

«УТВЕРЖДАЮ»  
 Проректор по научной работе  
 Санкт-Петербургского  
 государственного университета  
 проф. Апанов Сергей Витальевич



16... января 2017 г.

### ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

**Федерального бюджетного образовательного учреждения высшего образования  
 «Санкт-Петербургский государственный университет» на диссертацию Петровой Татьяны Викторовны «УЗКОЧЕРЕПНАЯ ПОЛЕВКА *LASIOPODOMYS (STENOCRANIUS) GREGALIS* (PALLAS, 1779): ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА, ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ И ЭВОЛЮЦИЯ», представленной к защите на соискание ученой степени  
 кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 - зоология**

Диссертация Татьяны Викторовны Петровой лежит в русле молекулярной систематики и филогеографии – бурно развивающихся направлений современной биологии, изучающих эволюционную историю организмов молекулярно-генетическими методами.

**Актуальность темы, выбор объекта исследования, постановка цели и задач** убедительно обоснованы во Введении. Узкочерепная полевка – вид с огромным, некогда сплошным, но фрагментированным на протяжении голоцена ареалом. Это, в сочетании с обширной палеонтологической летописью, делает ее прекрасной моделью для изучения процессов генетической диверсификации у видов открытых местообитаний в условиях колебаний климата и смен ландшафта. Кроме того, внутривидовая структура узкочерепной полевки и ее филогенетическое положение в пределах трибы Arvicolini оставались дискуссионными.

**Научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы** не вызывают сомнений. Впервые проведено исследование филогеографии узкочерепной полевки практически на всем ареале вида, реконструирована история развития и расселения вида в плейстоцене, рассчитано время расхождения основных генетических линий. Оценено влияние климатических перестроек плейстоцена на структуру широкоареального вида открытых пространств. Убедительно обоснован видовой статус одной из изученных форм, *Lasiopodomys (St.) raddei*. Внесены предложения по ревизии подвидовой системы *L. (St.) gregalis*. На основании анализа митохондриального цитохрома В и 6 ядерных генов надежно установлено положение узкочерепной полевки в системе трибы Arvicolini.

Результаты исследования вносят вклад в понимание процессов микроэволюции и криптического видообразования. Полученная филогенетическая информация делает возможным использование трибы *Arvicolini* для тестирования разнообразных эволюционных гипотез сравнительным методом.

Разработанные автором праймеры могут быть использованы для дальнейшей работы с музейными экземплярами узкочерепной полевки. Полученные данные по морфологической дифференциации зубов могут служить основой для дальнейшей разработки методов диагностики *Lasiopodomys gregalis* и *L. raddei*. Результаты работы следует использовать при чтении ряда курсов на биологических факультетах («Биология популяций», «Молекулярная систематика», «Теория эволюции», «Териология»).

**Личный вклад соискателя.** Татьяна Викторовна принимала непосредственное участие в сборе материала (отлова животных, фиксация тканей), проводила его лабораторную обработку (выделение ДНК, проведение ПЦР, секвенирование) и анализ молекулярных данных. Ею разработаны праймеры для работы с музейными образцами. На основе полученных докторантом данных о генетической структуре узкочерепной полевки был составлен план экспериментов по гибридизации. Привезенные ею зверьки стали основателями лабораторных колоний, сформированных для осуществления этих экспериментов. Морфологический анализ также проводился при личном участии Татьяны Викторовны.

**Оценка содержания диссертации.** Диссертация изложена на 141 странице и состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 271 работу, из них 161 на иностранных языках. Текст рукописи дополняют 8 таблиц, 14 рисунков и 6 приложений.

Глава «Обзор литературы» разбита на три раздела – в первом суммированы относящиеся к теме диссертации сведения об узкочерепной полевке, во втором описана плейстоценовая динамика климата и ландшафтов Палеарктики, третий раздел посвящен трудностям, связанным с применением категорий вида и подвида. Такое деление вполне логично, все разделы информативны, хорошо написаны и показывают, что докторант свободно ориентируется в тематике своего исследования. У нас есть три небольших замечания к этому разделу.

1) В той части Обзора, которая посвящена узкочерепной полевке, уместно было бы привести и данные по кариологии (Ляпунова, Мироханов, 1969; Fedyk, 1970; Ковалевская, 1989; Карипова, 2016).

2) Подраздел 1.2.3. «Биотопическая приуроченность узкочерепной полевки» очень полезен и интересен, но рассказывает он не о том, с какими биотопами связана *M. gregalis* (как можно было бы подумать), а о судьбе самих этих биотопов в плейстоцене.

3) Учитывая противоречивость взглядов разных исследователей на подход к описанию внутривидовой структуры (“Кризис категории подвида”), хотелось бы узнать мнение по этому поводу самой Татьяны Викторовны, но она его так и не высказала.

