

ОТЗЫВ

официального оппонента

на диссертацию Жуковой Светланы Сергеевны

на тему: «Систематика и филогенетические взаимоотношения

настоящих нетопырей и родственных таксонов

(*Pipistrellini*, *Vespertilionidae*, *Chiroptera*)»,

представленную на соискание учёной степени кандидата биологических наук
по специальности 1.5.12 Зоология

Отряд Рукокрылые (*Chiroptera*) представляет собой одну из наиболее специализированных и разнообразных групп млекопитающих, космополитическое распространение которых определяет широкую адаптивную радиацию видов этой группы. В последние десятилетия рукокрылые стали одним из популярных объектов междисциплинарных исследований, а комплексность их изучения позволяет расширить представления об эволюции, физиологии и взаимодействии с окружающей средой этих млекопитающих.

Среди рукокрылых существуют группы, которые характеризуются выраженным морфологическим сходством, что существенно затрудняет их таксономическую идентификацию и приводит к формированию множества систем классификации. К такой группе видов относится род *Pipistrellus*, в котором долгое время объединяли всех мелких короткомордых представителей подсемейства *Vespertilioninae* со специфическими особенностями строения зубной системы. К концу XX века многие таксоны были исключены из рода и приобрели ранг самостоятельных родов, часть из них (*Arielulus*, *Parastrellus*, *Perimyotis*) по современным данным не находятся в близком родстве к трибе *Pipistrellini*. Другие роды включены в сестринскую ей трибу *Vespertilionini* (*Falsistrellus*, *Vespadelus*, *Hypsugo*, *Neoromicia*). Систематика трибы *Pipistrellini* в целом остаётся недостаточно разработанной, реконструкции филогенетических взаимоотношений между входящими в неё таксонами демонстрируют существенные расхождения и, несмотря на множество изменений, которые произошли с родом нетопырей

на современном этапе, его филогенетическая история по-прежнему требует уточнения.

Кроме этого, нетопыри относятся к одним из самых экологически успешных рукокрылых умеренных и тропических зон Старого Света. Многие их виды как в Европе (*P. pipistrellus*, *P. pygmaeus*), так и в Азии (*P. abramus*, *P. javanicus*), синантропны и давно стали частью урбанизированных экосистем. По этой причине они являются важными объектами мониторинга биоразнообразия и оценки взаимодействия дикой фауны с антропогенной средой. Нетопырям свойственна высокая экологическая пластичность. В природных экосистемах эти летучие мыши выполняют функцию важных регуляторов численности насекомых, потребляя большой спектр потенциальных сельскохозяйственных вредителей. В последние годы внимание ко всем рукокрылым усилилось в контексте медицинской и эпидемиологической значимости.

По мнению соискателя, проведённое исследование, основанное на данных молекулярной филогенетики и морфологии, обобщает современные знания о морфологических, молекулярно-генетических и других подходах в систематике рода *Pipistrellus*, формирует представление о современном многообразии трибы Pipistrellini и очерчивает границы некоторых таксонов, и с этим трудно не согласиться.

Все сказанное выше, безусловно, определяет актуальность диссертационного исследования С.С. Жуковой, ожидаемую новизну результатов, а также обосновывает выбор объекта исследований. В соответствие с актуальностью темы автором были четко сформулирована цель, поставлены соответствующие ей задачи исследования, а также обоснованные положения, выносимые на защиту.

В основу диссертационной работы С.С. Жуковой положены результаты полевых и кропотливых лабораторных исследований, в которых автор принимал личное участие на всех этапах работ – от планирования, сбора и статистической обработки данных до анализа и обобщения

результатов, подготовки и публикации статей и представления результатов работы на всероссийских и международных конференциях. Молекулярная часть исследования (выделение и амплификация ДНК, пробоподготовка к секвенированию, обработка полученных последовательностей и построение филогенетических деревьев) выполнена диссертантом самостоятельно.

