

**ЗАКЛЮЧЕНИЕ ДИССЕРТАЦИОННОГО СОВЕТА 24.1.109.01, СОЗДАННОГО НА
БАЗЕ ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ
НАУКИ ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ им. А.Н.
СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК МИНИСТЕРСТВА НАУКИ И
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ, ПО ДИССЕРТАЦИИ
КОМАРОВОЙ ВАЛЕРИИ АЛЕКСАНДРОВНЫ «МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ
ПРОЦЕССЫ НА ВЫРАЖЕННОМ ВЫСОТНОМ ГРАДИЕНТЕ В ГОРНЫХ
ТРОПИКАХ НА ПРИМЕРЕ КРАПЧАТЫХ ЖЕСТКОВОЛОСЫХ МЫШЕЙ
LOPHUROMYS FLAVOPUNCTATUS S.L.» НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ
КАНДИДАТА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК**

аттестационное дело № _____

решение диссертационного совета от 21 ноября 2023 г. № 28

О присуждении Комаровой Валерии Александровне, гражданке Российской Федерации, ученой степени кандидата биологических наук.

Диссертация «Микроэволюционные процессы на выраженном высотном градиенте в горных тропиках на примере крапчатых жестковолосых мышей *Lophuromys flavopunctatus s.l.*» по специальности 1.5.12 – зоология (биологические науки) принята к защите 07 сентября 2023 г. (протокол заседания № 17) диссертационным советом 24.1.109.01, созданном на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, приказ о создании диссертационного совета №105 н/к от 11.04.2012 г.

Соискатель Комарова Валерия Александровна 27 марта 1993 года рождения.

В 2016 году окончила бакалавриат биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова Правительства Российской Федерации по специальности «Биология» 06.04.01. В 2018 г. окончила магистратуру биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова Правительства Российской Федерации по специальности «Биология» 06.04.01. В 2022 году окончила аспирантуру при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Институт проблем экологии и эволюции

им. А.Н. Северцова Российской академии наук» с присуждением квалификации «Исследователь. Преподаватель-исследователь».

Работает в должности младшего научного сотрудника лаборатории микроэволюции млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

Диссертация выполнена в лаборатории микроэволюции млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук.

Научный руководитель – Лавренченко Леонид Александрович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией микроэволюции млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук.

Официальные оппоненты:

Титов Сергей Витальевич, доктор биологических наук, профессор, декан факультета физико-математических и естественных наук, заведующий кафедрой Зоология и экология Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Пензенский государственный университет

Матросова Вера Анатольевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории механизмов и контроля трансляции Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук

дали положительные отзывы на диссертацию.

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук (г. Москва) в своем положительном отзыве, составленном и подписанным старшим научным сотрудником лаборатории эволюционной генетики развития Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук, кандидатом биологических наук Сорокиной Светланой Юрьевной, обсужденным и одобренным на объединенном семинаре лабораторий: молекулярно-генетических процессов развития, эволюционной генетики развития, эволюции генома и механизмов видообразования, эпигенетики развития Федерального государственного

бюджетного учреждения науки Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук 24.10.23 г. (протокол №5) и утвержденным директором, членом-корреспондентом Российской академии наук, доктором биологических наук Васильевым Андреем Валентиновичем, указала, что диссертационная работа «Микроэволюционные процессы на выраженном высотном градиенте в горных тропиках на примере крапчатых жестковолосых мышей *Lophuromys flavopunctatus* s.l.» соответствует квалификационным критериям «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 г. (в ред. Постановления Правительства РФ от 21.04.2016 № 335), а ее автор заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.12 – зоология».

Соискатель имеет 15 опубликованных работ, по теме диссертации опубликовано 6 работ, 6 из них в журналах, рекомендованных ВАК.

Достоверность результатов исследования основана на комплексном подходе, включающим использование проверенных общепринятых методов полевого сбора материала и анализа результатов, опубликованных в международных научных рецензируемых журналах, а также сертифицированного оборудования.

Недостоверные сведения об опубликованных работах в диссертации отсутствуют.

