

## ОТЗЫВ

официального оппонента

о диссертационной работе **Субботина Сергея Александровича**  
**«МОЛЕКУЛЯРНАЯ СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕОГРАФИЯ СЕДЕНТАРНЫХ  
НЕМАТОД ОТРЯДА TYLENCHIDA»**,

представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук по  
специальности 1.5.17 - паразитология.

Диссертационная работа Сергея Александровича Субботина представляет результат многолетних исследований нематод отряда Tylenchida. Методические подходы, применяемые автором, включают построение филогенетических гипотез с использованием последовательностей ядерных и митохондриальных генов, филогеографические анализы, молекулярные подходы к видовой диагностике и даже разработку перспективных методов практико-ориентированной диагностики на основе видоспецифичных баркодовых участков генома. В центре внимания диссертации – те представители тиленхид, которые характеризуются «седентарным паразитизмом». Эта группа включает представителей нескольких филогенетических ветвей, при этом, как следует из материалов работы, и само формирование седентарного паразитизма, и сопутствующих ему морфо-функциональных особенностей организмов происходило, по-видимому, параллельно у нескольких групп тиленхид.

Внушительный список авторских работ в известных международных изданиях, в том числе в журналах первого квартала, а также не менее внушительный список глав в монографиях и соавторство в целых монографиях, свидетельствует о том, что автор может считаться экспертом международного уровня в рассматриваемой группе нематод. Таким образом, имея в виду рукопись диссертации как квалификационную работу, оппонент невольно попадает в ситуацию, когда оценка представленной рукописи превращается более в оценку «техники исполнения» данного текста. То есть, оценки целостности построения, ясности изложения, искусства формулировки общих положений. При этом научная сущностная экспертиза полученных автором результатов в значительной степени уже выполнена сообществом нематодологов из разных частей света.

Забегая вперед, могу сказать, что представленная рукопись действительно соответствует уровню диссертаций, представляемых на соискание степени доктора биологических наук. А научные проблемы, которые решает автор, обобщая свои многолетние исследования, и тот биологический контекст, в котором они обсуждаются, вполне соответствуют этой квалификационной степени.

Во Введении автор обозначает актуальность поставленных в диссертации проблем. Отчетливо звучит практическая значимость работы с фитопаразитическими нематодами, что бесспорно. Не менее важна разработка таксономических проблем. И эта практическая составляющая также указывается. К сожалению, в этой вводной части работы автор не ставит еще одного акцента, обозначая эволюционную, коэволюционную фундаментальную значимость для понимания эволюции особого вида паразитизма, значимость филогеографических построений для понимания распространения паразитов. При этом в результатах диссертации все эти аспекты, конечно же, присутствуют. Цель и задачи исследования сформулированы четко и позволяют представить основные логические составляющие работы и этапы ее выполнения.

Обзор имеющихся литературных источников выполнен профессионально, полно. Имеется подробный разбор истории формирования представлений о филогенетических связях и происхождении тиленид. Конечно же, специфика методологического подхода, применяемого в работе, отражается и на том, что в обзоре литературы исчерпывающе детально представлен массив данных о молекулярных аспектах исследований группы. О том как постепенное включение в эволюционный и таксономический анализ молекулярных данных корректировало представления о эволюционных моделях формирования этой группы паразитических организмов. Уже здесь становится очевидным, что работа самого автора сыграла в этом существенную роль.

Раздел Материал и методы (в авторской редакции «Материалы и методы») исследования изложен кратко и емко. Более того, автор справедливо следует тезису о том, что отдельные модификации методик можно почерпнуть из оригинальных статей. Поэтому в тексте диссертации изложена как бы «основная канва», наиболее существенные особенности методов, применяемых для различных целей работы. Кроме того, видовой состав использованных в работе нематод, места сбора, растения-хозяева подробно описываются в таблицах Приложения, что также необходимо признать удачным, учитывая огромный объем материала. Один вопрос по заявленным версиям программ. В разделе указано использование весьма старых версий. Неужели в статьях 2020-х гг. были использованы они же? Автор позиционирует работу как вклад в внедрении интегрированной таксономии (в смысле интеграции молекулярных и классических подходов в систематику). С этой точки зрения можно отметить практически отсутствующее в разделе указание на то каким образом проводилось определение принадлежности экземпляров к видам/иным таксонам при помощи микроскопии, изготовления препаратов, культивирования. Возможно, применялись и еще какие-либо «не молекулярные» подходы для диагностики. Здесь как раз ощущается недостаток описания интеграции подходов. К сожалению, ни в тексте диссертации, ни в автореферате, на этот счет никакой информации нет.

Не проводя «постраничный» анализ достаточно объемного и разделенного на 13 глав (!) текста диссертации, отмечу несколько моментов, на мой взгляд важных для понимания значимости работы, а также несколько вопросов по неясным позициям.

В главе 3 суммируются результаты серии работ автора, уточняющих филогенетические отношения макрогрупп внутри таксона Tylenchida. Эти данные важны сами по себе, но в качестве ответа на основные вопросы, поставленные в диссертации, отметим вполне определенные (поддержанные дендрограммами, построенными различными способами по данным сиквенса фрагмента гена 28S рРНК) заключения о происхождении седентарного паразитизма у тиленид. Молекулярный анализ выявляет пять потенциальных точек его возникновения, иллюстрируя параллельные процессы эволюции паразитизма в нескольких кладах. У представителей двух семейств выявляется параллельное формирование способности к цистообразованию.

В целом диссертация производит впечатление фундаментального исследования. Отдельные ее части, например, главы 5, 8 и 9, посвященные, соответственно, цистоидным Heteroderidae, группе Avenae рода Heterodera и роду Globodera, на мой взгляд, вообще могли бы составить основу отдельных квалификационных работ.

