ОТЗЫВ официального оппонента
на диссертацию на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук Голованова Семена Евгеньевича
на тему: «Эволюция и таксономия Myospalacidae (Rodentia, Mammalia) позднего кайнозоя Северной Азии»
по специальности 1.6.2. Палеонтология и стратиграфия

Актуальность исследования Семена Евгеньевича Голованова четко обоснована автором и не вызывает сомнений. Действительно, эволюция цокоров на территории Северной Азии (юг Западной и Восточной Сибири, Северо-восточный Казахстан, Монголия) до работ соискателя была изучена недостаточно, несмотря на относительно большой объем палеонтологических данных. Выделение последовательности морфологической эволюции (в данном случае коренных зубов - моляров) необходимо для использования остатков цокоров, как руководящих форм для внутри- и межрегиональных стратиграфических корреляций вмещающих их отложений и реконструкции палеоэкологических обстановок. Описание основных эволюционных, филогенетических линий цокоров региона, является необходимой предпосылкой для понимания их отношений с филогенетическими линиями цокоров юго-востока Азии (территория Китая) в контексте эволюции семейства Myospalacidae в позднем кайнозое.

Предметом исследования было «таксономическое разнообразие современных и ископаемых цокоровых, их эволюция, филогения и биостратиграфическое применение».

Основная научная **цель работы** - реконструкция эволюции цокоровых в позднем кайнозое на территории Северной Евразии – корректна и в полной мере достигнута в результате проведенного соискателем комплексного исследования.

Этот результат был достигнут во многом за счет хорошей продуманности содержания и объема конкретных **задач работы**.

Достоверность и обоснованность результатов и выводов исследования обеспечивается большим массивом использованного материала по остаткам неогеновых и четвертичных цокоровых из крупнейших российских коллекций (ГИН РАН, ЮНЦ РАН, ЦКП «Коллекция ГЕОХРОН», ИСиЭЖ СО РАН, ИГ УИФИЦ РАН, ПМ ТГУ) и коллекции Института палеонтологии позвоночных и палеоантропологии КАН (Пекин). Рецентный материал также представлен коллекциями крупнейших российских хранилищ (ЗМ МГУ, ЗИН РАН). Дополнительно автор использовал фотографии черепов рецентных цокоров, хранящихся в коллекциях ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН и Института зоологии КАН (Пекин). Соискателем были изучены остатки цокоров из 68 местонахождений основного региона исследований и 43 местонахождений с территории Китая. В целом, включая рецентный материал, исследование основано на примерно 2000 объектах (черепа, челюсти и изолированные моляры).

Достоверность результатов сравнения изменчивости морфологии моляров и формы жевательной поверхности была обеспечена сочетанием современных апробированных многомерных методов морфометрии (геометрическая морфометрия) и традиционных измерений дентиновых трактов. Использование компьютерной томографии для изучения строения моляров и их изменчивости в онтогенезе было очень удачным решением соискателя, принимая во внимание отсутствие понимания способа образования «марок» на жевательной поверхности как у рецентных, так и вымерших цокоров.

Большой объем и репрезентативность исходных данных в сочетании с грамотно применёнными методами анализа позволили соискателю решить задачи определения числа основных филогенетических линий цокоровых региона, этапов их эволюции, и предложить обобщенную схему эволюции цокоровых в целом. Следствием географической репрезентативности исходных данных стало обнаружение среди прочего периодов резких изменений («прохорезов») ареалов отдельных таксонов. На основании результатов исследования были решены задачи интеграции закономерностей эволюции цокоров в зональные стратиграфические шкалы, корреляции стратиграфии

региона со стратиграфией юго-востока Азии (территория Китая) и уточнен предполагаемый возраст некоторых местонахождений Северной Азии.

Промежуточные результаты исследования полно отражены в публикациях в рецензируемых журналах, а исходные данные для геометрической морфометрии и 25 3D-моделей ископаемых и рецентных моляров опубликованы в Интернете и находятся в открытом доступе.

Личный вклад Семена Евгеньевича Голованова вполне очевиден и может быть объективно оценен по его публикациям. Им были обработаны и систематизированы коллекционные материалы, лежащие в основе всех промежуточных и итоговых результатов исследования. Им проведен статистический морфометрический анализ данных на основе собственных измерений. Изучение морфологии моляров базировалось на результатах компьютерной томографии, проведенной непосредственно соискателем.

