

Отзыв
на диссертацию В.А. Горина
«Филогения, систематика и историческая биогеография узкоротов подсемейства
Microhylinae (Amphibia: Anura: Microhylidae)»,
представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по
специальности 1.15.12 – Зоология.

Диссертация Владислава Анатольевича Горина представляет собой масштабное исследование, посвященное обширной и сложной группе тропических амфибий *Microhylinae*. Эта группа насчитывает на сегодняшний день более 100 видов, многие из которых являются узкоареальными эндемиками. Значительную часть материалов для своих исследований автор собрал самостоятельно в рамках экспедиций в тропические районы Старого Света.

Центральным элементом работы является реконструкция филогенетических связей внутри подсемейства *Microhylinae*. Однако автор не ограничивается филогенетическим древом, а проводит историко-географические реконструкции расселения предков современных узкоротов с территории Индокитая в различные регионы Азии. Кроме того, автор проводит анализ таксономического разнообразия подсемейства. Такой очевидный для зоолога факт – серьезная недооценка видового разнообразия группы мелких тропических животных – приобретает в работе Владислава Анатольевича строгую количественную оценку. Благодаря подобным работам зоологическое сообщество может получить примерные представления о том, какое количество видов в реальности еще не открыто и, может быть, никогда и не будет открыто в силу географической или политической специфики территорий их распространения.

Морфометрический и морфологический разделы работы, которым посвящено основное внимание в данном отзыве, представляют собой дополнительные, но вовсе не второстепенные главы. Автор не ограничился обработкой молекулярных данных, а провел обширный морфометрический анализ размеров исследуемых лягушек и подробное описание изменчивых элементов скелета. Благодаря этому научное сообщество получает доступ к интереснейшему материалу, дающему представление не только о разнообразии, но и о закономерностях морфологической радиации узкоротов.

Одной из задач работы является моделирование эволюции размеров тела в группе узкоротов. Действительно, эта группа представляет широкий спектр карликовых форм, удобный для изучения процессов миниатюризации наземных позвоночных. Это очень интересный феномен, когда естественный отбор благоволит критическому уменьшению размеров в ущерб ряду выполняемых организмом функций. Однако встает важный вопрос – насколько на самом деле уменьшение размеров влияет на функционирование организма, и где для той или иной группы проходит реальная физиологическая и/или экологическая граница просто маленьких и "критически" миниатюрных животных (если под миниатюризацией мы понимаем не просто сильное уменьшение размеров, но и формирование новых физиолого-экологических особенностей)?

Из текста работы остается непонятным, какие конкретно функции организма могут входить в противоречие с миниатюризацией, и какие критерии могут быть использованы для оценки влияния размера на эти функции. Хотя это не относится к прямым задачам работы, было бы очень интересно узнать, на какие интерпретации опирается автор в своем представлении о формообразующей роли миниатюризации.

В работе Владислав Анатольевич вслед за своими коллегами (например, Hanken, Wake, 1993; Scherz et al., 2019) в качестве размерного показателя использует длину тела, а не его массу. Техническая подоплека такого решения понятна, этот параметр значительно меньше подвержен зависимости от сохранности экземпляра. Однако с точки зрения гомеостаза организма именно масса является определяющим параметром. При этом масса,

в отличие от линейных промеров, позволяет сравнивать тела различных пропорций. Использование длины тела фактически исключает возможность адекватного сравнения данных по узкоротым с данными даже по другим амфибиям. Наиболее хорошо изученные в плане миниатюризации карликовые саламандры имеют совершенно иную форму тела, и очевидно, что размер саламандры в 14 мм не эквивалентен длине тела в 14 мм у бесхвостой амфибии.

Что касается границ категорий миниатюризации, которые используются в работе со ссылкой на Scherz et al., 2019, а у Scherz et al. со ссылкой на их предшественников, нигде не приводятся аргументов в пользу таких градаций. Почему в одном случае используется диапазон в 3 мм, в другом 4 мм, в третьем 5 мм? Представляется, что это чисто формальное деление, не имеющее какого-либо функционального объяснения.

Формальность этого подхода тесно связана с отсутствием четкой границы между простым уменьшением размеров и "непростым" – сопряженным с критическим изменением физиологии и морфологии. Это затрудняет интерпретацию полученной автором модели, где одни группы независимо проходят эволюционное уменьшение размеров, а другие, наоборот, независимо увеличивают размеры после миниатюризации. Дело в том, что увеличение размеров в эволюции – процесс совершенно обычный, как и вторичное увеличение размеров после предшествующего ему уменьшения. Однако если предположить, что уменьшение размеров у узкоротых проходит через некоторый порог, что приводит к изменению скелета и, возможно, каких-то физиологических параметров, то обратный возврат к большим размерам должен быть процессом гораздо более сложным. В этом случае, можно ожидать, что если модель автора верна, то, например, *Nanohyla annamensis* + *N. marmorata* и *N. pulchella* должны иметь какие-то признаки "остаточной" миниатюризации в своем строении.

