

"УТВЕРЖДАЮ"

Директор Зоологического института РАН

член-корреспондент РАН

О.Н. Пугачев

2016 г.



ОТЗЫВ

ведущего учреждения на диссертацию Землемеровой Елены Дмитриевны "Молекулярная филогения и филогеография кротов трибы Talpini (Mammalia: Talpidae)", представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 — зоология

Представленная к защите работа Е.Д. Землемеровой является значимой и актуальной для фундаментальной и прикладной зоологической науки. Раскрываемые в ней аспекты взаимоотношений форм внутри трибы Talpini, выявленные на основании анализа молекулярных маркеров, делают обсуждаемую диссертационную работу востребованной в практической систематике, зоогеографии и фаунистике. Тема диссертации соответствует содержанию текста. Ее выбор обусловлен назревшей необходимостью анализа филогенетических взаимоотношений и таксономического разнообразия представителей трибы Talpini с использованием молекулярно-генетического подхода, который призван дать новый взгляд на систему группы. Методы, использованные в ходе проведения исследования, адекватны поставленным задачам, их подбор согласован с требованиями современной зоологии. Цель работы состояла в оценке генетического и таксономического разнообразия Talpini и получении объективной филогенетической реконструкции, которая могла бы быть положена в основу современной системы трибы. Задачи исследования сформулированы четко в соответствие цели, решение каждой задачи поэтапно раскрывается в главах диссертации.

Диссертация состоит из 6 разделов: "Введение", "Обзор литературы", "Материал и методы", "Результаты", "Обсуждение", "Выводы". Кроме того, в конце диссертации имеются два списка: "Список работ, опубликованных по теме диссертации" содержит 4 публикации, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК, и "Список литературы", содержащий 261 источник; также имеется раздел "Приложение".

Во введении (раздел I "Введение", с. 5–7) Е.Д. Землемерова определяет актуальность выбранной темы исследования, ставит цель исследования и пять задач. В тексте раздела автор определяет основное направление эволюции трибы *Talpini*, представители которой являются наиболее специализированными к подземному образу жизни среди рецентных групп семейства *Talpidae*; обсуждает особенности кротов в отличие от землероев других отрядов млекопитающих (в частности, грызунов); обосновывает эффективность молекулярно-генетического подхода для решения проблем выяснения филогенетических отношений и таксономического разнообразия выбранной группы. Актуальность формулируется как необходимость пересмотра филогенетической гипотезы и системы трибы в соответствие со свежими молекулярно-генетическими данными и генетической концепцией вида.

Во втором разделе ("Обзор литературы", с. 8–52) автор, на основании анализа литературы, дает общую характеристику системы семейства *Talpidae*, общую характеристику трибы *Talpini*. Часть главы по характеристике трибы разбита на ряд параграфов, в которых для каждого рода (*Talpa*, *Mogera*, *Euroscaptor*, *Parascaptor*, *Scaptochirus*) дается описание истории изучения, современные представления о таксономическом разнообразии; для каждого рода приводится морфологическая характеристика и диагностические признаки; рассматривается вклад морфологических, цитогенетических и молекулярно-генетических данных в понимание родственных взаимоотношений в каждой группе. Отдельным подразделом обсуждаются взгляды на особенности биологии кротов трибы в связи с их специализацией к подземному образу жизни. Подраздел "Нерешенные проблемы современной систематики и филогенетики трибы *Talpini*" подытоживает обзор литературы.

