

Отзыв

на диссертацию Ковалевой Веры Юрьевны

«Блочно-модульная организация фенотипической изменчивости мелких млекопитающих»
представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 03.02.04 – зоология

На отзыв представлено фундаментальное исследование, посвященное актуальным вопросам современной биологии. В названии работы соискатель ограничивает тематику исследований фенотипической изменчивостью мелких млекопитающих, однако, примененный в работе принцип анализа универсально пригоден для выявления блоков взаимосвязанных признаков и выявления общих закономерностей их изменчивости, независимо от систематической принадлежности объектов и категории исследуемых признаков. В основу выявления блоков изменчивости положен метод главных компонент, который позволяет уменьшить число анализируемых переменных и определить вклад отдельных признаков на основании оценки их корреляции с главными переменными. Заслугой автора является разработанный способ получения одномерных дистанций между признаками, относящимся к разным категориям, DJ метод, что позволяет провести многомерный анализ изменчивости объекта по всему комплексу признаков.

Диссертационное исследование изложено на 296 страницах, иллюстрировано 38 таблицами и 76 рисунками, список цитированной литературы включает 711 работ, из которых половина источников написана на иностранных языках. К диссертации имеется 7 приложений, 4 из которых (приложения А, Б, В и Ж) позволяют верифицировать материал, и в двух приложениях подробно расписаны аддитивно-доминантно-эпистатическая модель наследуемости количественных признаков и метод объединения дистанций – DJ метод (приложения Д и Е). В приложении Г изложен способ расчетов с использованием скользящей средней. Хотелось бы сразу заметить, что приложения Д и Е имеют самостоятельную научную ценность и будут востребованы исследователями, работающими в разных областях биологии. Приложение Г само по себе очень интересно и дает представление о тщательности анализа и строгости оценок достоверности в диссертации соискателя.

Диссертация начинается введением, в котором сформулирована актуальность проблемы и определены задачи конкретного исследования. В целом раздел написан достаточно понятно, актуальность постановки проблемы не вызывает сомнений, а новизна результатов хорошо показана. На мой взгляд, наиболее интересно выявление блоков фенотипической изменчивости правой и левой сторон тела, что открывает перспективу

использования билатеральной симметрии для изучения характера изменчивости признаков. Автор остроумно использует в качестве меры сопряженности коэффициент каппа Коэна.

При прочтении введения у меня возникли частные замечания редакционного характера. На стр. 7 автор пишет, что при работе с «природными популяциями ... отнесение особи к определенной возрастной стадии затруднено». Но возрастная стадия обычно определяется по степени созревания особи и выделение категорий *juv*, *sad*, и *ad* затруднений не вызывает. Скорее всего, соискатель имеет в виду сложность определения календарного возраста, так как, действительно, созревание ряда видов грызунов значительно варьирует в зависимости от условий их существования и возрастное состояние может сильно отличаться от календарного возраста. Выражение «изменчивость географических метапопуляций» (стр. 11) терминологически не корректно. «Географическая популяция» - термин Н.П. Наумова (1963), подразумевает, что рассматривают население вида, находящегося в определенном регионе и, соответственно, подвергающемуся действию специфических для региона условий. Термин «метапопуляция» ввел R. Levins (1969). Метапопуляция или «популяция популяций» рассматривает взаимодействие населений в различных местообитаниях – локальных популяциях, при этом выявляются локальные популяции с функциями истока (*source*) и стока (*sink*), например Lidicker, 1975, Van Horne, 1983, Pulliam, 1988 и др. Метапопуляционная экология (Hanski, 1999) рассматривает различные аспекты устойчивости за счет выживания и взаимодействия различных локальных популяций. Центральное место в метапопуляционной концепции занимает понятие расселения (*dispersal*). Эти аспекты автор в диссертации не рассматривает. В результате использование термина, не соответствующего задачам работы, дезориентирует читателя.

Глава 1 озаглавлена «Изучение интеграции и модульности на разных уровнях биологической организации». В автореферате и в оглавлении название этой главы несколько отличается и звучит как: «Интеграция и модульность на разных уровнях биологической организации». Она представляет расширенный и критически осмысленный автором обзор литературы по изучаемой проблеме.