Основные результаты диссертационного исследования опубликованы в следующих работах:

- 1) Kostin D.S., Kasso M., **Komarova V.A.**, Martynov A.A., Gromov A.R., Alexandrov D.Y., Bekele A., Chemere Z., Bryja J., Lavrenchenko L.A. Taxonomic and genetic diversity of rodents from the Arsi Mountains (Ethiopia) // *Mammalia*. – 2019. – Vol. 83. – № 3. – P. 237-247. IF=0,679; DOI: 10.1515/mammalia-2017-0135.
- 2) Kostin D.S., Martynov A.A., **Komarova V.A.**, Alexandrov D.Y., Yihune M., Kasso M., Bryja J., Lavrenchenko L.A. Rodents of Choke Mountain and surrounding areas (Ethiopia): the Blue Nile gorge as a strong biogeographic barrier // *Journal of Vertebrate Biology*. – 2020. – Vol. 69.– № 2. – P. 1-12. IF=0,594; DOI: 10.25225/jvb.20016.
- 3) **Komarova V.A.**, Kostin D.S., Bryja J., Mikula O., Bryjová A., Čížková D., Šumbera R., Meheretu Y., Lavrenchenko L.A. Complex reticulate evolution of speckled brush-furred rats (*Lophuromys*) in the Ethiopian centre of endemism // *Molecular Ecology*. – 2021. – Vol. 30.– № 10. – P. 2349-2365. IF=6,185; DOI: 10.1111/mec.15891.
- 4) **Комарова В.А.**, Лавренченко Л.А. Методы выявления гибридизации и генетической

интрогрессии при филогенетических несоответствиях // Журнал общей биологии. – 2021. – Т. 82. – № 6. – С. 403-418. IF=0,534; DOI: 10.1134/S2079086422030045.

- 5) **Komarova V.A.**, Mogue N.S., Kostin D.S., Lavrenchenko L.A. Uncovering the diversity of endemic Ethiopian fauna: complete mitochondrial genomes of four *Lophuromys* species (Rodentia, Muridae) // Mitochondrial DNA Part B. – 2022. – Vol. 7. – №. 6. – P. 1001-1004. IF= 0.61; DOI: 10.1080/23802359.2022.2079435.
- 6) Martynov A.A., Zemlemerova E.D., Kostin D.S., **Komarova V.A.**, Gromov A.R., Yihune M., Tsegaye A., Alexandrov D.Y., Bekele A., Bryja J., Lavrenchenko L.A. Uncovering the diversity of rodents and shrews in the Chebera Churchura National Park, Ethiopia // Mammalia. – 2023. – Vol. 87. – №. 5. – P. 1-13. IF= 1; DOI: 10.1515/mammalia-2022-0127.

На диссертацию и автореферат поступило 10 положительных отзывов, 6 без замечаний, 4 содержат замечания.

Отзывы без замечаний прислали:

Лисовский Андрей Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории микроэволюции млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук;

Галоян Эдуард Арташесович, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук;

Рысков Алексей Петрович, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Российской академии наук, заведующий лабораторией организации генома Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии гена Российской академии наук;

Щербаков Дмитрий Юрьевич, доктор биологических наук, заведующий лабораторией геносистематики Федерального государственного бюджетного учреждения науки Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук;

Крускоп Сергей Вадимович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Зоологического музея Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова;

Абрамов Алексей Владимирович доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории териологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук;

Отзывы с замечаниями прислали:

Крюков Алексей Петрович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории эволюционной зоологии и генетики Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук: 1) «... Вызывает сомнение предположение о вторичном контакте с заимствованием чужеродной мтДНК между *L. melanopus* и *L. menageshae*, поскольку они слишком сильно различаются по 2n: 60 и 70. Это различие должно было воспрепятствовать их успешному возвратному скрещиванию как условию интрогрессии, а предположение о меньшем их кариологическом различии в прошлом выглядит слишком маловероятным» 2) «Не удачно, на мой взгляд, выражение «ddRAD-дерево» (с.14 и 16)»... «опубликовано 10, а не 6 печатных работ (с.6), так как в списке приведено 10 публикаций, из них 6 статей»;