Чрезвычайно благоприятное впечатление производит детальнейший разбор различных вариантов и методов построения филогенетических реконструкций и выбор консенсуса: то, чего зачастую не хватает для интегрального представления морфологических и молекулярных данных. В качестве безусловного плюса работы могу отметить использование материала по вторичной структуре участка рРНК (гл. 4) и ITS (гл.7). Если уж говорить об интеграции подходов – именно здесь молекулярные признаки по-настоящему «смыкаются» с морфологическим не только на уровне филогенетических гипотез, но и на уровне конкретных пространственных молекулярных структур. Необходимо отметить и наличие в нескольких главах работы (5, 8, 9) интересных и информативных филогеографических гипотез, базирующихся на молекулярном анализе обширного и географически разнообразного материала.

Наконец, изрядная часть работы посвящена видовой диагностике, основанной на ПЦР и ее модификациях. Фундаментальная задача таксономии, в частности, определение видовых границ и внутривидовой изменчивости, превращается здесь в задачу вполне практического толка. Группа мелких фитопаразитических нематод требует особого внимания с точки зрения практического отслеживания их распространения. Судя по материалам целого ряда глав диссертации, автор весьма успешно решает проблемы идентификации отдельных видов при помощи различных вариантов ПЦР тестов. Отдельная глава диссертации посвящена разработке метода быстрой высокочувствительной диагностики присутствия галловых нематод. С точки зрения компоновки рукописи, возможно, весь материал по практико-ориентированной диагностике (всех исследованных групп), можно было бы сгруппировать в единую главу.

Несколько затрудняет чтение рукописи в целом понятное желание автора русифицировать основные обозначения, применяемые в молекулярном анализе. В более «компрессированном» тексте автореферата это приводит к выражениям типа «использовали для ШХ и КХ МЛ-тестирования» (с.11). Отмечу, что определенная часть англицизмов уже вполне прижилась в русскоязычных рукописях (например, виды анализов, парсимонии, обозначения спейсеров). Автор все же использует название COI для цитохромоксидазы, а не ЦО. На мой взгляд стремление русифицировать многие уже прочно вошедшие в научную литературу термины излишне. Тем более что автор все равно не избежал «призрака» англицизмов (см., например, название главы 4 и подглавки 5.2 «Молекулярная характеристика...» (вероятно *characterization...*)). Возможно, с этими же проблемами развивающегося языка связан и еще один вопрос. Автор использует термин конденсное дерево (см. глава 5, 5.3). По контексту можно предположить, что речь идет о консенсусном дереве. Если имеется в виду что-то другое – хорошо было бы пояснить значение термина.

Несколько удивляет то, что автор приводит деревья с указанием только одного типа поддержки (PP). Было бы гораздо удобнее (и информативнее) видеть традиционные «двойные» поддержки байесовским и МЛ методом на одном дереве (тем более, что МЛ анализ выполнялся).

В тексте работы постоянно встречается противопоставление «консервативного выравнивания» и «компьютерного выравнивания». Вероятно, автор с легкостью ответит на этот вопрос, но с моей точки зрения выравнивание — оно в идеале вообще одно, а если речь идет о том, что одно более качественное а второе — менее качественное, то зачем работать с

менее качественным? Ведь современные «компьютерные» выравнивания, сделанные, например, при помощи программы Mafft обычно более объективны, чем ручные.

Выводы работы сформулированы в виде развернутых утверждений. Все выводы обоснованы материалом диссертационного исследования и методикой его обработки. Из общего стиля выбивается, пожалуй, лишь последний вывод 13, который просто констатирует характер проведенной работы. Более обобщенные формулировки, которые представляют еще более высокий уровень взгляда на полученные результаты представлены в разделе «Основные положения, выносимые на защиту», с.12-13.

В целом представленная к защите диссертация производит впечатление очень серьезного, можно сказать фундаментального исследования. Она отражает многолетнюю и плодотворную работу автора по исследованию различных аспектов эволюции, систематики, коэволюции с хозяевами, филогеографии седентарных нематод отряда Tylenchida, является оригинальным исследованием, выполненным лично автором на собственном материале. Диссертация характеризуется существенной концептуальной составляющей, посвящена важным фундаментальным и потенциально прикладным аспектам паразитологии, а также очевидной практической значимостью. Несколько вопросов и пожеланий, обозначенных в отзыве, относятся исключительно к «технике представления» рукописи; они и ни в коем случае не затрагивают научную значимость работы и просто несоизмеримы с ней.

В целом диссертация Субботина Сергея Александровича «Молекулярная систематика и филогеография седентарных нематод отряда Tylenchida», полностью соответствует требованиям, предъявляемым ВАК к докторским диссертациям, пп. 9-14 Постановления Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842 «О порядке присуждения ученых степеней», а сам диссертант заслуживает присвоения ему искомой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.17 - паразитология.

Текст автореферата в целом полно отражает основное содержание диссертации. Основные результаты обнародованы в публикациях автора (51 научная работа в периодических изданиях, индексируемых международными библиографическими базами WoS/Scopus и рекомендованных ВАК РФ, а также 13 глав в коллективных монографиях и 2 монографии) по теме диссертации.

Профессор, заведующий кафедрой  
Зоологии беспозвоночных  
Санкт-Петербургского  
государственного университета,  
доктор биологических наук

Гранович Андрей Игоревич

23.10.2021

199034, Санкт-Петербург,  
Университетская наб. 7/9,  
тел. 8921951 76 83  
e-mail: a.granovich@spbu.ru