В первом разделе главы обсуждается концепция интегральности и модульности. На мой взгляд, раздел написан излишне подробно, а местами включает и учебный материал, что заметно затрудняет чтение рукописи. Так, раздел начинается с введения термина «корреляция» Ж. Кювье, стр. 17. Далее автор обращается к Ч. Дарвину, который обращал внимание на «таинственные законы корреляции». К чему такая подробность? Как пишет сам соискатель, цитируя Майра (кстати, почему то 1973 год, в списке литературы такой

работы нет, это, скорее всего, опечатка или отсылка к оригинальному изданию Muer, 1963?): «каждый признак организма подвержен влиянию всех генов, и каждый ген влияет на все признаки». Это общеизвестно и подтверждения не требует. На стр. 25 автор подробно расписывает метод главных компонент. Но этим методом давно пользуется большинство современных исследователей, он уже описан в учебниках. То же замечу и о принципах интерпретации главных компонент (см. например, Ивантер, Коросов, 2014).

Раздел 1.2 посвящен обзору публикаций, подтверждающих идею «блочной модульной эволюции». Соискатель справедливо заостряет внимание на том, что в экспериментальных группах дестабилизация фенотипа объясняется «общим вектором отбора, направленным на слом нейрогуморальных регуляторных систем». Это важно, так как, и эволюционно, и в онтогенезе формирование фенотипа во многом связано с экспрессией соответствующих генных комплексов, и управляется нейрогуморальными механизмами. Здесь же автор обсуждает гомологические ряды Н.И. Вавилова и возможную интерпретацию гомологии фенотипических рядов. Хорошо и подробно разобраны генные сети. Показана их связь с эпигенетическим ландшафтом и возможная роль в эпигенетической эволюции.

Раздел 1.3 посвящен рассмотрению морфологической модульности и билатеральной асимметрии. Отдельное внимание уделено флуктуирующей асимметрии, которая в настоящее время широко используется в экологических исследованиях, для индикации изменений качества среды. При таких исследованиях асимметрию оценивают по наборам разнообразных признаков, но природа асимметрии может быть различна и корреляции с качеством среды обнаруживаются не всегда. Соискатель довольно глубоко погружается в возможные причины асимметрии, и ее возникновения при изменениях работы генных сетей интеграторов, регулирующих экспрессию генов в модулях правой и левой стороны тела. Значительная часть текста представляет обзор работ посвященных морфологическим модулям и интеграциям в системах черепа, нижней челюсти и зубов – структурам, которым посвящены собственные исследования В.Ю. Ковалевой. В этом же разделе предложена собственная схема (Kovaleva et al., 2011) возникновения различий парных признаков в эпигенетическом ландшафте Уоддингтона за счет неодновременной реализации онтогенетических подпрограмм.

В разделе 1.4 обсуждены подходы к выявлению совместно варьирующих блоков фенотипической изменчивости организмов. Обосновано использование флуктуирующей асимметрии, для количественной оценки интеграций, поскольку случайные отклонения в развитии могут коррелировать только при наличии общих онтогенетических траекторий, приводящих к формированию того, или иного признака. Обосновывается положение о

физиологических факторах, организованных в сети интеграторы, в которых наиболее сильно действие группы стероидных гормонов.

В целом глава 1 хорошо отражает современный уровень знаний по затронутым диссертантом вопросам и позволяет обосновать наиболее интересные аспекты проблемы, которые далее намеревается изучать Вера Юрьевна.

Глава 2 дает описание использованного материала и методов его обработки. В главе приведены исчерпывающие сведения о местах и методах сбора полевого материала и основные характеристики сообществ и изученных популяций. Раздел, посвященный многомерному статистическому анализу, написан ясно и подробно. Его вполне можно использовать в качестве учебного пособия.

При прочтении главы у меня возникли следующие замечания.

Часть приведенного в разделе материала было бы уместно рассматривать в основном тексте диссертации. Так, например, рисунок 2.3 (с. 73) без дополнительных пояснений непонятен. Автор пишет, что полевки-экономки, отловленные в годы с наиболее высокими и наиболее низкими температурами марта, достоверно различаются морфологически. Но на рисунке эта достоверность выглядит сомнительной. Полевки, пойманные в годы с низкими температурами, укладываются в пределы общего пространства, и создается впечатление, что низкие температуры лишь сузили разброс, за счет уменьшения размера выборки. Очевидно, что такой рисунок требует более подробного объяснения, и является результатом исследования, в большей степени, чем описательной характеристикой изучаемого объекта.