Кривоногов Денис Михайлович, кандидат биологических наук, декан факультета естественных и математических наук Арзамасского филиала Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского: «Можно сделать несколько пожеланий, которые только подчеркнули бы сильные стороны работы. Было бы неплохо при описании распространения эфиопских *Lophuromys* на одной схеме показать высотные диапазоны исследуемых видов, а в таблице 1 можно было бы расположить виды в порядке высотной зональности, сделав акцент именно на высотном градиенте. Кроме того, автору можно пожелать более критично относиться к временной оценке по результатам молекулярного датирования на основе концепции молекулярных часов, так как основополагающее положение этой гипотезы о постоянстве скорости изменения биомолекул является очень спорным. Периодические изменения климата Африки в плейстоцене (в том числе периоды «влажной Сахары», влияние оледенений) вызывали изменения биотопов Эфиопского нагорья, при которых скорость эволюции грызунов также изменялась»;

Абрамсон Наталья Иосифовна кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, заведующая лабораторией эволюционной геномики и палеогеномики Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт

Российской академии наук: «В качестве мелкого дискуссионного замечания отмечу лишь, что из текста автореферата мне осталась не вполне понятна логика автора, почему обнаруженное несоответствие филогении (стр.14) на основе последовательностей СУТВ и полных митохондриальных геномов, объясняется артефактом второго из этих анализов. Казалось бы, полные митогеномы предоставляют в разы большее количество признаков и только увеличивают разрешение филогении».

Банникова Анна Андреевна доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры зоологии позвоночных Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова и Лебедев Владимир Святославович Научный сотрудник Зоологического музея МГУ: «(1) Обсуждая многие различия между митохондриальной и ядерной филогенией видового комплекса *Lophuromys flavopunctatus*, автор почему-то полностью обходит самое очевидное из них - положение *L. brevicaudus* на митохондриальных и ddRADSeq деревьях. В первом случае *L. brevicaudus* со значимой поддержкой оказывается одним из самых близких к корню таксонов; во втором случае, наоборот, вместе с сестринским видом *L. flavopunctatus* — это наиболее далекий от корня таксон также при высокой поддержке. Чем может объясняться такое разительное противоречие? Древней гибридизацией или иными причинами? Как это согласуется с морфологическими данными? Удивительно, что автор обходит эти вопросы. (2) Второе замечание относится к решению об аутентичности той или другой линии *L. simensis*. Автор приходит к выводу, что аутентичной является линия *simensis_1*. Однако положение *simensis_1* вблизи базальной ветви на митохондриальном дереве противоречит положению *simensis* на дереве маркеров ddRADSeq, где эта линия находится в центре радиации *Lophuromys* и является сестринской к виду *L. menageshae*. На видовом дереве, построенном по 4-м интронам, *L. simensis* также далека от корня, здесь базальное положение занимает *L. melanonyx*. Зато положение *simensis* на обоих ядерных деревьях совпадает с положением линии *simensis-2* на митохондриальном дереве. С нашей точки зрения это доказывает аутентичность именно этой линии *simensis_2*, а не *simensis_1*. Обсуждая эти очевидные доводы на стр. 20 автореферата, авторы, тем не менее, заключают, что видоспецифична все же линия *simensis_1* в связи с обнаруженными следами современной гибридизации с *L. menageshae* и митотипами *simensis_1* в изолированных популяциях. Эта аргументация осталась малопонятной. В тексте самой диссертации также не удалось обнаружить удовлетворительного пояснения.

Выбор официальных оппонентов и ведущей организации обосновывается их высокой научной квалификацией, компетентностью в тематике рассматриваемой диссертации и наличием в течение последних пяти лет достаточного количества публикаций, рассматривающих вопросы, близкие по содержанию к проведенным соискателем исследованиям.

Диссертационный совет отмечает, что проведенное соискателем исследование представляет собой комплексный анализ микроэволюционных процессов, филогении и филогеографии на примере девяти эндемичных видов крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus sensu lato* Эфиопского нагорья. Большая научная значимость данной работы состоит в выявлении механизмов, определяющих высокое биологическое разнообразие в горных тропиках. Полученные новые данные вносят важный фундаментальный вклад в понимание взаимодействия дивергентных и ретикулярных процессов как фактора микроэволюции.

