

ОТЗЫВ

официального оппонента по диссертации **Горина Владислава Анатольевича** на тему **«Филогения, систематика и историческая биогеография узкоротов подсемейства *Microhylinae* (*Amphibia: Anura: Microhylidae*)»** по специальности **1.5.12 – «зоология»**, представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук.

Диссертация Владислава Анатольевича Горина – это научно-квалификационная работа, она содержит новые научные результаты и положения, они вносят несомненный вклад в науку и определенно полезны для дальнейшего развития зоологии. Диссертация обладает внутренним единством, основные результаты опубликованы в международных рецензируемых журналах, которые индексируются в основных базах данных, пользуются доверием и авторитетом у коллег-зоологов. Число публикаций по теме диссертации (9 статей) втрое превосходит порог, устанавливаемый «Положением о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова» (далее – «Положение...»). По всем доступным признакам диссертации и опубликованных статей, диссертация удовлетворяет требованиям пунктов 2.1, 2.2, 2.3 и 2.4 «Положения...». Более того, она выполнена в духе лучших новаторских веяний для подобных трудов, связанных с общемировой глобализацией, а именно – исследование выбранного объекта (бесхвостых амфибий – узкоротых квакш, подсемейства *Microhylinae*) проведено в масштабе мировой фауны. Проанализировано генетическое разнообразие более 90% известных видов по всему ареалу (528 экземпляров из 153 локалитетов), а это без малого два десятка азиатских стран, во многих из них полевые сборы проведены лично автором. Все результаты диссертации получены с использованием современных и ультрасовременных методик, обработаны известными и разнообразными компьютерными программами, что минимизирует элементы субъективности и обеспечивает обоснованность научных положений и выводов диссертации на уровне современных требований науки. Протоколы экспериментов подробные и позволяют их воспроизвести. Полученные автором нуклеотидные последовательности депонированы в базе данных NCBI. Трехмерные реконструкции скелета, полученные компьютерной томографией, депонированы в базе данных MorphoSource. Остеологические препараты с двойным окрашиванием депонированы в коллекции Зоологического музея МГУ. Это обеспечивает прозрачность научных результатов.

Как я узнал из диссертации, автор с коллегами описал восемь новых видов и нашел до 25-30 потенциально новых криптических видов (стр. 63). Это увеличивает видовой состав подсемейства примерно на 20% – и это не для микробов или беспозвоночных, а для

позвоночных животных. Следовательно, таксономический разбор избранной группы, несмотря на принадлежность ее позвоночным, актуален, а результаты содержат достаточную новизну.

Важную роль в диссертации играет филогенетический анализ на основе молекулярно-генетических признаков. Это наиболее понятный мне с точки зрения методики раздел. Он выполнен добротнo, результаты его достоверны согласно современным требованиям, читать его было интересно, критических замечаний по этому разделу у меня нет. Особенно важно, что итоговое филогенетическое дерево автор принимает не за итог работы, а, в первую очередь, как твердую основу для других значимых выводов: по датировке узлов дивергенции, сценариям заселения современного ареала, повторным/конвергентным событиям морфологической эволюции. В самом деле, эти содержательные выводы были бы невозможны без филогенетической основы. Раньше подобные интерпретации делали «на глазок», субъективно, а в диссертации все сценарии, даже географического расселения, выведены путем применения формализованных компьютерных программ.

Автореферат адекватно отражает содержание диссертации.

Следовательно, я нахожу, что диссертация Владислава Анатольевича Горина отвечает требованиям «Положения...», представляет новый значимый материал, на современном научном уровне обработанный. Как член диссертационного совета, я буду голосовать за присуждение Владиславу Анатольевичу Горину ученой степени и рекомендую диссертационному совету присудить Владиславу Анатольевичу Горину ученую степень кандидата биологических наук по специальности 1.5.12 – «зоология».

В тексте диссертации имеются отдельные спорные или туманные утверждения по частным второстепенным вопросам, я отметил их в отзыве, доступном на сайте совета.