То же самое можно сказать и про рис. 2.4 (с. 80) на котором представлен результат полноценного анализа динамики численности водяной полевки в связи с динамикой сообщества грызунов, и он заслуживает более детального описания. Хотелось бы понять причину запаздывания хода численности «прочих» видов, какое явление мы видим на рисунке, и как была сформирована таблица для вычисления главных компонент? Почему автор настаивает на причинно-следственной (с. 81) связи динамики численности полевки и прочих видов, возможно, это различия в требованиях к среде? Для подтверждения своей позиции соискатель вынужден сделать краткий обзор литературы, в том числе и по общим вопросам динамики численности, который при описании «материалов» неуместен. В результате, обсуждение динамики циклических популяций получилось поверхностным. В разделе материалы и методы такое обсуждение неуместно. Следует заметить, что этому вопросу посвящена обширная литература, а исследование природы хода численности вполне может стать самостоятельной диссертацией. Как известно, цикличность колебаний вызывают различные факторы и их сочетания (см. Sheftel, 2010). Роль хищников, как

фактора цикличности, обсуждается в основном нашими скандинавскими коллегами и широкого распространения эта идея не получила. На рис. 2.5 роль хищников не видна. Для того чтобы показать или отвергнуть связь полевки с хищниками или зависимость динамики специализированных хищников от водяной полевки нужен анализ связанности динамик. Он не проведен. Зачем вообще понадобился этот раздел в диссертации непонятно. Изучение природы динамики популяций, как таковой, в диссертации не предполагается.

При описании морфотипов зубов в табл. 2.2. (с. 76) над каждым морфотипом приведены числовые значения морфотипической сложности, хотелось бы знать, как они получены и что отражают, в тексте я таких пояснений не нашел.

Поведенческие тесты описаны чересчур экономно. Так, например, неясно, зачем открытое поле разделяли на сектора. Если считали число пересеченных квадратов, то каких и как на них было разделено поле. Что считали центром и что периферией поля? Как выпускали животное, соответственно, как определяли латентный период? Как фиксировали наблюдения. Почему выбрана продолжительность теста 3 минуты, а не 5 или 10 минут и т.п. Все упомянутые подробности влияют и на сам результат и на его интерпретацию с точки зрения оценки особенностей поведения и состояния животного.

Главы с 3 по 6 представляют результаты собственных исследований соискателя. Глава 3 посвящена выявлению устойчивых блоков фенотипической изменчивости. Как и последующие главы, она начинается кратким введением. В этих введениях к главам неизбежно повторяются сведения, уже обсужденные в главе 1, и это отвлекает читателя. Это замечание относится ко всем главам.

Очевидно, что в кратком введении к главе невозможно детально рассмотреть изучаемую проблему. Но это и не нужно. Обзор литературы уже был сделан, и можно было бы прямо переходить к изложению результатов. Излишне краткое цитирование метаами выглядит поверхностным. Это особенно бросается в глаза после тщательно разобранных выше работ по регрессионному анализу и методу главных компонент.

В частности, в качестве замечаний к краткому введению в гл. 3, отмечу, что говоря о популяции, как об элементарной эволюционирующей единице, следовало бы цитировать не Майра, а Добржанского (Dobzhansky, 1937). Из единственной фразы (с. 103-104) невозможно понять, как эффект Денеля у землероек, приводящий сначала к деградации костной ткани, а впоследствии к кардинальной перестройке конфигурации всего черепа у перезимовавших животных (см. Curchfield, 1990), может быть фенотипически сходен с изменением мозговой части черепа лисиц и американских норок при domestikации, и с «виварным» эффектом у полевок.

Есть и другие, аналогичные примеры.

