

«УТВЕРЖДАЮ»

Проректор по научной работе и
инновационной деятельности
Федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения
высшего образования
«Пензенского государственного
университета»
д.э.н, проф. С.М. Васин

2 сентября 2022 года

ОТЗЫВ

ведущей организации, Федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего образования
«Пензенского государственного университета»
на диссертацию Гуреевой Анны Владимировны на тему «Филогеография и
систематика рода *Allocricetulus* (Rodentia, Cricetinae)», представленной на
соискание ученой степени кандидата биологических наук
по специальности 1.5.12. – зоология

Диссертационная работа Анны Владимировны Гуреевой представляет собой законченное оригинальное исследование, посвященное установлению соответствия таксономического статуса представителей рода *Allocricetulus* на основе изучения уровня их различий по разным видовым параметрам, а также реконструкции эволюционной истории рода. Выбор диссертантом проблематики и объектов исследования неслучаен и затрагивает актуальные вопросы центральной проблемы теории эволюции – проблемы вида и видообразования.

Развитие молекулярно-генетических методов, в том числе исследующих полные геномы, позволило переосмыслить теоретические основы эволюции генома и сформулировать новые, соответствующие их результативности, концепции вида. Для изучения проблемы видообразования наиболее перспективными являются молодые виды животных, у которых этот процесс еще не завершен. Применяемый в настоящем исследовании к изучению близких видов комплексный подход (анализ эволюционной истории, морфологии, гибридизации, поведения и генетических особенностей) может дать исчерпывающие сведения о таксономическом статусе, филогенетических взаимоотношениях и уровне дивергенции таких видов.

Перспективными объектами для исследования всех этих вопросов у грызунов являются представители подсемейства хомяковых (Cricetinae) и в особенности виды малоизученного рода подсемейства *Allocricetulus*. Аллопатрический характер их распространения, разное число и строение хромосом, различия в морфологии половых органов теоретически предсказывают репродуктивную изоляцию видов этого рода. Однако возможность их гибридизации до настоящего времени в лабораторных условиях экспериментально

не проверяли и степень их дивергенции не определяли. Кроме этого, у представителей этого рода не исследован уровень генетических различий и не изучены степень дивергенции по морфологическим признакам и филогеографическая структура, не реконструирована история расселения их в позднем Плейстоцене.

Совершенно очевидно, что поднятые А.В. Гуреевой в диссертационной работе вопросы являются новыми для науки и требуют специального исследования. Таким образом, тема рецензируемой работы, несомненно, актуальна, а объекты и методы, выбранные для диссертационного исследования, в полной мере подходят для решения поставленной в ней научной проблемы.

Цель и задачи диссертационного исследования А.В. Гуреевой сформулированы четко и последовательно, а научная новизна работы не вызывает сомнений. Впервые с применением комплексного подхода с использованием молекулярно-генетических, гибридологических, морфологических методов удалось оценить надежность механизмов пре- и посткопуляционной изоляции у молодых видов рода *Allocricetulus*. Получены новые данные о филогеографической структуре видов исследуемого рода с использованием митохондриальных маркеров. Показано наличие зоны интрогрессии между видом *Allocricetulus evermanni* и формой «*pseudocurtatus*» на основе использования как ядерных, так и мтДНК маркеров. Подтвержден видовой статус видов рода *Allocricetulus*. Несмотря на низкий уровень генетических различий, виды рода существенно отличаются по краниометрическим, цитогенетическим и поведенческим признакам, что указывает на существование между ними репродуктивной изоляции.

Проведенное А.В. Гуреевой исследование имеет очевидную теоретическую и практическую значимость. Впервые у эверсманновых хомячков были сопоставлены уровень кариологической, генетической и морфологической изменчивости, а также определена сила репродуктивной изоляции между видами рода *Allocricetulus*. Анализ филогенетических отношений позволил реконструировать эволюционную историю рода и адекватно оценить время дивергенции видов. Эти результаты исследования вносят определенный вклад в понимание микроэволюционных процессов в целом. Вследствие того, что виды рода *Allocricetulus* включены в ряд региональных Красных книг, результаты работы могут быть использованы в практических мероприятиях по сохранению видов изученного рода, при составлении кадастров, разработке стратегии и тактики охраны генофондов, проведении экологического мониторинга. Несомненно, полученные результаты могут быть использованы в материалах спецкурсов биологических вузов и при разработке методических пособий. В рамках деятельности ЦКП «Живая коллекция диких видов млекопитающих» ИПЭЭ РАН в ходе выполнения исследования впервые в лабораторную практику были введены методы и приемы разведение и содержание видов рода *Allocricetulus*. Полученные в работе А.В. Гуреевой нуклеотидные последовательности мтДНК и яДНК размещены в GenBank (NCBI), что существенно расширяет международную базу данных по исследуемой группе грызунов.

