

## ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию Костина Данилы Сергеевича  
**«Генетические аспекты адаптивной радиации узкоголовых крыс рода**  
***Stenocephalemys*»,** представленную на соискание ученой степени кандидата  
биологических наук по специальностям 03.02.04 – Зоология и 03.02.07 –  
Генетика

Диссертация Костина Д.С. представляет собой новаторскую работу, посвященную тестированию современных гипотез видообразования на весьма удобных модельных млекопитающих – пяти видах узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys*.

Узкоголовые крысы – *Stenocephalemys* – виды, парapatично существующие в условиях Эфиопского нагорья. Адаптированные к обитанию в биогеографической области с высоким уровнем эндемизма среди млекопитающих, эти грызуны служат удобной моделью для изучения процессов видообразования. С учетом природно-климатических, ландшафтных особенностей и филогенетической истории популяций можно предполагать, что диверсификация *Stenocephalemys* шла в соответствии с градиентной моделью видообразования, реализация которой подразумевает экологически обусловленный дизруптивный отбор, вызванный адаптациями в процессе освоения новых экологических ниш, формирующихся в том числе из-за климатических флюктуаций в плейстоцене.

Немаловажным аспектом является и то, что приспособительная изменчивость к условиям высокогорья затрагивает систему клеточного дыхания, определяемую полиморфизмом митохондриальной ДНК, что открывает методологические возможности изучения межвидовой гибридизации и определения ее роли в адаптивной изменчивости. В результате многообразие факторов и длительная филогенетическая судьба популяций сформировали современное разнообразие изучаемой группы млекопитающих, видовая таксономия которых – предмет интереса современных зоологов.

Таким образом, фундаментальные биологические предпосылки и наличие удобных модельных объектов послужили прочной теоретической и практической основой предпринятого Д.С. Костиным исследования.

Убедительно обоснованная преамбула с упоминанием основополагающих работ предшественников автора исследования логично подводит к сформулированной цели работы – определить филогенетические отношения между представителями рода *Stenocephalemys*, реконструировать их эволюционную историю, изучить генетические аспекты адаптации к условиям высокогорья.

Несколько забегая вперед, хочу сказать, что автор, по моему мнению, блестяще справился с этой непростой целью, чему в немалой степени способствовали значительный личный вклад исследователя (участие в четырех экспедициях в Эфиопии), репрезентативный материал (360 экз. *Stenocephalemys* из 45 локалитетов), последовательно решаемые задачи и продуктивная коопeração с коллегами.

Перейдем непосредственно к характеристике работы. Здесь особое внимание стоит обратить на подход к написанию текста и оформлению рукописи диссертации – очевидно, автор придерживался принципа «разумной достаточности». Так, общий объем самой диссертации составляет всего 112 стр., она содержит 4 таблицы и 21 рисунок. В приложение объемом 18 стр. вынесены еще 5 таблиц. Столь лаконичное изложение выполнено совершенно не в ущерб смысловому содержанию труда. Диссертация имеет вполне традиционную структуру, делится на разделы: введение, четыре главы, где последовательно излагается суть работы, заключение, выводы, которые соответствуют решаемым задачам. В список литературы помещены 133 источника и, в силу специфики методов, объектов изучения и их географического положения, 126 библиографических ссылок на иностранном языке. Все использованные источники литературы цитируются по тексту.

Методический аппарат исследования отлично проработан. По степени новизны и адекватности решаемых задач он соответствует самым современным работам мирового уровня.

Для пояснения этого принципиально важного момента стоит привести немного статистики. Так, среди маркеров молекулярно-генетической изменчивости привлечены кодирующие (цитохром Б) последовательности митохондриального генома и шести ядерных маркеров (микросателлитов). Также для референсных сравнений использованы расшифрованные последовательности полного митохондриального генома. Для подготовки первичных данных нуклеотидной последовательности к анализу и статистической обработке массива вычислений использованы более 20 специальных программ и сервисов.

Особо стоит подчеркнуть, что автору удалось добиться решения и постгеномных задач (гл. 3.6), несмотря на то, что *цит.: «проблема определения «адаптивности» определенных генетических сегментов представляет из себя достаточно нетривиальную задачу»*.

Использование современных технологий исследования молекулярно-генетической изменчивости животных удачно дополнено применением классического и вполне надежного цитогенетического анализа.

Заслуживает внимания значительный блок гл. 1, он посвящен обзору феномена адаптивной интрогressии с привлечением обширной современной литературы и на примере видов млекопитающих, относящихся к различным отрядам. Именно этот раздел диссертации является её теоретическим обоснованием, поскольку адаптивная интрогressия лейтмотивом проходит через всю диссертацию, и автору удается убедить читателя в том, что этот биологический феномен в немалой степени послужил приспособительной изменчивости, позволившей узкоголовым крысам населять специфические биотопы в высокогорьях Эфиопии.