Раздел 3.1 посвящен выявлению структуры краниометрической изменчивости у мелких млекопитающих. Анализ проведен методом главных компонент. В результате показано, что комплексы скоррелированных признаков, формирующие компоненты, могут «маркировать стадию морфогенеза, во время которой произошло формирование соответствующей доли изменчивости этих признаков» и способствовать выявлению факторов, вызвавших изменения. Первые пять компонент описывают до 90% изменчивости. Причем первая компонента в наибольшей степени характеризует размер и хорошо коррелирует с возрастом, что позволяет «снимать» возрастную изменчивость черепа. Вторая главная компонента характеризует изменчивость черепа, обусловленную различиями в скорости роста на ранних стадиях онтогенеза. Последующие компоненты, в основном, характеризуют изменчивость формы и интерпретируются в зависимости от силы скоррелированности с черепными признаками. Эти положения соискателя хорошо подтверждены анализом собственного материала и интерпретация компонент не вызывает сомнений.

К этому разделу у меня есть замечание только по оформлению таблиц 3.1, 3.2, 3.3. Во-первых, что обозначает *? Скорее всего, нужно догадаться, что это уровень значимости $p < 0.001$. Но в подписи к таблицам это не указано. Во-вторых, что означает корреляция, например, “-059” или “084”. Где ставить точку? Как сказано диссертантом, корреляции даны в размерности 1000г. Тогда “-059” это $-0.0059 \times 1000 = -0.059$ или же это $-0.059 \times 1000 = -0.59$?

Раздел 3.2 посвящен комбинированному анализу признаков, относящихся к разным морфофункциональным системам. Анализ сделан на основе расположения биокомпонент в многомерном пространстве. Биокомпоненты получены на основе унифицированной дистанции между признаками различной природы, оцененной с применением разработанного автором DJ метода. В результате автор показывает, что разные формы изменчивости формируются на основе одних и тех же структурных блоков. Эту часть работы можно считать безусловным успехом соискателя.

В результате исследования установлено, что по трем разным системам признаков: краниометрической, морфофизиологической и поведенческой могут быть обнаружены блоки сопряженной изменчивости. Диссертантом, в частности, обнаружена блочно-модульная организация поведения, которая соответствует половым различиям. Об этом свидетельствует изменение порядка биокомпонент, характеризующих морфофизиологическую изменчивость и поведение. Показано, что полевки разного пола и

физиологического возраста имеют поведенческие паттерны, которые меняются на разных фазах популяционного цикла и связаны с изменением фенотипа.

При общем хорошем впечатлении от главы в целом, мне меньше понравилась часть, посвященная этологии. Характеристика роли стресса, как механизма физиологической адаптации, получилась слишком общей (с. 133). А ведь именно стресс рассматривается как один из основных физиологических механизмов авторегуляции популяции (Christian, 1970; Шилов, 1977). Известно варьирование особей в популяции по чувствительности к стрессирующему фактору, в частности у водяной полевки (Евсиков и др., 1955). Это имеет прямое отношение к работе Веры Юрьевны, и эти исследования нужно было бы обсудить.

Данные по поведению, приведенные в приложении В, не позволяют оценить индивидуальную изменчивость поведенческих реакций полевок: в приложении даны лишь обобщенные данные по самцам и самкам, а хотелось бы увидеть различия в разбросе индивидуальных реакций при разных уровнях популяционной плотности.

В главе 4 соискатель рассматривает закономерности морфогенеза билатеральных морфологических структур. В разделе 4.1 предложен остроумный способ оценки связанности изменчивости билатеральных структур на основе представления асимметрии морфотипов в виде таблиц сопряженности. Это позволяет соискателю использовать коэффициент капша Коэна, который в данном случае оценивает степень проявления «диагонального» эффекта. На основании этого анализа можно исключить направленную асимметрию и анализировать независимую изменчивость гомологичных правых и левых признаков. В анализе использованы морфотипы коренных зубов полевки-экономки. На основании анализа морфотипов методом главных компонент соискателю удалось охарактеризовать структуру морфотипической изменчивости, в которой расстояния между морфотипами «можно рассматривать как матрицу евклидовых расстояний между финальными состояниями креодов эпигенетического ландшафта» (с. 168).

Разделы 4.2 и 4.3 посвящены рассмотрению билатеральной асимметрии с точки зрения оценки наследуемости дискретных признаков. Очень интересна выявленная в диссертации связь уровня асимметрии и скорости роста. Важным результатом является и обнаруженная автором корреляция асимметрии M^3 с численностью, при отсутствии связи с абиотическими факторами. Это может свидетельствовать о большем сравнительном значении для развития стресса социальных факторов, и, на мой взгляд, представляет перспективу для дальнейших исследований в этом направлении.