Диссертационная работа А.В. Гуреевой хорошо апробирована. Материалы и результаты диссертации были представлены на 14 международных и всероссийских конференциях, а также обсуждались на объединенном коллоквиуме лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации, лаборатории поведения

и поведенческой экологии млекопитающих и межлабораторного кабинета молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН. По теме диссертации опубликовано 5 статей в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ для защиты диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук и 14 тезисов в сборниках материалов конференций.

Диссертация изложена на 213 страницах и состоит из введения, 4 глав, выводов, списка используемой литературы и приложения. Список литературы включает 221 источник, 140 из которых на иностранных языках. Работа содержит приложение на 61 стр. и хорошо иллюстрирована. Основной текст работы включает 19 таблиц и 34 рисунка. В приложении приведены 6 таблиц и 88 рисунков. Такой качественный и уместный по излагаемой текстовой информации иллюстративный материал помогает лучше понять выдвигаемые автором положения и выводы.

Во введении автор кратко освещает историю вопроса и актуальность проблемы, четко формулирует цель исследования, задачи для ее достижения, а также приводит основные характеристики предлагаемой к защите диссертационной работы. В качестве замечания к этому разделу диссертации отметим, что, нарушая специфичную четкость и лаконичность этого раздела, автор приводит излишнюю информацию (например, краткое описание методов исследований), которая в более полном объеме излагается в других разделах диссертационной работы.

В главе 1 – «Обзор литературы» (32 стр.) А.В. Гуреева приводит подробное и хорошо снабженное ссылками на литературные источники описание проблемы вида и подвида в биологии (п.1.1.). В результате анализа различных концепций биологического вида и способов видообразования автор указывает, что в своей работе он опирается на биологическую концепцию вида. Здесь же А.В. Гуреева, в процессе обсуждения взглядов на подвидовую структуру вида, заключает, что считает необходимым использовать категорию подвида, но критерии ее выделения должны быть комплексными. И уже на основании комплексного результата должна быть подтверждена или отвергнута подвидовая структура, в частности у широкоареальных видов грызунов, и с этим трудно не согласиться.

В этой же главе диссертант приводит подробное, иллюстрированное и хорошо снабженное ссылками на литературные источники описание модельного объекта диссертационного исследования – рода *Allocricetulus*, а именно его систематического положения в п/сем. Cricetinae (п. 1.2.), палеонтологических находок предка рода *Allocricetulus* (п. 1.3.), сведения по истории описания (п. 1.4.), морфологическим особенностям (п. 1.5.), географическому распространению (п. 1.6.), особенностям размножения и поведения (п. 1.7.) и кариологическим особенностям (п. 1.8.) видов рода *Allocricetulus*. В качестве замечания к этому разделу диссертации отметим только не всегда ясно обозначенную автором связь между ее рубриками, что немного затрудняет ее прочтение.

Во 2 главе «Материалы и методы» (30 стр.) соискатель приводит описание материала, методов и методик диссертационного исследования, а также способов статистической обработки полученных данных. Автор освоила и применила комплекс традиционных, современных и оригинальных методов зоологических исследований. Избранная диссертантом форма подачи материала в этой главе, на наш взгляд, вполне удачна и соответствует этапам выполнения работы. Например, описание методологических подходов и обоснование выбора методик (п. 2.1.),

описание процедур морфологического анализа (п. 2.2.), экспериментальной гибридизации с указанием методики цитогенетического анализа (п. 2.3.) и молекулярно-генетического анализа с поэтапным указанием проводимых процедур (пробоподготовка, молекулярно-генетический анализ, молекулярно-филогенетические методы) (п. 2.4.). Не смотря на почти полную безупречность этой главы, есть замечание к этому разделу диссертационной работы. На наш взгляд, он несколько перегружен табличным материалом (например, табл. 4 и табл. 8), который более логично было бы представить в приложении. Совершенно очевидно, что соискатель использовал в работе обширный по объему материал, собранный на значительной территории, но в этой части раздела работы хотелось бы увидеть только обобщающие таблицы, которые позволили бы читателю лучше оценить использованный в работе материал и объем полученных данных. В целом, работа осуществлялась длительное время, и по всем аспектам исследования был получен значительный репрезентативный материал.

Глава 3 (43 стр.) диссертационного исследования А.В. Гуреевой посвящена изложению полученных результатов. При этом рубрикация этой главы соответствует заявленным ранее этапам выполненного диссертационного исследования и согласуется с поставленными ранее задачами.