Глава «Материал и Методы» занимает 22 страницы и отличается большой подробностью и точностью, что редко для отечественных работ. Заслуживают восхищения, во-первых, объем материала, а во-вторых - детальное и вдумчивое описание применения современных методов филогенетического анализа. На наш взгляд, на этом фоне сильно проигрывает раздел, описывающий эксперименты по гибридизации. Представленная в виде текста информация о числе пар каждого типа здесь в общем-то излишня, т.к. она неизбежно появляется в соответствующем разделе Результатов. С другой стороны, отсутствуют некоторые важные сведения. Каким было число основателей для лабораторных колоний каждой формы? Использовали ли при скрещивании только зверьков, рожденных в лаборатории (и к каким лабораторным поколениям они относились?) или также и пойманных в природе? Схема экспериментов по возратному скрещиванию (число и тип сформированных пар и пр.) также не описана. Сведения о сезонах ссаживания и длительности существования пар стоило бы как-то формализовать, возможно, свести в таблицу. У нас есть также замечания, относящиеся к анализу данных, полученных в экспериментах по гибридизации, к этим замечаниям мы вернемся чуть позже. Здесь же упомянем еще о том, что докторант почему-то называет экспериментальную гибридизацию «этологическим анализом» (стр.9, «Методология и методы исследования»), что конечно неверно.

Следующие три главы посвящены полученным результатам и их обсуждению, работа завершается коротким и емким заключением. Все эти разделы отличаются ясностью и лаконичностью изложения, прекрасно проиллюстрированы и в общем легко читаются, несмотря на насыщенность информацией и, как нам показалось, не совсем логичное распределение материала по главам (Глава 5 включает часть результатов и их обсуждение, а также подробное обсуждение результатов, представленных в главах 3 и 4). Помимо этого чисто редакторского замечания (в конце концов, это дело вкуса – у разных людей разная логика), вот еще несколько.

1) Результаты экспериментов по гибридизации, как результаты любого эксперимента, требуют статистического анализа. Таковой, к сожалению, отсутствует. Мы прекрасно понимаем, что подобный анализ затруднен малыми выборками и необходимостью учитывать влияние

сезона и быть может других факторов, но это совершенно не снижает его значения. На самом деле, ни одна из комбинаций *raddei+ gregalis* статистически значимо не отличается по доле размножившихся пар от варианта с конспецифичными партнерами *raddei+raddei*. Можно было бы попытаться сравнить статистически другие показатели репродуктивного успеха – величину выводка, выживаемость детенышней, интервал от ссаживания до родов - но в работе нет ни такого сравнения, ни данных, позволяющих его провести. В связи с этим утверждение автора о том, что обособленность формы В достоверно подтверждается (в том числе) экспериментами по скрещиванию (стр. 75, 101), с нашей точки зрения преждевременно. Впрочем, даже в представленном виде эта часть работы крайне важна и интересна, и мы надеемся, что в скором будущем будет получен ответ на вопрос об уровнях репродуктивной изоляции формы D от других форм.

2) Различия между кладами А, В и С в уровнях генетического разнообразия ожидаемо коррелируют с различиями в площадях, занятых каждой из этих клад и с числом исследованных популяций: более 40 выборок для клады А охватывают почти весь видовой ареал, 5 выборок клады С сосредоточены в Туве. Нам представляется, что в этой ситуации нет оснований привлекать дополнительные факторы для объяснения несколько пониженных показателей разнообразия для клады С в целом, как это делает автор (стр.91).

3) Термины «криптический вид», «криптическое видообразование» принято использовать в ситуациях, когда генетически/физиологически/репродуктивно хорошо обособленные формы морфологически не различимы (Knowlton,1993; Bickford et al., 2007). Сама Татьяна Викторовна приводит диагностические признаки для *L. raddei* (упрощенный МЗ и светлая окраска), так что вряд ли эту форму стоило называть криптическим видом.

Как уже говорилось, диссертация написана очень хорошим языком, но по всему тексту неверно используются слова “различие” и “отличие”. Впрочем, с этим, похоже, пора смириться так же, как со средним родом слова кофе.

Высказанные замечания не сказываются на общей высокой оценке диссертации. Рассматриваемая работа представляет собой завершенное научное исследование, сделанное на актуальную тему и проведенное на высоком современном научном уровне. Автореферат диссертации и публикации автора в полной мере отражают её основное содержание и позволяют судить о степени полноты и законченности работы в соответствии с поставленными автором целями. Сделанные выводы хорошо обоснованы. Основные результаты работы получили полное освещение в публикациях - это 3 статьи в рецензируемых научных журналах, уровень

которых подтверждает высокую научную квалификацию Татьяны Викторовны. Помимо этого, материалы диссертации были доложены на 7 конференциях.

**Заключение.** Диссертационное исследование «УЗКОЧЕРЕПНАЯ ПОЛЕВКА *LASIOPODOMYS (STENOCRANUS) GREGALIS* (PALLAS, 1779): ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА, ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ И ЭВОЛЮЦИЯ» удовлетворяет требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям (п.9 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842), а ее автор Татьяна Викторовна Петрова достойна присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности «03.02.04-зоология».

Отзыв составлен кандидатом биологических наук, доцентом кафедры зоологии позвоночных Сморкачевой Антониной Викторовной, обсужден и одобрен на заседании кафедры зоологии позвоночных биологического факультета СПбГУ 12 января 2017 г. (Протокол № 1).

Заведующий кафедрой зоологии позвоночных СПбГУ,  
профессор, доктор биологических наук  
тел. (812) 3289689  
e-mail: [g.cherepanov@spbu.ru](mailto:g.cherepanov@spbu.ru)

Г.О.Черепанов

Сведения о ведущей организации:

Федеральное бюджетное образовательное учреждение высшего образования  
«Санкт-Петербургский государственный университет»  
Россия, 199934, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.

личную подпись  
Г. О. Черецов  
заверяю