В разделе 4.4 В.Ю. Ковалева анализирует направленную асимметрию. Найденная соискателем динамика позволяет предполагать эволюционно сложившуюся гетерохронную популяционную онтогенеза парных органов. Такая гетерохрония создает мужскую и

женскую формы признаков. Как справедливо отмечает автор, расчет наследуемости через билатеральную асимметрию актуален при изучении природных популяций. Оценка флуктуирующей асимметрии широко используется при характеристике состояния среды. В диссертации показана онтогенетическая динамика направленной асимметрии. Таким образом, как справедливо пишет соискатель, если не учитывать вклад направленной асимметрии, оценки качества среды могут значительно искажаться. Эта часть работы имеет прикладное значение.

Глава 5 посвящена анализу изменчивости природных популяций млекопитающих. Особенностью работы автора является оценка наследуемости комплексных признаков. Для такого анализа в разделе 5.1 предложено использовать аддитивно-доминантно-эпистатическую модель (НИА). Модель предполагает анализ в многомерном пространстве в котором по расположению центроидов выборок определены оси аддитивной наследуемости, гетерозиготности и эпистаза. Разложение матрицы признаков на ортогональные компоненты, с оценкой вклада признаков в главные компоненты, позволяет автору прогнозировать направление изменчивости после получения гибридов F₂, не дожидаясь дальнейшего расщепления. Эта часть работы автора, несомненно, найдет прикладное применение в селекции.

В разделе 5.2 рассмотрена возможность применения оценок наследования комплексных признаков, выявленных в лаборатории для изучения генетических процессов в природных популяциях. Показано, что в популяциях полевки-экономки основная доля изменчивости обусловлена генетическими факторами. Интересна выявленная связь с первой компонентой, которая оценивает размеры и связана с гетерозиготностью. Не менее любопытно, что вторая компонента характеризующая скорость роста демонстрирует постоянное разнообразие популяции по этой характеристике. Из лабораторного эксперимента следует, что гибридизация гомозигот, различающихся по скорости роста, приводит к увеличению размеров черепа вследствие гетерозиса. Автор «весьма осторожно» предполагает, что мигрирующие особи генетически отличаются от резидентов. В связи с этим замечу, что ранее при индивидуальном мечении полевок-экономок на Чукотке, было обнаружено, что на разных фазах популяционного цикла уровень миграционной активности полевок-экономок значительно различается. Нерезидентными могут быть не только молодые, но и взрослые полевки. При этом есть фаза, когда миграция в популяции практически отсутствует, хотя локальная плотность высока, зверьки распределены на ограниченных участках (Щипанов, Касаткин, 1992; Щипанов, 2016). С учетом того, что оценка численности соискателем сделана по учетам в ловчие канавки, в которые попадают преимущественно

мигрирующие особи (Наумов, 1955; Калинин, 2012), можно ожидать, что депрессия полевки-экономки в работе автора соответствует именно последней фазе. Таким образом, предположение соискателя об усилении миграции на фазах подъема численности выглядит вполне обоснованным.

В этом разделе мне не понравилась интерпретация изменений наследуемых признаков. Автор обнаруживает эффект Читти у полевки-экономки, но саму гипотезу Читти (Chitty, 1960, 1967) даже не упоминает. Эта гипотеза имеет прямое отношение к отбору особей, адаптированных к различной плотности населения, о чем соискатель упоминает лишь мимоходом. У водяной полевки такие колебания известны по цвету шкурки – признаку, сцепленному со стрессреактивностью, скоростью созревания, агрессивностью и расселением. Известна окраска гомозигот и гетерозигот. Долевое соотношение различных зверьков меняется на разных фазах цикла (Евсиков и др., 1995). В общих моделях ряда авторов показано, что сами по себе колебания генетической разнокачественности особей должны затухать, если не поддерживаются периодическим внешним воздействием (Stenseth, 1981; Morris, 1984). Поэтому важен также и анализ состояния среды. Наконец, динамика численности зависит от структуры местообитаний, адаптированности вида, благоприятности среды (Sheftel, 2010). Все эти факторы в разном сочетании могут определить как различный уровень, так и различный тип динамики численности. С учетом сказанного, можно было бы ожидать, что диссертант даст объяснение природы различий в характере наследуемых изменений у водяной полевки в разные периоды, но соискатель ограничивается лишь описанием характера изменений.