Значительная **научная новизна, теоретическая** и **практическая значимость** исследования определяется его результатами: (1) впервые для изучен и обобщен обширный материал по ископаемым остаткам цокоровых Северной Азии с использованием комплекса методов, ранее не использовавшегося для исследования этой таксономической группы грызунов, (2) впервые получена обоснованная оценка таксономического разнообразия цокоров региона примерно за последние 7 млн. лет (в том числе описано 9 новых видов), (3) получена новая схема эволюции Myospalacidae на том же временном интервале, что позволяет проводить стратиграфические корреляции на территории от юга Западной Сибири до восточной Азии (территория Китая) и уточнить геологический возраст ряда местонахождений.

Формулировка задач, характеристика материала, описание методов и основные результаты/положения исследования отражены в 6 статьях в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по данной специальности и отрасли наук.

Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, списка цитируемой литературы из 208 наименований, среди которых 114 на иностранных языках. Работа содержит 62 рисунка, 20 таблиц. Общий объем работы составляет 197 страниц.

Содержание автореферата полно отражает содержание диссертационной работы.

Во **введении** соискатель представляет общую характеристику работы, в т.ч. формулирует научную проблему, цели и задачи исследования, обосновывает его научную новизну, теоретическую, практическая значимость и приводит основные защищаемые положения.

Первая глава представляет литературный обзор, содержащий сведения о истории изучения цокоровых, современных представлениях о их таксономии и эволюции.

Во **второй главе** приводится описание исходного материала и используемых в работе методов исследования.

Глава 3 посвящена изложению результатов исследования соискателем строения верхних и нижних коренных зубов (моляров) и трендов их изменений в процессе эволюции от корнезубых к некорнезубым формам.

Значительная по объему **Глава 4** посвящена описанию таксонов (родов, видов), включая описания новых видов.

В **пятой главе** на основе новых данных обсуждается пространственно-временной паттерн цокоровых в целом (географическое распространение и стратиграфическое распределение) в позднем кайнозое Северной Азии.

Глава 6 посвящена результатам построения филогенетической схемы и совмещения ее с существующими молекулярно-генетическими филогениями цокоров.

В **главе 7** соискатель обосновывает пригодность цокоров, как руководящих форм, для построения стратиграфических схем неоген-четвертичных континентальных отложений региона исследований.

В **Заключении** диссертационной работы в сжатой форме изложены её основные результаты.

Ниже привожу список замечаний по каждому разделу диссертации.

Введение. С. 3, Стр. 5. Автор не приводит ссылку на источник, согласно которому проводит условную границу между Европой и Азией. Местоположение этой границы дискуссионно. При некоторых вариантах

западные местонахождения вероятно не попадут на территорию Европы. К сожалению, на картах рис. 1. и рис. 55 граница тоже не приведена.

Глава 1. Общие замечания: (1) в некоторых местах создается впечатление, что авторы XVIII–XIX вв. оперировали таксономическими категориями, сопоставимыми с современными родами/семействами (например, *Siphneus*, *Myospalax*, Spalacidae, Muridae) - важно отметить «историчность» классификаций, а не последовательное уточнение «истинного» таксономического статуса; (2) вероятно надо было где-то в самом начале текста оговорит, что подразумевается под «филогенией» в этом исследовании – эволюционная последовательность реконструируется соискателем на основе морфометрических/ морфологических данных, но формальный *филогенетический кладистический анализ* не проводился.

С. 11, Стр. 10-12. Аргументация «По аналогии с ситуацией с *Trogontherium*, в диссертации датой родового названия *Myospalax* принимается 1773 г., когда был описан *Mus myospalax*» выглядит не очень «сильно». Окончательная номенклатурная интерпретация будет прямо зависеть от трактовки публикации Laxmann (1769) в соответствии с положениями ICZN.

С. 16, Стр. 22-23. П.П. Гамбарян в цитируемой работе 1983 г, но также в более ранних (Гамбарян, 1978, 1982) и поздней работе (Гамбарян, 1993) указывал прежде всего на уникальные особенности морфологии мышечной системы цокоров, не только по сравнению со слепышами и другими землероями, но и на уровне всех остальных Myomorpha. На этом основании он считал (Гамбарян, 1978), что цокоры очень рано отделились от общего ствола Myomorpha, а их статус соответствует рангу семейства.

С. 16, Стр. 34. На работу Michaux et al., (2001) сейчас не принято ссылается, там была ошибка в исходных данных.