На стр. 103 записано: «определение видов у этих лягушек только на основе генетической дифференциации представляется не слишком эффективным и перспективным (Garg et al., 2019). Для дальнейшего прогресса в разрешении таксономических вопросов подсемейства *Microhylinae* необходимо применять интегративный подход, включающий также морфологию и акустику (Rakotoarison et al., 2017)»; т. н. «интегративный таксономический подход», не раскрытый в диссертации, упомянут также в выводе № 1. На слух мы хорошо различаем русскую, украинскую, польскую речь..., другую речь; полагаю, эти различия можно описать и в терминах акустики: частот и их сочетаний. Должны мы эти признаки бросать на весы видового

разграничения? Их эволюция, как и морфологических признаков, нам гораздо меньше понятна, чем нуклеотидных последовательностей. Зато очевидны причины отдельных несовместимых противоречий генетической и «речевой» классификации. Для ДНК Владислав Анатольевич использовал модель GTR с возможностью математического вычисления вероятностей. Добавка неопределенного компонента нарушит математическую логику, не так ли? Под генетической дифференциацией лежат понятные процессы генетического обмена или его ограничения. Ими не исчерпываются все проявления жизни, но разве мы лучше поймем жизнь, смешав разнородные явления под политкорректным или наукообразным лозунгом? Улучшится ли т.н. «таксономия», если к генетическими данными прицепить, «интегрировать» с ними размер лягушек, который, как доказывает Владислав Анатольевич, – результат неоднократной конвергенции? Или прицепить как признак жизнь в Индии, которая интерпретируется в диссертации по-разному для *Microhyla* и *Mysticellus*? Или утрату ключицы? Конечно, использованной автором четверкой не ограничивается арсенал методов разграничения. Судя по таблицам Приложения 4-6, метод CBC (Compensatory Base Changes), первоначально предложенный для ITS2, может подойти и для данного материала, а проведенная в диссертации тщательная датировка может пригодиться и для лучшего тестирования возможностей метода. В диссертации генетическая дифференциация не целиком, но по большей части измерена по митохондриальным маркерам с весьма своеобразным их способом наследования. Применение вместо этого метода гаплосетей для ядерных аллелей, если в будущем будет организован специальный институт для изучения Microhylinae, позволил бы точно понять реальные генетические потоки и разграничить т.н. «биологические виды» из тех, которые к тому времени не вымрут. Наконец, формулировка «показана родовая самостоятельность» (вывод 1) косвенно отсылает к анахронизму «*universalia sunt realia*», он совместим с поиском «интегративного таксономического подхода» для т.н. «естественной системы», но несовместим с пониманием видов как разошедшихся разновидностей.

На стр. 106-107 записано: «...использование разных признаков потенциально позволяет объединить почти любые два произвольно взятых рода ... непротиворечивая диагностика родов подсемейства Microhylinae возможно только с использованием комбинаций признаков». Если подразумевалась не только полезная, но техническая всё же задача диагностических ключей, то мне не понятно, как комбинацией противоречивых признаков создать непротиворечивые и полезные диагнозы, если признаки по отдельности

позволяют почти любые произвольные объединения. Здесь бы доказать парадоксальное утверждение непротиворечивыми диагнозами, но я не нашел их в диссертации.

На стр. 132 записано: «Ясно, однако, что для того, чтобы получить более полное представление о эволюции размеров у этих лягушек, необходима более обширная выборка». Усилиями автора для 90% известных видов достоверно установлены филогенетические отношения, а для 72 видов (более 60% видового разнообразия) изучен скелет (костные и хрящевые элементы). Сколько еще видов нужно исследовать для выработки требуемого представления? Какие детали требуется уточнить? Без такой конкретизации мне совершенно не «ясно» что автор понимает под «более полным представлением» и что требуется для его достижения.