Далее диссертант обращается к рассмотрению наследуемых изменений фенотипа в связи с географической изменчивостью. В этом разделе режет слух словосочетание «ландшафтная метапопуляция». Выше я уже обращал внимание на некорректность использования термина «метапопуляция» в таком контексте. Отбор на адаптированность к условиям местообитания в метапопуляции, или в популяционной системе Алтухова (2003), сильно ослаблен иммиграцией. В первом случае потому, что метапопуляция это связанная миграцией система локальных популяций, причем она устойчива, если локальные популяции населяют разные типы местообитаний, соответственно и отбор в них разнонаправлен. В популяционной системе редкие частоты накапливаются благодаря разнонаправленному (случайно) дрейфу и межпопуляционной миграции, что сильно затрудняет дискриминацию локальных популяций. Ссылка на Майра (1974) и Шмальгаузена (1982) для подтверждения «общепринятых положений популяционной генетики» не валидна. Условия обора и основные положения популяционной экологии сформулированы Райтом (Wright, 1931, 1943, 1951). Подвиды не имеют жесткого

критерия для выделения, выделялись на основе фенотипических различий и не обязательно генетически обособлены. У обыкновенных бурозубок, например, выделенные подвиды не соответствуют кариотипическому разнообразию (Mishta, 1997), а морфологическая изменчивость между популяциями внутри одной хромосомной расы обыкновенных бурозубок может превышать различия между кариотипическими группами (Polly, 2007; Щипанов, Павлова, 2016). Основной вклад в генетические различия между выборками вносит изоляция (ослабление миграционных потоков). Именно ослабление миграционных потоков создает условие для действия отбора (Wright, 1931). Такую «изоляцию» и, соответственно, ослабление миграции можно ожидать у полупустынных популяций водяной полевки, которые связаны с локальными пригодными для жизни участками в долинах рек. По-видимому, та же история и с предгорными популяциями этого вида. Во всяком случае, по данным соискателя, выборки из Кабардино-Балкарии и соседнего Краснодарского края близки, а изолированная выборка из Грузии обособлена (рис. 5.14). Относительно велика дистанция между Самурской и Лакской выборками, взятыми из изолированных долин. На равнинах должна была бы образоваться популяционная система Алтухова, в которой можно ожидать относительно медленных локальных генетических изменений. В горах, где условия существования вида более суровы, устойчивость может достигаться за счет увеличения подразделенности популяции, что также замедлит возникновение видимых генетических различий между выборками. Поэтому, с точки зрения метапопуляционного анализа интересна оценка дистанций между выборками внутри популяции одного подвида и между локальными популяциями разных подвидов. В популяционной генетике такой дистанцией является F_{st} , в морфометрии используют ее аналог для количественных признаков – Q_{st} (Spitze, 1993). На мой взгляд, без такого анализа нет достаточных оснований говорить о «последовательной смене под влиянием отбора ненаследственных модификаций наследуемыми изменениями генотипа». Во всяком случае, если автор использует термин метапопуляция, результаты было бы уместно обсудить и с этих позиций.

Вместе с тем, нельзя не оценить заслугу соискателя, определившего вклад наследуемой составляющей фенотипической изменчивости в разных географических популяциях водяной полевки. Эта часть результатов, несомненно, будет востребована исследователями, работающими в области популяционной биологии.

Глава 6 представляет попытку совмещения в одном анализе молекулярно-генетических и морфологических блоков изменчивости. Здесь мне не очень понятна постановка задачи. Как пишет соискатель: «... расширение признакового пространства позволяет перейти от анализа генных деревьев к анализу видовых деревьев за счет