В первом разделе главы (п. 3.1.) соискатель четко и лаконично, иллюстрируя подробной таблицей, приводит полученные результаты лабораторной гибридизации. Результаты экспериментальных скрещиваний показали, что хомячки Эверсманна и монгольский, несмотря на различия в числе и строении хромосом, а также в морфологии строения *glans penis*, в лаборатории способны давать гибридное потомство, а гибридные самки и самцы первого поколения фертильны. Несмотря на то, что плодовитость самцов-гибридов по сравнению с самцами конспецифических пар снижена, автор логично приходит к важному для диссертационного исследования выводу о возможности гибридизации между этими видами и в естественных условиях. Особое место при изложении этого нового и интересного материала автор уделяет описанию анализа хромосом гибридов (п. 3.1.1.). Не смотря на новизну этого оригинального материала не совсем понятно решение соискателя выделить его в отдельный подпункт, притом, что другой рубрикации в этом разделе нет. Кроме того, встречаемое в тексте сокращение «СК» нигде в тексте диссертации не представлено в полной форме, хотя по смыслу и публикации автора понятно, что речь идет о синаптонемных комплексах.

Второй раздел главы (п. 3.2.) А.В. Гуреева посвящает описанию результатов морфологического анализа стандартных промеров тела (п. 3.2.1.) и черепа (п. 3.2.2.). На основе полноценных выборок с использованием факторного и кластерных анализов соискатель не без оснований приходит к выводу, что по стандартным морфологическим промерам тела, так и по промерам черепа два вида эверсманновых хомячков и *A. e. pseudocurtatus* достоверно различаются между собой. В целом этот раздел диссертации хорошо иллюстрирован, рисунки и таблицы позволяет читателю убедиться в достоверности полученных различий. К оформлению этой части работы есть несколько замечаний. Несмотря на высокую информативность рисунка 13, поясняющего географическую изменчивость хомячков рода *Allocricetulus*, хотелось бы видеть в легенде сведения о соотношении размеров использованных пунсонов с «размерностью» выборок (например, 1 –, до 10 –, >10 –). По причине использования большого числа

краниометрических показателей, что является положительным в оценке работы, таблицы 13 и 14 довольно громоздки и больше соответствуют справочному материалу приложения. Здесь, на наш взгляд, было бы информативнее дать только краниометрические параметры, имеющие достоверные различия (табл. 13 – выделенные жирным шрифтом, табл. 14 – только 6 из 28 промеров). Кроме того, выборки 2 и 3 кластеров *A. evermanni* несоразмерно малы с выборкой 1 кластера.

В третьем разделе главы (п. 3.3.) соискатель на основе полученных результатов описывает филогеографическую структуру рода *Allocricetulus*. Здесь автор представляет интересный и новый материал по филогенетическому анализу и определению времени дивергенции основных линий мтДНК (п. 3.3.1.), результаты процедуры группировки географических популяций (п. 3.3.2.), сведения по генетическому разнообразию географических популяций и данные демографического анализа (п. 3.3.3.). Так, соискатель убедительно показывает, что по результатам филогенетического анализа, как по объединенным последовательностям мтДНК, так и по выявленным среди них гаплотипам выделяются три основные клады, с высокой поддержкой, соответствующие группам *A. evermanni*, *A. curtatus* и *A. e. pseudocurtatus*. Начало времени дивергенции клад *A. evermanni* и *A. curtatus* приходится на период 48 000–25 000 л.н., до начала последнего ледникового максимума (LGM). В этот же период (~29 000 л.н.) начинается и дивергенция группы *A. e. pseudocurtatus*. Завершает раздел материал о результатах анализа изменчивости объединенных последовательностей *cytb* и D-loop с использованием теста Мантеля и AMOVA (п. 3.3.4.). Результаты анализа подтвердили реальное существование географической структуры *A. evermanni*. Раздел хорошо иллюстрирован и обработан. А.В. Гуреева использовала разнообразные виды генетического и статистического анализа (анализ изменчивости нуклеотидных последовательностей, медианный тест, программы, описывающие популяционный полиморфизм и динамику популяционной структуры), что подтверждает достоверность полученных выводов. В целом, данные, изложенные в этих главах, интересны и являются новым для науки. В качестве замечаний к этому разделу главы отметим не всегда стилистически удачные формулировки, например «большая молекулярной дисперсии», и уклонение автора от объяснений полученных показателей статистик нейтральности и выявленных соотношений изменчивости между группами и внутри и между популяциями для всех выделенных групп.

В четвертом разделе главы (п. 3.4.) А.В. Гуреева приводит результаты исследований изменчивости двух ядерных генов в трех изучаемых группах: *A. evermanni*, *A. curtatus* и *A. e. pseudocurtatus*. Материал раздела хорошо иллюстрирован и содержит новые данные о дифференциации рода *Allocricetulus* по ядерным маркерам. Подводя итог изложению этого материала, автор не без основания указывает, что на западе Зайсанской котловины в прошлом происходила интрогрессии между *A. evermanni* и *A. e. pseudocurtatus*, и, возможно, происходит и сейчас, так как их ареалы частично перекрываются.