С. 17, Стр. 14-15. H. de Bruijn с соавторами в публикации 2023 года (de Bruijn H, Marković Z, Wessels W, van de Weerd AA (2023) On the antiquity and status of the Spalacidae, new data from the late Eocene of south-East Serbia. Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments 103:433–445.) описал новый вид *Debruijnia tintinnabulus* возрастом около 34 млн. лет, т.е. на 10 млн. лет старше *Vetusspalax*. Таким образом, отделение/разделение линий, ведущих к цокорам и

слепышам, произошло, видимо, гораздо раньше позднего олигоцена (~28 – 23 млн. лет), в эоцене.

Глава 2. Общие замечания.

1. Описание методов статистического анализа дано очень скупо. Есть только указание на использование двух методов для проверки на нормальность распределений и сравнения средних. Не известно: использовался ли одно- или двусторонний t-тест, проверялась ли однородность дисперсий, были ли предварительно исключены выбросы и т.д., наконец, какие именно количественные переменные были использованы в статистическом анализа.

2. При описании использования геометрической морфометрии соискатель не указал: почему выбран именно этот участок контура жевательной поверхности, а не весь контур; почему выбрана конкретная онтогенетическая стадия (не закрытый угол bra-2), ведь свойства морфопространство в данном случае будут зависеть от этого выбора; почему для M1 использовалось 25 полуметок, а для m1 в два раза больше, проводилась ли оценка воспроизводи мости их расстановки, есть ли зависимость от выбора начальной точки.

3. Фраза «Полученные данные были проанализированы по методу принципиальных компонент с построением морфопространства по двум первым компонентам» выглядит странно (по-русски название метода – метод главных компонент) и из нее не непонятно, какие анализировались данные и почему выбрано в результате морфопространство с двумя, а не с тремя, например, первыми главными компонентами.

4. Описании методики томографических исследований вероятно следовало бы дополнить данными о: диапазоне разрешения прибора, критериями качества скана и т.п.

Частные замечания.

С.20, Стр. 10. Плохая стратиграфическая «привязка» остатков цокоров из кузбасских карьеров, не исключает автоматически этот материал из морфологических и палеобиографических исследований, как это следует из дальнейшего текста. Его с оговоркой нужно было включить в общий объем исследованного материала.

С. 43, Стр. 6. «образцы были *усреднены* до одного размера»; видимо автор имел ввиду приведение образцов к одному размеру. Что было принято за «эталон» размера в этом случае? Каков смысл в словосочетании «размерные погрешности»?

Глава 3. Общие замечание

1. Соискатель, кажется, намеренно уходит от биологической и эволюционной интерпретации эмалевых трубок - особого образования на молярах цокоров. Им эти структуры впервые исследованы детально и даже разработана их классификация. При этом остается не известным насколько это оригинальная конструкция среди грызунов вообще и имеют ли эти образования какое-то адаптивное значение для корнезубых цокоров.

2. При демонстрации и описании асимметрии фаз роста коронки было бы полезно охарактеризовать эту асимметрию количественно.

3. Используемые в систематической части критерии высоты трактов (тракт… не превышает 1/4 от высоты зуба, ниже 1/6 высоты зуба и т.п.) в общем требуют объяснений. Маркируют ли эти дроби особые «пороги» в длине дентиновых трактов, имеющие специфический биологический смысл, или это просто эмпирические критерии, выбранные экспертно, на основе анализа выборок.

4. Главные компоненты в рамках последовательности применения метода геометрической морфометрии не содержат филогенетическую информацию и не являются «эволюционными переменными». Это формальные координаты, описывающие морфологические градиенты в выборке на основе разложения дисперсии исходных переменных, в соответствии с собственными значениями корреляционной или ковариационной матриц. Относительное положение точек в пространстве компонент отражает только морфометрическое сходство контуров жевательных поверхностей, но не может служить доказательством общности происхождения, филетическую преемственность и т.п. Подтвердить геометрическим морфометрическим анализом гипотезы о филогенезе нельзя, но можно отметить согласие его результатов с гипотезой. Доказательство и согласованность не равны друг другу. Соискатель местами переходит эту черту.

Глава 4. Общие замечания.