включения максимального числа признаков, с разных сторон характеризующих вид» (с. 251). Зачем? Идея построения генных деревьев тем и хороша, что позволяет проследить генетическую связь таксонов в «чистом» виде. Включение в анализ дополнительных признаков, лишь маскирует истинное родство. Можно вспомнить пример с бывшим отрядом *Insectivora*. Еще недавно всех насекомоядных млекопитающих рассматривали в составе одного отряда – *Insectivora*, который выделяли на основе общих черт морфологии (см. обзор Symonds, 2005; Douady *et al.*, 2002). Однако исследования ДНК показали, что плацентарные млекопитающие (*Eutheria* или *Placentalia*) разделяются на четыре основных ветви (Murphy *et al.*, 2001; Springer *et al.*, 2004). Две базовые клады *Afrotheria* и *Xenarthra*, по-видимому, возникли еще в Мелу, на юге обширного континента Гондвана. Производные клады *Euarchontoglires* и *Laurasiatheria*, вероятно, произошли позже на отделившемся северном континенте Лавразия. Ранее входившие в отряд *Insectivora* вместе с землеройками златокротовые, и тенрековые – представители клады *Afrotheria* составляют теперь отряд *Afrosoricida*, прыгунчики входят в составе клады в качестве самостоятельного отряда. Кротовые, ежиные, щелезубовые и землеройковые – представители ствола *Xenarthra*, вошли в новый монофилетический таксон *Eulipotyphla* в составе клады *Laurasiatheria* (Kemp, 2005). Включение в эту систему морфологических характеристик, сливает *Afrosoricidae* и *Eulipotyphla* – отряды, принадлежащие к давно разошедшимся ветвям млекопитающих.

В этой связи идея диссертанта о том, что систематика «должна стать интегративной: отыскать <...> блоки изменчивости, с наибольшей достоверностью отражающие разные этапы эволюции организмов» (с. 252) хороша с точки зрения эволюционной биологии, но, с точки зрения построения системы, основанной на родственных отношениях между таксонами, выглядит пугающе.

Если же использовать данные молекулярной систематики, как критерий для выявления блоков изменчивости, постановка задачи будет вполне оправданной и полученные результаты могут в значительной мере способствовать как пониманию закономерностей эволюции отдельных таксонов, так и принципов эволюционных изменений в целом. Как и в предыдущих главах, такой поиск основан на идеологии оценки межвидовых дистанций в многомерном пространстве комплекса признаков.

В частности, кластеризация землероек на основе комплекса признаков, связанных с размером, интересна с точки зрения анализа конкурентных отношений между видами. Известно, что адаптация землероек связана с занятием свободной размерной ниши. Общим правилом является заполнение трех размерных ниш (Kirkland, 1991; Fox, Kircland, 1992). При этом размерные различия землероек в значительной степени связаны со

средовыми факторами, в первую очередь с размерами основных жертв. Так, при сравнении гаплотипов (сyt b mtDNA) ископаемых гигантских землероек, которых ранее рассматривали как предковый для *S. araneus* вид, было показано, что это не самостоятельный вид, а гигантская форма обыкновенных бурозубок. Причем авторы этой публикации не выявили прямой корреляции размеров и климата, и полагают, что размеры тела связаны в основном с изменениями питания землероек (Prost *et al.*, 2013). Можно предполагать, что в соответствующей конкурентной среде землеройки будут реализовать блок изменчивости в первую очередь связанный с размером.

Замечу также, что землеройкам присущ специфический механизм жевания, который являясь эффективной адаптацией, позволяющей землеройкам охотиться на крупную подвижную добычу, «определил возможность потребления землеройками большого количества высококалорийной пищи ... и, в конечном итоге, обеспечивает эволюционный успех Soricidae как самостоятельной группы» (Зайцев, 2005, с. 142). Это, по мнению Зайцева (2005), накладывает ограничения на возможности изменчивости краниального скелета землероек. Возможно, в этом кроется причина попадания *S. minutissimus* в один кластер с землеройками рода *Crocidura* при анализе различий формы, после исключения размеров (рис. 6.17 б). При обсуждении выделения групп видов в пределах рода *Sorex* уместно было бы рассматривать не только первоначальное выделение групп видов на основе сходства кариотипов (Zima *et al.*, 1998) но и более позднюю кластеризацию на основе анализа последовательности трансформаций в кариотипе (Biltueva *et al.*, 2011).

В целом, характеризуя эту главу, отмечу, что с точки зрения анализа систематического положения видов она мне не понравилась. Такой анализ требует привлечения дополнительного материала и более глубоких обсуждений. В то же время идея выделения блоков совместно реализующихся, интегрированных фенотипических признаков выглядит чрезвычайно перспективной с точки зрения общего понимания эволюционных процессов.