На стр. 37 записано: «В некоторых случаях миниатюризация может достигать пределов, ниже которого дальнейшее уменьшение размера невозможно в виду ограничений общего плана строения рассматриваемого организма». Эволюция не имеет пределов и запрета на изменение плана строения. Например, дициемиды утратили анатомические признаки Bilateria, микроспоридии утратили любые ткани и органы, а трансмиссивные виды рака, в том числе на основе предковых видов позвоночных (например, венерическая саркома собак) из многоклеточных стали одноклеточными без какого-либо «плана строения». Решительная перестройка плана строения позвоночных давно известна и описана в морфологическом ряду от *Enterorhinus* к целому семейству Holorrhinidae в отряде Rhinogradentia.

На стр. 131-132 упоминается «склонность к миниатюризации, по крайней мере, с девятью независимыми событиями миниатюризации, реконструируемыми для *Microhyla* и *Nanohyla*». На стр. 125 записано: «Лягушки, и особенно микрохилиды, имеют особую склонность к миниатюризации». Это же сообщают и другие страницы, и вывод № 5. Возникает вопрос: с чем связана «особая склонность» Microhylidae к миниатюризации? В диссертации этот напрашивающийся вопрос ставится мельком, без различения причин и следствий: «Миниатюризация рода *Nanohyla*, по-видимому, связана с редукцией первого пальца» (стр. 126). С другой стороны, на многих страницах диссертации сообщается факт высокого эндемизма Microhylidae с крошечными ареалами не всех, но многих видов. Это обстоятельство не связывается в диссертации со склонностью к миниатюризации. Между тем, численность популяция на ограниченном ареале не может быть особенно высокой, а низкая численность ставит популяцию в уязвимое положение из-за случайностей, что, по-видимому, не всегда можно компенсировать высокой плодовитостью на уровне икринок (хотя, вероятно, не зря самки мельчают медленнее или хотя бы не быстрее самцов в

большинстве случаев, согласно рис. 16 диссертации). Если по каким-либо причинам расширить ареал не получается, то повышение численности может повысить среднее время выживания популяции. Сокращение линейных размеров на 5% (при длине тела 2 см это 1 мм) способно снизить потребность в пище до 15%, что вполне может быть фактором повышения численности локальной популяции лягушек. «Повышенная морфологическая изменчивость» при миниатюризации, упоминаемая мельком на стр. 37, если она в самом деле является фактом внутривидовой изменчивости миниатюризованных *Microhylidae*, свидетельствовала бы в пользу отбора на малый размер тела, «прощающий» мелкие недостатки, если по ведущему параметру (размеру тела) экземпляр проходит сито отбора.

Вывод 2 сообщает, что «один из видов *Microhyla* сведен в младшие синонимы». На стр. 62-63 записано: «*Nanohyla ... pulverata ...* неотличим от *N. marmorata*; *Uperodon ... palmatus ...* неотличим от *U. obscurus*». Почему же в синонимы сведен один вид, а не два? Также ни один из четырех использованных формальных методов разграничения видов не различает *Microhyla nepenthicola* и *M. borneensis*, несмотря на неидентичность нуклеотидных последовательностей (рисунок приложения 1). Я не увидел комментария почему они не сведены в синонимы.

«Белые кружки», символизирующие узлы с умеренной поддержкой, обещаны подписями к рисункам 11-13, но на рисунках не обозначены.

На стр. 64 записано: «...48,8 млн лет ..., что заметно раньше, чем ... 61,5 млн лет». Всё же 61 млн. лет назад – это раньше, чем 48 млн. лет.

Наконец, не подвергая сомнению достойный личный вклад Владислава Анатольевича Горина в публикациях по теме диссертации, который оказался $\frac{3}{4}$ в одной группе статей и $\frac{1}{4}$ в другой группе (согласно стр. 9 диссертации), я хотел бы услышать не раскрытую методику количественного его измерения. Такая методика будет с радостью встречена и широко востребована множеством околonaучных бюрократических инстанций далеко за пределами зоологии.

Ведущий научный сотрудник отдела эволюционной биохимии
НИИ ФХБ имени А.Н.Белозерского МГУ
доктор биологических наук
Владимир Вениаминович Алёшин

Индекс, почтовый адрес: Москва, 119991, Ленинские горы, д. 1, стр. 40

e-mail: Aleshin@belozersky.msu.ru

телефон: +7 (495) 939-14-40