Третий раздел ("Материал и методы", с. 53–85) посвящен описанию материала, использованного в диссертации, перечислению методик его обработки и способов анализа. В пяти таблицах (табл. 4–8) приводится информация по материалам, использованным для молекулярно-генетического анализа, с указанием видового названия, локалитетов, и номеров Генобанка для 6 генов. В отдельных параграфах описывается методики выделения ДНК;

протоколы амплификации для 6 генов; описаны алгоритмы обработки данных по 6 генам, в которых перечисляются методы анализа и программные продукты, использованные для этого; методы анализа видовых границ на основании гена *cytB*; методы филогеографического и демографического анализа. Подраздел "Морфологический анализ данных" показывает объем проанализированных выборок по родам; перечислены краниологические промеры, использованные для анализа; отдельно указываются локалитеты для кавказского крота, которые были объединены в ходе статистического анализа краниометрии. Информация по каждому из промеренных экземпляров можно получить из таблиц 3П–5П в разделе "Приложение", где указаны музейные номера. Всего было промерено 180 экземпляров кротов.

Четвертый раздел ("Результаты", с. 86–172) состоит из 5 подразделов, которые включают: изложение результатов Е.Д. Землемеровой по формулировке филогенетических гипотез для родов трибы *Talpini* на основе анализа митохондриального гена *cytB*, и комбинированного анализа пяти ядерных генов и *cytB*; изложение результатов по выяснению филогенетических взаимоотношений внутри политипических родов *Talpa*, *Mogera* и *Euroscaptor*; результаты по анализу филогеографии ключевых видов родов *Talpa* и *Mogera*. В ходе обсуждения взаимоотношений родов внутри трибы выявлена монофилия *Talpa* и *Mogera*, но парафилия *Euroscaptor*, что совпадает с данными по *cytB*, и с результатами комбинированного анализа с ядерными генами. Для рода *Talpa* была показана монофилия каждого вида, за исключением *T. europaea*, который парафилитичен относительно *T. occidentalis*, и *T. levantis*, талышская выборка которого объединилась в один кластер с *T. davidiana*. Сравнение результатов, полученных по нескольким генам и разными методами показал сходную топологию деревьев, однако остался ряд вопросов по положению некоторых видов, несовпадающему в ряде случаев (например, *T. altaica*, *T. levantis*). Проведен анализ видовых границ с использованием попарных дистанций K2P; определен уровень внутривидовых групп, уровень видов "западной" клады, уровень видов "восточной" клады и между двумя кладами. В подразделе также приводятся результаты морфометрического анализа с использованием метода главных компонент и дискриминантного анализа. Здесь же автор диссертации подробно рассматривает проблему криптического разнообразия и сложности систематики кротов Кавказа; обосновывает видовой статус *T. talyschensis*, *T. ognevi*; определяет таксономическую проблему с двумя линиями *T. levantis*, которую пока не удается решить из-за отсутствия материала из типового места в Турции. В подразделе о

криптическом разнообразии кротов Западной Европы излагаются факты, свидетельствующие об отдаленной гибридизации между *T. europaea* и *T. occidentalis*. Изложение результатов по роду *Talpa* завершается утверждением о том, что по данным митохондриального и ядерных генов нецелесообразно выделять сибирского крота в отдельный род или подрод. Сходные пункты анализа видов рода *Mogera* показали, что топология ядерного и митохондриального гена совпадают; выявляется не менее 6 основных групп, которые соответствуют принятым видам или подвидам. Автор обосновывает видовой статус *M. latouchei*; ограничения методов не позволили однозначно идентифицировать несколько экземпляров из ЗИН РАН, которые считались ранее континентальной формой *M. wogura*, но с другой стороны, на имеющемся материале с территории России, Китая и Ю. Кореи было показано обитание здесь формы, которая четко отделяется от островной *M. wogura* s. str. Морфометрический анализ показал широкие пределы изменчивости *M. robusta*, некоторое отличие формы "coreana", и отличия экземпляров *M. wogura* s. str. Род *Euroscaptor* парафилетичен, поскольку один из его видов — *E. mizura*, занял базальное положение относительно всех восточноазиатских кротов, остальные виды *Euroscaptor* разделяются видами *Scaptochirus moschatus* и *Parascaptor leucura*. Сравнение результатов филогенетического анализа по разным генам и видового дерева показал, что род подразделяется на две основные сестринские клады. Морфологический анализ выявил некоторые географические различия внутри *E. parvidens*, особи *E. longirostris* из провинции Сычуань заняли обособленное положение относительно других видов. Кроме того, автор уточняет некоторые морфологические данные по опубликованным ранее материалам по *E. longirostris* из Китая; дает описание отличий двух видов *E. parvidens*; дает описание двух форм *Euroscaptor* sp. 1 и *Euroscaptor* sp. 2. Анализ криптического разнообразия кротов Юго-Восточной Азии позволил диссертанту выдвинуть обоснованное предложение о выделении *E. mizura* в отдельный род; обнаруженные две монофилитические группы — "западная" и "восточная", также предполагается обособить в отдельные рода.

