

О Т З Ы В

на автореферат диссертации **Сергея Александровича Субботина**
«Молекулярная систематика и филогеография седентарных нематод
отряда Tylenchida»,
представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 1.5.17 – Паразитология

Неофициально в научном сообществе утвердилось два мнения о докторской степени. Одно, современное, связывает докторскую степень с определенным уровнем в научной карьере, большим числом публикаций в некоторой области науки и достаточным авторитетом в этой области. Согласно другому, уходящему представлению, от доктора наук ожидается что-то такое, что навсегда изменило взгляды в какой-то области науки. Диссертация Сергея Александровича знаменует смену привычного в течение двухсот лет жанра таксономической монографии в зоологии. Дело не только в добавлении к анатомическим и микроскопическим признакам животных неких химических анализов и молекулярных характеристик. Всё многообразие большой группы, таксона высокого ранга, охватывающего многие тысячи видов, в диссертации представлено как молекулярно-генетическое, так и морфологическое. Много книг и руководств по новым методам, но последовательное их применение к определенному таксону высокого ранга, как в рассматриваемой диссертации, – пока еще явление редкое и образец для будущего стиля монографий в зоологии и паразитологии. Само содержание диссертации, методический инструментарий ее, естественно отображают историю многолетней ее подготовки, но и кратко историю становления молекулярных методов в зоологии: от устарелого ввиду трудоемкости и невозможности стандартного распространения на неизвестные виды метода анализа полиморфизма длин рестриктных фрагментов (ПДРФ, RFLP, глава 6) до изотермической амплификации (глава 11), о скорой замене на которую традиционной ПЦР все пишут уже несколько лет, но которая до сих пор так и не состоялась. Таким образом, все методические новинки по мере их внедрения автор применял на пути познания разнообразия тиленхид мировой фауны. Использование их было не механическим: в диссертации нашлось место описанию исканий по подбору алгоритмов и параметров для выравниваний и филогенетических реконструкций, критической оценке достоверности филогенетических гипотез. Это норма в современной филогенетике, тем не менее опыт применения, благодаря обширности материала по близким видам, может оказаться небесполезным для коллег, работающих с другими объектами, и для улучшения понимания закономерностей молекулярной эволюции. Еще одна особенность диссертации Сергея Александровича – охват фауны всего земного шара, в отличие от полагавшихся допустимыми еще недавно диссертаций, ориентированных на региональные масштабы. Размах таксономических ревизий, произведенных в работе, впечатлит любого зоолога: описан новый для науки род и более десятка видов, пересмотрен объем всех подотрядов тиленхид и многих семейств: более десятка родов перенесены в другие семейства, причем многие из них хорошо известны и содержат хозяйственно важные, карантинные виды. Но это только отдельные мазки на заново

создаваемой картине (отражении реального разнообразия тиленхид), о которой можно судить по таким проскальзывающим как само собой разумеющееся оборотам речи, как «семнадцать неизвестных видов цистоидных нематод семейства Heteroderidae», 11 неопределенных видов из Новой Зеландии, «предположительно новый род семейства Verutinae» с Борнео в одном только исследовании (стр. 16). Неидентифицированные и новые не описанные виды, роды (а некоторые полученные автором последовательности, замечу, могут принадлежать новым семействам тиленхид) создают тот ландшафт, от которого теперь невозможно будет отстраниться в будущих работах по таксономии тиленхид. В тех же случаях, когда имелась возможность связать обоснованную филогению с гипотезами о морфологической эволюции, это выполнено на высоком профессиональном уровне и привело к значимым выводам. Восемь «традиционных гипотез, предложенных на основе морфологии» и отвергнутых по результатам проведенных исследований (стр. 11), – это только небольшая их часть; другие обсуждаются в соответствующих местах автореферата. Самые яркие выводы о многократном независимом переходе тиленхид к седентарному паразитизму подробно изложены и обоснованы в автореферате (и предыдущих публикациях автора).

Взгляд на тиленхид с точки зрения генетического разнообразия позволил поставить и решить без помощи археологии и палеонтологии, казалось бы, немислимую в отношении этих микроскопических животных с крайне бедной морфологией задачу восстановления истории их видовой диверсификации и распространения по Земле (филогеографии). Возраст диверсификации родов, включающих важных для человека фитопаразитов, вычислен как плейстоценовый. Приведены аргументы в пользу связи большинства центров происхождения фитопаразитических тиленхид с горными системами, за исключением рода *Rotylenchus* (глава 4). Приведены аргументы в пользу того, что дальнейшее распространение нематод, в том числе межконтинентальный перенос, осуществлялось помимо деятельности человека, кроме заноса в Старый Свет картофельных нематод *Globodera pallida* и *G. rostochiensis* (глава 9).