В четвертом разделе гл. 1 рассмотрена морфологическая характеристика рода *Stenocephalemys*. На рис. 4 хорошо заметно сужение межорбитальной

области в ряду *albipes* – *albocaudata*. Кроме этого тренда визуально определяется увеличение ширины скуловых дуг и их утолщение. Объясняя паттерн сужения межглазничного промежутка, автор ссылается на гипотезы, позволяющие трактовать эту изменчивость с точки зрения функционирования зрительного анализатора. Однако подобные трендовые изменения, затрагивающие межорбитальную область и скуловые дуги, обнаруживаются и у других представителей Rodentia, и они определяются морфофункциональными адаптациями к более твердому типу пищи, поскольку широкие скуловые дуги и узкий межглазничный промежуток определяют большую силу сжатия челюстей.

В диссертации (рис. 5 и в тексте) упоминается морфологическая составляющая изменчивости, позволяющая диагностировать виды. Однако дальнейшего развития в работе эти идеи не получили. Остается надеяться, что в последующих работах автор обратится к совместному анализу молекулярно-генетической и морфологической изменчивости изучаемых видов, что может принести многообещающие результаты для ревизии видовой систематики *Stenocephalemys*. Тем более, что таксономический статус *Stenocephalemys sp. A* так и остался нерешенным.

На стр. 68 – 69 гл. 3 обсуждается проблема несоответствия филогенетических построений с использованием разных групп молекулярно-генетических маркеров: митохондриальных и ядерных. Отсутствие конгруэнтности в результатах изучения двух систем маркеров не стало сюрпризом, но столь подробный анализ проблемы с привлечением новых модельных видов и современной биоинформатики, безусловно, заслуживает внимания.

Большой интерес представляет и раздел 3.4 – датировка узлов дивергенции, который определяет, что адаптивная радиация этой группы млекопитающих по филогенетическим меркам наступила сравнительно поздно, порядка 1 млн. лет назад, в середине плейстоцена.

Заключение подводит итог всей выполненной работы, выводы хорошо обоснованы. Автореферат полностью отражает содержание представленного исследования и соответствует диссертации.

Диссертационное исследование поднимает важные фундаментальные вопросы микроэволюции и побуждает к дискуссии о проблемах видообразования в свете новых концепций и совершенствующихся технических и методических возможностях изучения генома млекопитающих.

При всех несомненных достоинствах оппонируемой диссертации, к сожалению, бросается в глаза наличие орфографических ошибок. Местами текст нуждается в стилистической редакции – в пределах одного предложения зачастую соседствуют совершенно одинаковые слова. Хотя с научной точки зрения текст написан корректно, мысли изложены ясно, а термины употребляются по месту и назначению. Диссертация Д.С. Костина не оставляет сомнений в том, что перед нами сформировавшийся молодой учёный.

Представленная диссертация – это существенный вклад в понимание механизмов видообразования, она подтверждает, что пути микроэволюционного процесса включают различные, подчас противоположные по направлению эволюционные события (например, дивергентные и ретикулярные). Она вполне способна всколыхнуть интерес к дискуссии о концепциях видообразования в свете новых данных, полученных с использованием геномных и постгеномных технологий.

К сказанному стоит добавить, что основные положения диссертации отражены в 8 работах, в том числе 3 статьи опубликованы в рецензируемых журналах из списка ВАК и, в частности, в изданиях первого и второго квартилей (SJR). Публичное тиражирование результатов выполнено на пяти конференциях и нескольких межлабораторных коллоквиумах, а сами исследования поддержаны тремя грантами РФФИ.

Диссертация Данилы Сергеевича Костина «Генетические аспекты адаптивной радиации узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys*» соответствует

требованиям пп. 9–14 Постановления Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. №842 «О порядке присуждения ученых степеней». Считаю, что её автор заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальностям 03.02.04 – Зоология и 03.02.07 – Генетика.

Кораблёв Николай Павлович, доктор  
биологических наук, доцент, заведующий  
кафедрой Зоотехния и ТППЖ, профессор,  
ведущий научный сотрудник ФГБОУ ВО  
«Великолукская государственная  
сельскохозяйственная  
академия»  
<http://www.vgsa.ru/>

182112, Псковская обл., г. Великие Луки,  
пр-т Ленина, д. 2, ФГБОУ ВО Великолукская  
ГСХА. E-mail: cranlab@gmail.com (81153) 7-52-82

06.05.2019