Диссертация завершается кратким заключением, в котором соискатель суммирует полученные результаты. Из них наиболее значимым, по моему мнению, является обнаружение модульности признаков, связанных с характером роста на разных этапах онтогенеза. Методологической основой выявления таких модулей является сворачивание комплексов множественных признаков в ограниченное число главных компонент. Это позволяет, работая с новыми признаками, уже «блочной» природы, оценивать дистанции в многомерном пространстве. Не могу не отметить, что диссертант в совершенстве владеет необходимыми для такого анализа математическими методами.

Есть небольшие замечания к выводам.

Первый вывод В.Ю. Ковалевой имеет концептуальное значение. Это совершенно новый взгляд на изменчивость и скорее всего он побудит других исследователей к аналогичным работам. Но вот второй вывод сформулирован неудачно. Это констатация того, что такая работа была проведена, а вывод должен информировать о том, что в результате было получено. Так же неудачно сформулирован 7 вывод. Про использование термина метатапопуляция, применительно к ландшафтным популяциям, я уже говорил выше (вывод 4).

Оценивая диссертационную работу Веры Юрьевны Ковалевой в целом, следует признать, что это фундаментальное исследование, представляющее новое направление в анализе эволюционных процессов. В значительной степени успех работы автора связан с использованием математического аппарата, который стал доступен благодаря «компьютеризации» науки. Анализ взаимного положения объектов в многомерном пространстве все больше входит в число основных «инструментов» современных исследователей. Автор диссертации остроумно решает задачи унификации признаков с разной размерностью и, что еще интереснее, метрических и качественных признаков. Это позволяет Вере Юрьевне проводить взаимосвязанный анализ различных черт фенотипа и выявлять фенотипические блоки, объединяющие морфологические, морфофизиологические и поведенческие черты. Анализ, проведенный с использованием лабораторно изученных наследуемых черт, и с использованием молекулярно-генетических маркеров, позволяет выделить наследуемые блоки признаков.

Результаты соискателя имеют не только теоретическое, но и прикладное значение. Аддитивно-доминантно-эпистатическая модель наследуемости количественных признаков может быть применена для определения траектории отбора в практической селекции.

Исследование асимметрии, как один из инструментов выявления наследуемости и изменчивости парных признаков, характеризует высокий уровень и тщательность работы автора. Способ выделения направленной асимметрии и «снятия» ее с общей оценки асимметрии позволит более корректно пользоваться показателем флуктуирующей асимметрии при оценках состояния среды и, несомненно, должен найти применение в работах такого рода.

Хотелось бы отметить и то, что каждая из глав диссертации может стать началом самостоятельного направления исследований. В связи с этим замечу, что сделанные мной по ходу рассмотрения рукописи замечания не следует рассматривать, как недостатки диссертации. Это скорее пожелания, которые могут быть учтены в будущей работе.

Верой Юрьевной Ковалевой опубликовано 44 работы, из них 12 в журналах из списка ВАК. Частично исследования представлены в коллективной монографии, а

методическая часть вошла в два учебных пособия. Диссертант представлял свои работы на 19 всесоюзных, всероссийских и международных конференциях. Таким образом, исследования соискателя хорошо знакомы научной общественности.

Автореферат достаточно полно отражает текст рукописи.

Все сказанное позволяет заключить, что представленная на рассмотрение рукопись соответствует требованиям п. 9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней» ВАК, предъявляемым к докторским диссертациям, а ее автор, Вера Юрьевна Ковалева заслуживает присуждения ей искомой степени доктора биологических наук.

Главный научный сотрудник
лаборатории популяционной экологии
ФГБУН Институт Проблем Экологии
и Эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
доктор биологических наук

Щипанов Николай
Александрович

Адрес: 119071, Москва, Ленинский проспект, 33

Телефон: (495) 135-98-85

Факс: (495) 954-55-34

E-mail: Николай Щипанов <shchipa@mail.ru>

Дата



Гербовая печать

Подпись Щипанова В.Ю.
Заверяю, зав. канц. ИПЭЭ РАН Алф
" 01 " 09 20 17.