Научная новизна работы С.С. Жуковой подтверждается впервые полученной ревизией всей трибы *Pipistrellini* с использованием генетических маркеров и морфологических данных. Исследование уточняет количество и границы родов, входящих в состав трибы, а также существенно дополняет информацию о внутривидовой систематике у *Pipistrellus sensu lato* (s. l.) и *Glischropus*. Также работа обосновывает самостоятельный родовой ранг для всей группы «восточных» нетопырей с использованием названия *Alionoctula* Kruskop, Solovyeva & Kaznadzey, 2018 и подродовой ранг – для *Pipistrellus nathusii*. Впервые для вида *G. bucephalus* получена последовательность полного митогенома, также включённая в филогенетические построения. Впервые были оценены события дивергенции таксонов трибы и предположены эволюционные тенденции, лёгшие в основу современного разнообразия *Pipistrellini*.

Теоретическая и практическая значимость исследования заключается в предоставлении большого фактического материала, дополняющего и расширяющего представление об одной из наиболее распространённых групп рукокрылых Старого Света, играющих важную роль во многих природных сообществах. Диссертационная работа С.С. Жуковой уточняет филогенетические связи и таксономические границы в роде *Pipistrellus* и близких родах в пределах трибы *Pipistrellini*. Исследование вносит вклад в инвентаризацию фауны Евразии и, в частности, тропической Азии. Полученные филогенетические реконструкции могут быть использованы как основа для дальнейшего изучения проблем видообразования, скрытого таксономического разнообразия, биогеографии, эволюции морфологических признаков. Уточнение филогенетических связей и таксономического ранга

исследованных форм летучих мышей поможет в планировании природоохранной политики, а также в паразитологических и вирусологических исследованиях.

Достоверность полученных соискателем результатов обеспечена значительным объёмом включенных в исследование данных, как полученных в ходе работы, так и ранее опубликованных, а также использованием соответствующих задачам исследования методов получения и обработки морфологических и генетических данных. Полученные нуклеотидные последовательности были размещены в открытой базе данных GenBank (NCBI). Морфологические исследования проведены на коллекционных экземплярах, хранящихся в официальных музейных коллекциях, и доступны для воспроизведения. Современные методы анализа данных, использованные в работе, гарантируют корректную интерпретацию полученных результатов и выводов. Проведенные исследования и анализ их результатов, не вызывающие замечаний, позволили С.С. Жуковой обосновать защищаемые положения.

Диссертационная работа изложена на 230 страницах, содержит 24 таблицы и 34 рисунка и состоит из 10 разделов, в том числе введения, заключения, выводов, благодарностей, списка литературы и приложения. Список литературы включает 279 источников, из них 267 – на иностранных языках.

Кратко остановимся на анализе содержания разделов диссертационного исследования.

Во **«Введении»** автор обосновывает актуальность темы своего исследования, формулирует цель и задачи исследования, характеризует объект и предмет, а также методологию и методы исследования, приводит защищаемые положения, выделяет научную новизну, теоретическую и практическую значимость полученных результатов. В целом этот раздел диссертации изложен достаточно подробно (с. 4–14), что само по себе положительно.

Раздел диссертационного исследования С.С. Жуковой «Обзор литературы» (с. 15–60) посвящен подробному описанию результатов проведенных ранее исследований филогенетической структуры и внутренних связей видов в трибе Pipistrellini. Вполне логичным видется представленный в этом разделе поэтапно-исторический анализ результатов таксономических исследований группы, основанных на морфологических данных, по мере обогащения их сведениями, полученными новыми кариологическими, биоакустическими и молекулярно-генетическими методами исследования. При этом особое внимание в обзоре уделено характеру и причинам перестройкам таксономических систем. Соискатель обосновано выделяет основные проблемы систематики рода *Pipistrellus*, связанные с его полифилетичностью и парафилетичными отношениями относительно близких родов *Nyctalus* и *Glischropus*, а также подчеркивает, что структура европейских видов рода изучена наиболее подробно и иллюстрирует признаки расхождения на множество клад, а систематика азиатских нетопырей остаётся менее ясной и требует дальнейших исследований. В целом, собранные автором в этом разделе диссертации сведения являются хорошим фундаментом для решения задач, поставленных в диссертационной работе.