Не только с общими выводами диссертации С.А. Субботина, но и с частными следует согласиться, например, с выделением в составе тиленхид семи основных клад. Так, в числе отвергнутых «традиционных гипотез, предложенных на основе морфологии», на стр. 11 приведены «v) размещение *Eutylenchus* в семействе Tylenchidae; vi) родственные отношения *Psilenchus* и *Basiria*». С этим следует согласиться. По-видимому, восьмая и девятая клады примерно такого же ранга, как выделенные, – *Eutylenchus/Cephalenchus* и *Basiria/Boleodorus/Neopsilenchus*. Десятую кладу с длинной ветвью на сконструированных деревьях образуют *Malenchus pachycephalus/Labrys* spp./Eсрhyadophoridae и др., и она, возможно, отходит от основания клады VI (Criconrmatina и принадлежащие к ним, как показано в главе 13 диссертации, Sphaeronematidae). На рисунке 1 в основании другой целевой для разбираемой темы клады, VII (Hoplolaimina), показан вид *Belonolaimus longicaudatus*, это бесспорно верное положение для этого вида и его родственников (*Ibipora lolii*); соответственно, в состав Hoplolaimina на стр. 11 к надсемействам

Dolichodoroidea и Hoplolaimoidea справедливо причислить Belonolaimoidea того же ранга. На стр. 41 автореферата записано: «Молекулярный анализ подтверждает деление отряда Tylenchida на два подотряда – Hoplolaimina и Criconematina... Энтомопаразитические нематоды занимают базальные клады у тиленхид...». Нужно согласиться с обоснованностью выделения Hoplolaimina и Criconematina, и предстоит согласование таксономии всего с двумя подотрядами с филогенетическим деревом с большим числом базальных клад, перечисленных в диссертации и не относящихся ни к Hoplolaimina, ни к Criconematina. Вполне убедителен материал главы 10 «Филогения галловых нематод и молекулярная характеристика *Meloidogyne nataliei*», в том числе родство последнего вида с *M. indica* (рисунок 9 автореферата). Правда, на рисунке 9 не отмечено положение исследованных в диссертации *Meloinema* spp., родственников *Meloidogyne*, в частности, вида *Meloinema odesanens* CA112, нуклеотидные последовательности генов рРНК которого определены С.А. Субботиным, относительно которого род *Meloidogyne* парафилетичен на рисунке 1 автореферата. Не включена в выводы как прямо не относящаяся к систематике тиленхид ценная гипотеза о динамических конформационных переходах в транскрибируемых спейсерах рРНК и физиологичности этих явлений (глава 7). В научной литературе немало рассеянных указаний на альтернативные конформации в рРНК; все они представляют немалую ценность и рано или поздно будут обобщены после развития методического инструментария.

Критических замечаний по автореферату нет. Автореферат, как и ранее опубликованные и хорошо известные специалистам исследования С.А. Субботина, свидетельствует (при любом взгляде на докторскую степень) о соответствии квалификации автора степени доктора наук.

Помимо обсуждения диссертации, считаю нужным отметить огромную работу Сергея Александровича по организации науки. Он не только организатор успешного международного журнала Russian Journal of Nematology, но дает статьи и в другие отечественные журналы, выступает как соавтор отечественных ученых, как доброжелательный рецензент в международных журналах, публикует монографии не только на английском, но и на русском языке, осуществляя связь отечественной и передовой международной науки. Выступая от своего имени, думаю, не ошибусь в том, что сообщество отечественных нематодологов заинтересовано в скорейшем присуждении С.А. Субботину ученой степени доктора биологических наук.

Владимир Вениаминович Алёшин
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела эволюционной биохимии
Научно-исследовательского института физико-химической биологии имени
А.Н. Белозерского МГУ,
119991 Москва, Ленинские горы, МГУ имени М.В. Ломоносова, д. 1, стр. 40
Тел. (495) 939-14-40, e-mail: Aleshin@genebee.msu.su
16 ноября 2021 года