

## **ОТЗЫВ**

официального оппонента на диссертацию

**Ковалевой Веры Юрьевны**

**«Блочно-модульная организация**

**фенотипической изменчивости мелких млекопитающих»**

представленную на соискание ученой степени

доктора биологических наук

по специальности 03.02.04 – зоология

Современная зоология относится к числу интенсивно развивающихся разделов биологии как с точки зрения новых идей, концепций, подходов и методов, так и комплексирования исследований со смежными науками. В числе нескольких ключевых идей в настоящее время находятся концепции модульности и интеграции относительно новой эволюционной дисциплины «Эво-Дево», которая, в частности, занимается поиском генетических и эволюционных основ разделения организма на отдельные модули, а также причин частично независимого развития таких модулей. В своей простейшей форме модули представляют собой подмножества признаков данного организма, которые больше интегрированы друг с другом, чем с остальными признаками этого организма. Интеграция возникает как прямое следствие числа и силы взаимодействий, независимо от того, как мы определяем это взаимодействие (Eble, 2005).

Общее происхождение, развитие, аллометрический рост, совместное выполнение функции или общая эволюционная история - все это примеры факторов, которые могут способствовать интеграции частей тела в морфологические модули. В целом, концепция модульности в биологии способствует пониманию тех сложностей, которые возникают в процессе взаимоотношений генотип-фенотип. В этом контексте заявленная цель диссертационного исследования: выявление закономерностей интеграции и блочно-модульной организации фенотипической изменчивости мелких

млекопитающих на разных иерархических уровнях биологической организации: индивидуальном, популяционном, межпопуляционном, межвидовом, – вполне оправдана. Задачи исследования сформулированы чётко и отражают новизну методологического подхода в развитии представлений о блочно-модульной организации фенотипической изменчивости.

Надо заметить, что интеграция частей тела в морфологические модули не всегда наблюдается непосредственно и может выводиться из статистического характера изменчивости исследуемых особенностей. Задача состоит в том, чтобы разграничить модули путём количественной оценки характера взаимодействия между признаками строения – так называемого характера ковариации. Методы исследований, изучающие их, различны в каждом из случаев и являются предметом споров, поскольку это расширяющаяся область для исследований. Соискатель делает упор на многомерных математических методах, позволяющих разложить на блоки наблюдаемую фенотипическую и наследуемую изменчивость на достаточно большом фактологическом материале. Анализ проводится на нескольких уровнях организации с использованием морфологических и молекулярных данных. В связи с вышесказанным **актуальность** диссертационного исследования В.Ю. Ковалевой не вызывает сомнений.

В основу работы положен обширный массив данных – в общей сложности более 5000 экземпляров мелких млекопитающих, включающих как собственные многолетние данные, данные лаборатории экологии сообществ позвоночных животных, предоставленные сотрудниками ИСиЭЖ СО РАН, а также музейный материал.

В качестве морфологических признаков использованы промеры черепа животных. Анализ асимметрии проведен по рисункам жевательной поверхности моляров и таких билатеральных морфологических признаков, как промеры конечностей и вес внутренних органов. Для разработки многомерных моделей оценок наследуемости комплексных признаков

использованы данные лабораторных экспериментов по скрещиванию лабораторных крыс двух чистых линий (совместно с д.б.н. проф. А.Л. Маркелем, ИЦиГ СО РАН) и данные экспериментов по скрещиванию внутри гетерогенной лабораторной колонии водяной полевки (совместно с д.б.н. Г.Г. Назаровой, ИСиЭЖ СО РАН). При комбинированном анализе фенотипических признаков, относящихся к разным морфо-функциональным системам, наряду с краниометрическими, используются поведенческие и физиологические признаки, а также нуклеотидные последовательности гена *cytb* мтДНК из международной генетической базы GenBank. Хочется подчеркнуть, что автором использованы материалы большого коллектива, которые получили новое звучание благодаря использованию оригинальных методов.

Для выявления модулей фенотипической изменчивости использован большой спектр методов многомерной статистики (методы главных компонент и главных координат, дискриминантный анализ, неметрическое и квазиметрическое шкалирование, тест Мантеля, кластерный анализ, 2B-PLS-метод). Отличительной особенностью данной работы является то, что для решения одной и той же задачи зачастую используется несколько разных методов, что служит дополнительной гарантией надежности полученных результатов.