В разделе диссертационного исследования «Материал и методы» приводится подробное описание материала и методов исследования. Автор начинает раздел с информации о «сборе материала» (п. 3.1.), где приводит сведения о количественных характеристиках использованного морфологического и генетического материала, а также указания о местах его сбора. На мой взгляд, название пункта не совсем точно отражает его содержание. Второй пункт раздел (п. 3.2.) посвящен описанию методов молекулярно-генетического анализа, как в части лабораторных исследований, так и части проведения филогенетического анализа и получения митогенома *G. bicephalus*. Завершает соискатель раздел описанием процедур работы с морфологическими данными (п. 3.3.). В целом,

эта глава и по объему информации, и по форме ее построения дает полное представление о материале и методах, использованных в диссертационном исследовании. Однако, при знакомстве с текстом, чувствуется нехватка удобного для оценочных суждений табличного варианта представления информации об использованном фактическом материале.

Раздел диссертации С.С. Жуковой «Результаты» является одним из основных и посвящен описанию достигнутой в диссертационном исследовании результатов. Результаты приводятся по пунктам (4.1.1. – 4.1.7., с. 72–92) и описывают филогенетические отношения по данным митохондриальной ДНК, филогенетические отношения по данным ядерной ДНК, время дивергенции внутри трибы *Pipistrellini*, криптическое разнообразие, морфометрический анализ черепа и зубной системы и морфологию бакулюма. Все полученные реконструкции, а в случае ядерных маркеров полученные методом конкатенированных ядерных последовательностей, поддерживают парафилию рода *Pipistrellus* в современном понимании относительно *Glischropus* и *Nyctalus* и свидетельствуют о необходимости деления рода *Pipistrellus* на две клады – «восточную» и «западную». В целом раздел информативен и интересен. Имеющиеся замечания не несут принципиального характера и связаны в большей степени с формой подачи результатов: 1) в таблицах с расстояниями для удобства диагональ следовало бы выделить, особенно, если учитывать разный размер строк в таблицах; 2) непонятно, зачем в табл. 1 приводятся данные по конкатенированным ядерным последовательностям, если они не используются в этой части текста и упоминаются только в следующем пункте; 3) не понятно, зачем рисунок филогенетического дерева по маркеру CO I надо было помещать в приложение (рис. П27) при использовании в основном тексте цифровой информации этого анализа (табл. 2); 4) границы вероятностных эллипсов рассеивания выборок в морфологическом анализе помогли бы лучше увидеть описываемые в тексте незначительные различия разных видов нетопырей.

В разделе диссертации **«Обсуждение»** соискатель критически обсуждает полученные в ходе диссертационного исследования результаты в свете полученных ранее данных по рассматриваемым вопросам. Материал раздела интересен и позволяет еще раз оценить научную новизну и значимость полученных результатов. Текст написан понятным языком и хорошо оформлен. Размышления диссертанта логичны и не вызывают замечаний.

В разделе **«Заключение»** С.С. Жукова в сжатой форме еще раз приводит обобщенные формулировки основных достигнутых результатов работы. В целом, изложенные в диссертации результаты подтверждают решение поставленных задач и позволяют считать доказанными положения работы, вынесенные автором на защиту. Раздел **«Выводы»** завершает изложение результатов исследования и подводит итог их обсуждения. Формулировки выводов логичны и понятны. В качестве замечания к этому разделу отмечу, на мой взгляд, избыточность их числа.

Диссертационная работа С.С. Жуковой хорошо структурирована, иллюстрирована необходимым количеством рисунков и таблиц, отвечает поставленным автором задачам, раскрывает все этапы проведения исследования и позволяет обосновать защищаемые положения и сформулированные выводы. Имеются ряд общих замечаний по диссертационной работе: 1) присутствуют некоторые неточности в форматировании текста (например, с. 46); 2) неправильное использование знаков "тире" и "дефиса"; 3) рисунки приложения по филогенетическим деревьям имеют низкое графическое качество, что не позволяет получить полную информацию. То же замечание относится и к табличному материалу, который не имеет внутренней сетки граф.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вместе с тем, указанные замечания не умаляют значимости диссертационного исследования. Диссертация отвечает требованиям, установленным Московским государственным университетом имени