В рамках научной работы Владиславом Анатольевичем получен очень широкий материал по остеологическим особенностям узкоротых, значительная часть этих данных опубликована. Однако этот материал используется автором преимущественно как дополнительная "навеска" на хорошо разрешенное филогенетическое древо, построенное по генетическим данным. В то же время в рамках настоящей работы этот материал представляет большой интерес именно в контексте миниатюризации. В целом из представленных данных возникает ощущение, что миниатюризация сопровождается редукцией минерализованного скелета в тех его частях, которые не являются критичными для поддержания работоспособной мышечной системы. Это вполне возможная закономерность, поскольку при уменьшении размеров тела требуемая мышечная сила (пропорциональна массе) падает быстрее, чем линейные размеры. В сочетании со снижением энергетических затрат на формирование костной ткани это может давать эволюционное преимущество при уменьшении размера (организм тратит на рост и развитие меньше энергии и, соответственно, размножается при меньшем входящем количестве пищи). Однако это предположение требует проверки на конкретном материале, что легко доступно автору, имеющему в своем распоряжении матрицы признаков и филогенетические деревья, и очень сложно для читателя, который может сделать это либо повторно оцифровав матрицы признаков, либо полностью в ручном режиме. Такой анализ был бы крайне интересным, поскольку мог бы не только показать морфологические обстоятельства миниатюризации, но и вскрыть те структуры, на которых отражается то самое критическое уменьшение размера, после которого возврат к нормальности уже крайне затруднен.

Можно отметить ряд технических замечаний к работе. Так, очень сомнительным является правомочность использования термина *neopalatinum* для небной кости. То, что автор продолжает в паре с ним использует русскоязычный термин "небные кости" указывает на случайность этого выбора. Термин *neopalatinum* был предложен Trueb в 1973 году, и Смирнов (2001, "Педоморфоз и его вклад в эволюционную морфологию") справедливо полагает, что интерпретация Trueb, оправдывающая введение нового

названия для *os palatinum* представляется крайне фантастической. Эта интерпретация не учитывает значительной роли педоморфоза в формообразовании амфибии и, соответственно, возможности сравнительно "легкого" возврата к предковым состояниям после педоморфоза. Кроме того, эта интерпретация основана на морфологических "деревьях", которые, как показывает современная систематика, и сам автор диссертации, оказались очень далеки от реальности.

Огорчает, что на морфологических иллюстрациях не обозначены все показанные морфологические элементы, причем даже те, которые обсуждаются в тексте. Так, на рис. 19 обозначено лишь 6 костей черепа, а, например, сошники, которые являются важным элементом в обсуждения, не обозначены.

Вызывает вопросы ряд утверждений в Обсуждении. Так, в работе сказано, что "даже виды с крайне маленькими самцами могут иметь диморфизм, смещенный в сторону самцов". Это означает, что самки у них еще меньше чем крайне маленькие? О каких размерах идет речь? Противоречит ли это приведенному выше утверждению, что размеры могут быть ограничены снизу необходимым вкладом в размножение? Известно ли, сколько икры и какого размера икринки откладывают такие самки?

Непонятно, как миниатюризация рода *Nanohyla* связана с редукцией первого пальца?

В обсуждении сказано, что "даже в случае самых маленьких *Microhyla* и *Nanohyla* не наблюдается уменьшения второго и четвертого пальцев". Непонятно, речь идет об абсолютных, или об относительных размерах.

Срастание первых двух предкрестцовых позвонков у *Blythophryne beryet* и *Melanophryne carpish* говорит в пользу корреляции этого явления с размножением в фитотелматах, тогда как, если дословно читать текст, создается ощущение, что имеется связь с уменьшением размеров тела.


Высказанные замечания ни в коей мере не умоляют высокого уровня представленной к защите диссертации. Это комплексное исследование, вносящее значительный вклад в понимание структуры видообразия и видообразования животных. Работа соответствует требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям (пп. 9-11. 13.14 «Положения о присуждении ученых степеней», принятых Постановлением правительства РФ № 842 от 24.09.2013 г.), а ее автор Горин Владислав Анатольевич – без сомнения заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.12 – зоология.

11.11.2022

Канд. биол. наук
С. н. с. Института проблем экологии и эволюции
им А.Н. Северцова РАН

А. А. Панютина

Россия, 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33
Тел.


ЭРАН
2022г.