Пятый раздел диссертации ("Обсуждение", с. 173–186) включает обсуждение и сопоставление филогенетических гипотез, полученных на основании молекулярно-генетических и морфологических данных для трибы *Talpini*. Автор приходит к заключению, что морфологические данные по большей части не соответствуют генетическим, и связано это, скорее всего с ограниченностью морфологических методов, а также с пластичностью морфологических признаков. Далее сравниваются уровни генетической изменчивости в

политипических родах трибы; автор связывает относительные различия в показателях между родами с особенностями экологии видов. В целом же показано, что кроты отличаются высокими значениями межвидовых дистанций (5–17%) в отличие от других групп насекомоядных, а также грызунов, ведущих подземный образ жизни. Далее обсуждается связь между биологией, филогеографией и криптическим разнообразием кротов. Здесь диссертант определяет те факторы, которые могли привести к повышению криптического разнообразия в тех или иных регионах. К таким факторам относятся территориальность, низкая миграционная активность, стенопопность. Последующие подразделы рассматривают проблемы распознавания видовых границ, предполагаемый исторический сценарий радиации родов трибы. В заключении раздела автор дает таксономическую интерпретацию генетического разнообразия кротов трибы *Talpini*. Всего предполагается выделять 7 родов, которые объединяют 34 вида.

В завершении основной части диссертации Е.Д. Землемерова формулирует 6 выводов. 4 работы диссертанта, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК, а также 6 тезисов в материалах конференций, отражают ее основные результаты.

По содержанию диссертации и автореферата имеется два общих замечания и несколько частных.

Первое замечание касается пропорциональности в подаче материалов по молекулярно-генетическому и морфологическому подходам. Безусловно, что представленная диссертация основана на использовании именно молекулярно-генетических подходов, и автор во всех разделах своей работы показал хорошее владение ими, но, кроме этого в работе также содержится и морфологический анализ. Несмотря на то, что идет постоянное обращение к морфологическим работам, на наш взгляд, собственные исследования автора проведены не достаточно подробно. В частности это видно из текста подраздела 3.5. "Морфологический анализ данных" (с. 84–85): Весь подраздел уместился на 1 странице текста и содержит 4 абзаца: информация об объемах выборок; список краниологических промеров; информация о методах статистического анализа; информация об объединении выборок по кавказскому кроту. Автор пишет (с. 84): "Морфологический анализ был проведен для ряда проблемных таксонов из родов...", и далее идет указание на общее количество проанализированных экземпляров для рода, и перечисление "проблемных таксонов". Не ясно, почему автор выбрал именно эти таксоны "проблемными" и проводит только по ним морфометрический анализ; а кроме того, из таблиц ЗП–5П приложения невозможно понять географические привязки или