На обширном материале (322 экземпляра) автор применяет как традиционные методы работы с ДНК, такие как секвенирование отдельных генов по Сэнгеру с последующим филогенетическим анализом, так и самые современные, включающие пробоподготовку библиотек для получения полных митогеномов и ddRAD секвенирования с дальнейшим анализом единичных замен (SNP).

Результаты проделанной работы позволили соискателю подтвердить ранее выдвинутые предположения о филогении исследуемой группы, показать видовую самостоятельность девяти эфиопских видов *Lophuromys*, существенно расширить ареалы некоторых из них. Применение ddRAD анализа и полных митохондриальных геномов позволило автору подробнее разобраться в филогении некоторых видов, выявить значительные несоответствия филогенетических реконструкций на основе митохондриальных и ядерных маркеров, которые автор объясняет процессами ретикулярной эволюции. Важно отметить, что процессы гибридизации происходили, по-видимому, в среднем плейстоцене, периоде интенсивной адаптивной радиации изучаемых видов, когда общая генетическая структура большинства видов уже существовала, но межвидовые барьеры могли быть еще несформированными. Немаловажную роль в этом сыграли дизъюнкции ареалов при климатических изменениях.

Несомненна и практическая значимость данного исследования. Результаты могут быть использованы для разработки мероприятий по охране эндемичных видов и их местообитаний. Применение современных методов при исследовании крапчатых

жестковолосых мышей открывает перспективы для использования данного комплексного подхода при изучении других групп, особенно мелких млекопитающих, обитающих в горных тропиках. Полученные результаты вносят определенный вклад в понимание общих процессов адаптации млекопитающих к условиям высокогорья и могут иметь определенное медицинское значение.

Диссертация соответствует требованиям, выдвигаемых для диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук Положением о присуждении ученых степеней, утвержденном постановлением Правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 г., а ее автор, Комарова Валерия Александровна заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.12 – зоология (биологические науки).

В ходе защиты диссертации были высказаны следующие критические замечания и заданы вопросы:

Замолодчиков Дмитрий Геннадьевич, доктор биологических наук., член совета, главный научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук:

1) Вы сказали что радиация данной группы происходила в среднем плейстоцене, какова причина, что это было именно в среднем плейстоцене, не верхнем, не в нижнем? 2) Эти виды в основном заселяют леса, сокращение лесов приводило к радиации? 3) Почему всё-таки виды проще расселяются вниз, но совсем не расселяются вверх в отсутствие симметрии? 4) Если все-таки первое время вид вселяется снизу вверх, верхних должно быть больше вселенцев всегда, потому что вселенцев всегда меньше.

Лукина Наталья Васильевна доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, член совета, директор Федерального государственного бюджетного учреждения науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук: 1) Когда вы говорили про модели аллопатрического и градиентного видообразования, и вы сделали вывод в пользу аллопатрического видообразования, а достаточно ли у вас было выборки, чтобы делать такой вывод? 2) Известно, что сейчас глобальное изменение климата, потепление, процессы, о которых вы рассказываете, перемещения видов наверх, они сейчас как-то интенсифицированы?

Банникова Анна Андреевна, доктор биологических наук, старший научный сотрудник биологического факультета «Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова», кафедры зоологии позвоночных: 1) У меня вопрос по поводу

видов, доноров и реципиентов. У вас много этих видов и рассуждений о них. У меня возник вопрос относительно *menageshae*, от которой по крайней мере двое как бы получили митогеном. Глядя вот сейчас на деревья, я удивилась, что положение самой *menageshae* весьма неоднозначно, на митохондриальном центральном дереве она очень далека от корня, а на ядерном дереве она где-то в центре радиации, то есть её положение неоднозначно, что заставляет думать, что она сама странная, не получила ли она сама свой митогеном неизвестно от кого или от кого-то и тогда возникают сложности с тем, когда и куда она чего передавала. Что вы сами думаете про эту *menageshae*? 2) А по полным митогеномам у вас тоже самое было, тоже низкие поддержки? 3) Тут поддержки как раз таки нормальные, как мне кажется, или вы тоже им не верите?

Рожнов Вячеслав Владимирович, доктор биологических наук, академик РАН, председатель совета, заведующий лабораторией поведения и поведенческой экологии млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН»: 1) Скажите пожалуйста, вот те закономерности, которые вы проследили на этих мышах, в тропических местах Эфиопии на высокогорье. Можете ли вы привести какие-то аналогии с теми грызунами, которые обитают в тропических лесах Вьетнама?

