно как и вносить основанный на этом результат в один из выводов по работе. Генетически различные по срокам реактивации клоны завершают рефрактерную фазу задолго до наступления неблагоприятных условий (обычно уже в январе) и ожидают наступление благоприятных температур для весьма согласованного выхода сформированных эмбрионов весной. Эта последняя фаза диапаузы, по свойствам близкая к спячке, сглаживает генетические и фенологические различия по срокам откладки эфипиев в реальных природных условиях.

Глава шестая, **СТРАТЕГИИ ПРОИЗВОДСТВА ПОКОЯЩИХСЯ ЯИЦ И ВЫЛУПЛЕНИЯ ИЗ НИХ В НЕПРЕДСКАЗУЕМЫХ СЕЗОННЫХ БИОТОПАХ**, содержит результаты анализа весьма простой, но дающей не противоречивые результаты, модели. Эта модель, в известном смысле, подводит итоги предыдущей главы и, на мой взгляд, могла быть с нею объединена. Не будучи моделью ресурсного типа (не содержащая связи между обилием пищи и численностью популяции), данная модель позволила тем не менее соотнести скорость популяционного роста с периодом существования водоема и проанализировать составляющие риска выживания видов в разнотипных водоемах. Полученные результаты моделирования были верифицированы конкретными ситуациями, в которые попадают покоящиеся стадии дафнии с точки зрения формирования банка яиц. На мой взгляд, у этой модели большое будущее как стандартного инструмента исследования банков покоящихся стадий разных видов организмов, включая растения.

\* Работа завершается семью выводами, в целом соответствующими сформулированным в начале работы задачам. Выводы хорошо подкреплены полученными в процессе исследования результатами и, в особенности по

блоку исследования бессамцовых клонов, являются новыми для науки. Исключение составляет шестой вывод, который содержит информацию ранее нам известную.

По теме диссертации опубликовано 9 работ, из которых пять в журналах, рекомендованных ВАК, чего вполне достаточно для защиты работ такого уровня. Основные результаты доложены научному сообществу на ряде крупных, в том числе международных, научных конференций. Автореферат в целом соответствует содержанию диссертации. Высказанные в процессе обсуждения этой работы замечания не принципиальны и не могут изменить общей высокой ее оценки.

Резюмируя, заключаю, что диссертационная работа «ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ, СВЯЗАННЫХ С ПОЛОВЫМ РАЗМНОЖЕНИЕМ И ДИАПАЗОЙ, У ПЛАНКТОННОГО РАКООБРАЗНОГО *DAPHNIA MAGNA* STRAUS (CRUSTACEA: CLADOCERA)» по своему содержанию, форме изложения, уровню анализа, применяемых методов и донесению ее результатов научному сообществу представляет собой законченное научное исследование, полностью соответствующее критериям ВАК, предъявляемым к кандидатским диссертациям. Ее автор, Галимов Ян Рудольфович, безусловно заслуживает присвоения искомой степени по специальности 03.02.10 – гидробиология.

ФГБУН Зоологический институт РАН  
+7(812)3280011 Санкт-Петербург  
Университетская набережная д.1  
admin@zin.ru, www.zin.ru

Зав.отдел. систематики  
лаборатории пресноводной и  
экспериментальной гидробиологии  
Зоологического института РАН,  
Д.б.н., профессор, В.Р.Алексеев

Подпись ГУИ  
Алексеев В.Р.  
удостоверяется  
Ученый секретарь Кош