В главе 4 «Обсуждение и заключение» (10 стр.) автор обсуждает результаты, полученные при выполнении работы с привлечением уже известных сведений по данной проблематике. Кроме этого, автор приводит возможный сценарий формирования структуры рода *Allocricetulus*, созданный на основе палеоклиматических реконструкций ареалов исследуемых видов за последние

200 000 лет, с выделением флуктуаций ареалов этих видов в те или иные исторические периоды. Сравнивая свои результаты с уже имеющимися данными по другим видам млекопитающих, А.В. Гуреева логично приходит к выводу, что небольшие генетические дистанции между *A. curtatus* и *A. evermanni* по мтДНК и ядерной ДНК, свидетельствуют о подвидовом статусе рассматриваемых форм. Однако, принимая во внимание характер хромосомных перестроек, особенности гибридизации и морфологические различия, по мнению соискателя, эти формы могут быть признаны и как молодые виды. Далее автор, опираясь на полученный эволюционный сценарий, не без оснований предполагает, что расширение ареалов исследуемых видов проходило в периоды межледниковий, тогда как «сжатие» в рефугиумы в периоды ледниковий. Опираясь на палеоареологический материал, диссертант логично приходит к выводу, что обособление *A. curtatus* и *A. evermanni* произошло около 120 000 л.н., а основное формирование внутривидовой филогеографической структуры пришлось на период 70 000–20 000 л.н. (перед LGM). Форма «*pseudocurtatus*» возникла в условиях аллопатрии, но затем в периоды расширения ареалов и формирования зон симпатрии в позднем плейстоцене и в голоцене происходила взаимная интрогрессия мтДНК между *A. evermanni* и формой «*pseudocurtatus*». С этими выводами автора трудно не согласиться. Исключая некоторые стилистические недочеты в изложении материала, в целом этот раздел хорошо проработан.

Завершают диссертационную работу выводы, формулировки которых полностью соответствует изложенным выше в работе результатам. По окончании знакомства с основным текстом рукописи складывается впечатление о диссертации, как о добротной, законченной и оригинальной работе.

Помимо замечаний, сделанных выше, имеются и другие, относящиеся к оформлению некоторых фрагментов работы и автореферата. Например, не совсем иногда продуманному и громоздкому табличному материалу, на наш взгляд, содержащему порой излишнюю информацию, затрудняющую его понимание; низкому качеству рисунков в автореферате, затрудняющему их анализ; а также встречающиеся стилистические погрешности и ошибки. Сделанные замечания несколько не снижают научной ценности диссертации, поскольку носят рекомендательный и дискуссионный характер, а часть их являются чисто техническими.

В целом, диссертация выполнена на современном научном уровне, характеризуется четкостью изложения и логичностью обоснования положений, вынесенных на защиту и полученных выводов. Автореферат диссертации адекватно отражает ее содержание.

Диссертационная работа «Филогеография и систематика рода *Allocricetulus* (Rodentia, Cricetinae)» отвечает всем требованиям пп. 9-11, 13, 14 «Положения о присуждении ученых степеней» № 842, утвержденного постановлением Правительства РФ от 24.09.2013 г. (с внесенными изменениями постановлением Правительства РФ от 21.04.2016 г. № 335 «О внесении изменений в Положение о присуждении ученых степеней»), предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата наук, а ее автор, Гуреева Анна Владимировна, заслуживает присвоения степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.12. – зоология.

Отзыв на диссертацию и автореферат заслушен, обсужден и принят на расширенном заседании кафедры «Зоология и экология» ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет», протокол № 1 от 30 августа 2022 г.: на заседании присутствовали 16 человек, из них 2 доктора наук и 6 кандидатов наук по специальности 1.5.12. – зоология, результат голосования – «ЗА» – 16, против и воздержавшихся – нет.

«30» августа 2022 года

Отзыв составил:

доктор биологических наук
(1.5.12. – зоология, 1.5.15. – экология),
профессор,
декан факультета физико-математических
и естественных наук,
заведующий кафедрой «Зоология и экология»
ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет»,
440026 г. Пенза, ул. Лермонтова, д. 37, корп. 15.
Телефон: (8412) 64-39-01.
E-mail: svtitov@yandex.ru

Титов Сергей Витальевич

Председатель заседания кафедры:
доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры «Зоология и экология»
ФГБОУ ВО «Пензенский государственный
университет»

Смирнов Дмитрий Григорьевич,

E-mail: eptesicus@mail.ru

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования «Пензенский государственный
университет» (ФГБОУ ВО ПГУ)
Адрес: 440026 г. Пенза, ул. Красная, 40.
Телефон: (8412) 66-64-19.
Электронная почта: cnit@pnzgu.ru
Сайт организации: <https://pnzgu.ru/>