Соискатель дала следующие ответы на вопросы.

На вопросы Замолодчикова Д.Г.: 1) мы можем только предположить, что это было связано, с удлинением чередующихся фаз ледниковых и межледниковых эпох в период, который именуют среднеплейстоценовым переходом. Как раз когда видовая радиация этой группы по нашим данным и началась. Также это может быть связано с сокращением лесных местообитаний в это время, потому что становилось холоднее и суше, развитием высокогорных ландшафтов в этот период, что в совокупности могло приводить к началу диверсификации этого комплекса. 2) Да, большая часть эфиопских видов *lophuromys* заселяют леса, по этой причине, мы предполагаем, что и общий предок тоже был лесным. Поэтому, климатические изменения, сокращение лесов, изменение растительности, всё это могло приводить к расселению и разделению. 3) Здесь три пункта: интрогрессия, как правило, будет происходить в направлении вселяющегося вида в ареал другого по той простой причине, что вселяющихся видов всегда будет по плотности меньше. Второй пункт – это присутствие асимметрии высотных поясов, это значит, что афроальпийские пояса всегда по площади будут меньше, чем нижележащие пояса – пояс верещатника или лесной пояс. И третий пункт – это асимметрия в возможностях проникновения видов в

смежные высотные пояса. На примере *lophuromys*: виды, населяющие нижележащие пояса, как правило, не вселяются в более высокие пояса даже по интразональным биотопам. Потому что, имитировать привычные местообитания в более высоких поясах невозможно. Лес, например, нельзя имитировать в поясе верещатника. По этим причинам, когда происходит расширение лесных площадей и виды по идее должны расселяться в вышележащие, интрогрессия скорее всего не будет происходить в сторону вселяющихся снизу видов, а скорее-в сторону высоко живущих, по причине того, что их всегда будет меньше, даже если вид вселяется снизу вверх. 4)Нет, это связано в первую очередь с малочисленностью афроальпийских популяций. Вселенцев не то, чтобы становится сразу больше, их плотность всё равно будет больше, потому что тут действуют факты вот этой асимметрии поясов.

На Лукиной Н.В.: 1) Я считаю, что у нас достаточно репрезентативная выборка, чтобы такие выводы делать. И мы это показываем и на геномных данных тоже, на основе современного метода ddRad. 2)Нет, сейчас скорее всего это не работает, потому что по большей части лесные местообитания уже редуцированы, сведены в результате антропогенного пресса.

На вопросы Банниковой А. А.: 1) Различие в положении на митохондриальном и ядерном деревьях может быть артефактом, связанный со слабостью филогенетического сигнала на основе одного лишь митохондриального гена СУТВ по сравнению с ядерным деревом, построенном на основе более точного метода ddRAD. 2) Здесь наблюдается политомия и как бы взрывное разделение и поэтому здесь просто тоже видимо не хватает сигнала, чтобы точно понять его положение с той или иной митохондриальной линией. 3) нет, здесь как раз таки тоже вот такое неразрешённое положение и поддержка здесь не очень высокая.

На вопрос Рожнова В.В.: 1) Я затрудняюсь ответить на этот вопрос, поскольку не встречала подобного рода работ.

На заседании 21 ноября 2023 г. за постановку и выполнение научной задачи, вносящей значительный вклад в понимание эволюционных процессов, определяющих возникновение и поддержание высокого видового разнообразия в горных тропиках, диссертационный совет принял решение присудить Комаровой В.А. ученую степень кандидата биологических наук по специальности 1.5.12 - зоология.

При проведении тайного голосования диссертационный совет в количестве 24 человек, из них 9 докторов наук по специальности 1.5.12 – зоология (биологические

науки), участвовавших в заседании, из 30 человек, входящих в состав совета, дополнительно члены в совет не вводились, проголосовали: за - 24, против - 0, недействительных бюллетеней - 0.

Председатель
диссертационного совета
академик РАН

Рожнов Вячеслав Владимирович

Ученый секретарь
диссертационного совета
к.б.н.

Кацман Елена Александровна

21 ноября 2023 г.