Некоторые результаты исследования В.Ю. Ковалевой воспроизводят ранее известные положения популяционной экологии, однако будучи получены современными методами, трактуются в рамках новой парадигмы, что является определенным шагом в развитии этих положений. Например, в 60-е годы прошлого столетия в рамках масштабного изучения аллометрии на разных видах грызунов С.С. Шварцем с сотрудниками (1980) выявлены закономерности изменчивости тела и черепа быстро и медленно растущих особей. Это означало, что, изучая взрослых особей, мы можем получить косвенную информацию о типе индивидуального развития. Автором настоящего исследования на природном и экспериментальном материале

показано, что те же самые краниометрические признаки совместно образуют вторую главную компоненту – краниальный модуль полевок, для которого показана высокая наследуемость и изменчивость, как в различных условиях среды, так и в процессе динамики численности. Весьма показателен с этих позиций и другой пример: используемый в данной работе новый универсальный алгоритм анализа разных типов биологических данных, относящихся к одним и тем же объектам (DJ-method) и позволяющий выявить их сопряженную изменчивость, привел в результате к бикомпонентам краниометрической и морфофизиологической изменчивости полевки-экономки, трактовка которых полностью согласуется с общими закономерностями сезонных изменений онтогенетических стратегий в популяциях грызунов, ранее подробно изученными экологами Уральской школы (Оленев, 1964, 1989, 2002; Маклаков и др., 2004; Григоркина и др., 2015).

Таким образом, большое количество многоплановых данных по разным видам из природных популяций и лабораторных колоний грызунов, тщательный многомерный анализ выборок в рамках единого подхода, сравнение получаемых результатов с данными других исследователей определяют высокую степень **обоснованности** и **достоверности** научных положений и выводов, сформулированных в диссертации.

Диссертация отличается высокой степенью **новизны**. Наиболее интересным, на мой взгляд, является предложенный автором способ оценки наследуемости качественных фенотипических признаков через билатеральную асимметрию их проявления с помощью коэффициента Коэна. Его использование может быть весьма актуальным при изучении природных популяций и палеонтологического материала. Кроме того, диссертантом обнаружена онтогенетическая динамика некоторых билатеральных морфологических признаков (веса надпочечников, почек, длины задней лапы). На протяжении всего постнатального периода признаки меняются (увеличиваются или уменьшаются), что, по всей вероятности, происходит за

счет различий в скорости роста или продолжительности периодов роста между двумя сторонами. Концепция дифференциального роста сторон (Helmkamp, Falk, 1990; Kharlamova et al., 2000) поддерживается в настоящее время некоторыми генетическими данными. Например, у собак формирование правого тазобедренного сустава регулируется одним локусом, в то время как левого – другим (Chase et al., 2004; Todhunter et al., 2005; Kharlamova et al., 2010).

Новой также является идея поиска высоко наследуемых компонент (или модулей) фенотипической изменчивости на лабораторных животных с последующим изучением изменчивости этих модулей в природных популяциях водяной полевки. Закономерности этой изменчивости изучены как в процессе популяционной динамики численности, так и в географическом аспекте для различных подвидов. В перспективе этот подход открывает широкие возможности для межвидовых и эволюционных исследований.

К интересным результатам привело также использование в диссертационном исследовании нового алгоритма комбинирования и поиска соответствия модулей изменчивости – метода объединения дистанций (DJ-метода). А именно: показано наличие сопряженной изменчивости формы черепа грызунов и гена *cytb* мтДНК. Определены модули изменчивости, ответственные за эту сопряженность с обеих сторон. Аналогичный результат получен и для насекомоядных бурозубок.

В числе достоинств работы следует особо выделить полноту изложения современных математических методов исследования с образцами их применения на практике, что может стать хорошим учебным пособием и руководством к действию как для сложившихся исследователей, так и для начинающих биологов.