В работе одни и те же морфологические признаки (например, высота дентиновых трактов) используются и для разграничения родов, видов и как индикаторы эволюционной «прогрессивности». Я не систематик, но представляется, что это делает систему несколько произвольной, нечеткой. Возможно в будущем будет полезно разработать классификацию признаков моляров цокоров по следующим критериям: диагностической значимости для разделения родов и /или видов, по степени отражения основных эволюционных трендов и зависимости от онтогенетической стадии. Также полезно, если это возможно с учетом скоростей эволюции, выделить отдельно «дискретные состояния или комбинации» признаков, и признаки с «непрерывной» изменчивостью во времени. Это может помочь четче фиксировать по крайней мере родовой уровень различий на фоне эволюционных морфологических трендов.

Частное замечание.

С. 136, Стр. 10-12. «Среднее значение» признака, рассчитанное по двум измерениям, не имеет смысла.

Глава 5. Частное замечания.

С. 154-155. Некоторые палеогеографические выводы представляются только гипотезами, например, «Миграция цокоров в эти регионы, скорее всего, происходила по горным долинам», «данная миграция могла проходить в районе 48°–50°N» (возможно, но свидетельств нет).

Глава 6. Общие замечания.

Из-за того, что соискатель заранее не определил, что он понимает под «филогенией», возникает неопределенность. Понятно, что здесь речь не идет о формальной филогении в кладистическом смысле, а формулируется эволюционная филогенетическая гипотеза на основе морфологии и стратиграфии. Однако, все еще при упоминании «филогении» возникает вопрос, а где собственно филогенетическое дерево?

Глава 7. Общее замечание.

Не стоит преувеличивать значения цокоров для палеореконструкций экологических обстановок, особенно количественных. Эти животные, хотя и не зимоспящие, живут практически постоянно в норах со своим микроклиматом,

характеризуются относительно низкой интенсивностью обмена веществ (приспособление к гипоксии), что, в комплексе с другими особенностями, позволяют им существовать сейчас, как вероятно и в прошлые эпохи, в широком диапазоне климатов.

Я обнаружил неточности в ссылках в тексте и в списке литературы (в тексте - «Zhang, Zheng, 2001» - в списке «Zheng S.-H., Zhang Z.-Q. …. 2001»; в тексте (Qui, Li, 2016) - в списке Qiu Z.D., Li Q. ... 2016; в тексте – (Вдовин, Галкина, 1976), но в ряде мест (Галкина, 1976); Erabajeva et al. (правильно – Erbajeva) и т.п.), но их совсем немного.

У меня сложилось очень положительное впечатление о диссертации и о проделанной соискателем работе в целом. Текст написан хорошо, четко структурирован, логика выбранной последовательности изложения материала и результатов понятна. По объему несколько «перевешивает» остальные «Систематическая часть», что, в прочем, соответствует заявленному предмету исследования. Наиболее интересные части исследования, по моему мнению, – детальное описание тонкого строения моляров цокоров, реконструкция морфологических последовательностей в эволюции моляров, выявление нескольких региональных эволюционных линий и установление их связи с региональной стратиграфией.

Защищаемые положения диссертации, текст которых я не стал включать в отзыв, представляются мне вполне достоверными и обоснованными, что обеспечено большим объемом исследованного материала и результатами его комплексного анализа.

Отмеченные мной замечания нисколько не умаляют ни научной, ни практической значимости диссертационного исследования Семена Евгеньевича Голованова. Диссертация отвечает требованиям, установленным Московским государственным университетом имени М.В.Ломоносова к работам подобного рода. Содержание диссертации соответствует специальности 1.6.2. Палеонтология и стратиграфия (по геолого-минералогическим наукам), а также критериям, определенным пп. 2.1-2.5 Положения о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова. Диссертационное исследование оформлено согласно требованиям

Положения о совете по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Таким образом, соискатель Голованов Семен Евгеньевич заслуживает присуждения ученой степени кандидата геолого-минералогических наук по специальности 1.6.2. Палеонтология и стратиграфия.

Официальный оппонент: доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории биогеографии, Федерального государственного бюджетного учреждение науки «Институт географии Российской академии наук» (ИГ РАН)

ПУЗАЧЕНКО Андрей Юрьевич

3 октября 2026 г.

Контактные данные:

тел.: e-mail: puzak@igras.ru

Специальность, по которой официальным оппонентом защищена диссертация:

03.02.04. Зоология

Адрес места работы:

119017, Россия, г. Москва, Старомонетный пер., д. 29, лаборатория биогеографии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт географии Российской академии наук» (ИГ РАН),

Тел.: 7(495)9590016; e-mail: puzak@igras.ru

Подпись руки тов. Пузаченко А.Ю.

канцелярией