Как обычно, такая большая работа не может обойтись без **некоторых недостатков**, к числу которых можно, на мой взгляд, отнести излишнюю увлеченность общими концепциями, которые не всегда находят соответствие

с конкретными результатами автора. Так, например, в Главе 1 – «Интеграция и модульность на разных уровнях биологической организации», которая, по сути, играет роль литературного обзора, блочно-модульный тип эволюции обсуждается с позиций системной биологии, в частности, такой ее области как теория генных сетей, хотя генные сети, как таковые, в работе отсутствуют. Можно было ограничиться, как это делают многие западные ученые, обсуждением результатов с точки зрения концепции «Эво-Дево», что сделало бы работу более «зоологичной».

Некоторая перегруженность рукописи литературными источниками (711) делает ее содержание сложным для восприятия. Отчасти это обусловлено многоплановостью самого исследования.

Есть некоторые сомнения по поводу использования в работе информации открытых источников, в первую очередь базы данных GenBank. Это связано с проблемой накопления в базах данных таксономически неправильно определенных или искаженных при секвенировании или выравнивании последовательностей (Dubey et al., 2009; Гречко, 2013).

Можно высказать некоторые пожелания, касающиеся результатов изучения направленной асимметрии морфологических признаков, в частности, выявления связи морфологической и функциональной асимметрии. Так, работами зоологов томской школы показано, что профили моторной асимметрии, зарегистрированные в одно и то же время, могут различаться у одних и тех же видов грызунов из разных биотопов. В биотопах, где животные испытывают повышенное адаптационное напряжение, отмечается увеличение доли «левшей». Показана также временная изменчивость профилей асимметрии. Соотношение «правшей» и «неправшей» («правши»/«левши» плюс «амбидекстры») в популяциях грызунов колеблется с периодичностью (2–3 года), близкой к динамике численности популяций (Агулова и др., 2010, 2011). Можно предполагать, что динамичность соотношения «правшей» и «неправшей» в популяциях мышевидных грызунов, сопряженная с изменением численности, – один из

механизмов, обеспечивающих разнокачественность особей в разные фазы численности. Разнокачественность особей обеспечивает разнообразие адаптивных ответов на изменяющиеся условия среды, что определяет гомеостатические свойства и возможности динамического преобразования популяций.

Имеются и более частные замечания. На наш взгляд, структуру девяти выводов можно было бы сделать более четко отвечающей поставленным пяти задачам. Вряд ли правомочно включать «межвидовой» уровень организации в иерархическую структуру биологических систем (Одум, 1986). Завершение каждой из глав разделом «Заключение», а затем ещё и «Заключение к диссертации» мешает восприятию целостности работы. Встречаются опечатки, орфографические ошибки, пропущенные слова (с.59).

Диссертационная работа **является** **завершенным исследованием**, написана хорошим и ясным языком, оформлена в соответствии с требованием стандартов. Заключение и выводы в целом отражают изложенные в работе положения, закономерности и наиболее важные результаты, отличающиеся фундаментальностью, высокой степенью научной новизны, перспективой практического использования. Результаты диссертационной работы В.Ю. Ковалевой вполне достойно представлены в печати в полном соответствии с п. 13 «Положения о порядке присуждения ученых степеней». Автором опубликовано 44 работы, в том числе 1 монография в соавторстве и 12 статей в журналах из Перечня ВАК, из них 9 в журналах, индексируемых в Web of Science, и 3 – в Web of Science (RSCI). Автореферат соответствует основным положениям и выводам диссертации.

### **Заключение**

Диссертация В.Ю. Ковалевой является научно-квалификационной работой, в которой на основании выполненных автором исследований разработаны теоретические положения, совокупность которых можно квалифицировать как новое научное достижение в области зоологии, что полностью соответствует требованиям п. 9 «Положения о порядке

присуждения ученых степеней» от 24.09.2013, а ее автор – Ковалева Вера Юрьевна – заслуживает присуждения искомой степени доктора биологических наук.

Заведующая кафедрой зоологии позвоночных  
и экологии Национального исследовательского

Томского государственного университета,  
доктор биологических наук, профессор

**Адрес:** 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36

**Телефон:** +7(3822)52 95 43

**Факс:** +7(3822)52 98 53

**E-mail:** Нина Москвитина mns\_k@mail.ru

Москвитина

Нина Сергеевна

Дата

Гербовая печать