видовое определение использованных экземпляров. Совершенно невозможно понять из текста, почему были объединены выборки по кавказскому кроту. Какие основания, кроме географического расстояния были для объединения? При наличии краниометрических данные по этим точкам проводилось ли тестирование однородности выборок статистическими методами? Какими методами тестировали? Зачем нужно было объединять выборки для метода главных компонент (РСА), когда там не используется априорная классификация? Нельзя ли было обосновать объединение каких-либо выборок в группы по результатам РСА, и далее использовать эти объединения для классификации в дискриминантном анализе? Важным вопросом здесь является наличие в морфологическом анализе экземпляров, для которых имеются молекулярно-генетические данные. В морфологической части диссертации нет прямых указаний на наличие ваучерных экземпляров. В таблицах 4–7, где сведена информация по локалитетам и молекулярно-генетическим данным, помечен каждый экземпляр, который был проанализирован морфологически. Но в таблицах 3П–5П морфологического приложения нет пометок о молекулярном анализе, как нет отсылки на таблицы 4–7. В результат морфометрического анализа также отсутствует информация о ваучерных экземплярах (см. рис. 37, 38, 43, 53). Здесь важно отметить, что речь не идет о том, что в тексте диссертации нет нужной информации — она присутствует, и автор, безусловно, знает точно какие экземпляры где использованы; речь о том, что автор не задался целью подробно и по всем правилам интерпретировать собственные морфометрические результаты, хотя декларировал это.

Небольшое частное замечание касается отношения автора к проблеме влияния на морфометрические результаты проявления полового диморфизма. В разделе IV "Результаты" в двух случаях упоминается наличие полового диморфизма у могов (с. 120) и у восточно-азиатских кротов (с. 140). Автор пишет (с. 120): "Самцы и самки были проанализированы вместе, т.к. существуют указания на незначительный половой диморфизм [...], кроме того, для некоторых [...] пол был не определен.". Как автор, без указания полового соотношения в анализируемых выборках, сможет убедить нас в том, что морфометрические различия, обсуждаемые в соответствующих разделах, хотя бы частично не связаны с тем, что в одной выборке больше самцов, а в другой выборке — самок? Почему автор не обсудил это в "материалах"?

Второе общее замечание касается некоторых выводов диссертации. Все выводы сформулированы строго исходя из результатов исследования и интерпретаций автора всего

многообразие информации по исследуемой группе, включающей и морфологические и генетические гипотезы. Обращают на себя внимание выводы 2, 3 и некоторые пункты вывода 6. Противоречие, которое на наш взгляд просматривается здесь, имеет глубокие корни, и связано оно с фундаментальной проблемой интерпретации данных, полученных разными методами и на разных типах данных. С одной стороны, в выводах 2 и 3 автор заключает, что существующее криптическое разнообразие в исследуемой группе может быть выявлено только молекулярно-генетическими методами, и в силу ряда причин не может быть выявлено морфологически. Учитывая подробное обсуждение автором причин наличия криптического разнообразия, не выявляемого ранее морфологическими систематиками (см. подразделы 5.1., 5.3.–5.5.), можно согласиться с этими аргументами и признать наличие криптических видов кротов, даже на том основании, что в будущем пристальное внимание к этим формам позволит обнаружить морфологические дефиниции, примеров тому много в других группах. Но существует другая сторона, когда молекулярно-генетические данные заставляют нас выбирать между "хорошими" морфологическими различиями и "плохими" генетическими дистанциями. Вывод 6f заключает нецелесообразность выделения для сибирского крота отдельного рода или подрода. При этом в тексте диссертации в качестве специфических морфологических различий указывается только строение клыка, хотя С.У. Строганов подробно описывает весь набор признаков, которые позволили ему говорить об отдельном роде, и который включает кроме одонтологических, еще и качественные признаки черепа, слуховых косточек, строение таза; Б.С. Юдин добавил к этому признаки генеративной системы самцов. Мы не согласны с формулировкой вывода 6f и обращаем автору вопрос в связи с этим — есть ли какие-то объяснения несоответствию данных по сибирскому кроту в свете рассуждений о проблеме распознавания видовых границ у кротов и о высокой специализации видов к подземному образу жизни? Здесь также следует сказать, что в результате проделанной работы Е.Д. Землемерова, благодаря личному вкладу и помощи руководителя, смогла объединить большое количество таксонов, создав определенное пространство, где современными методами получены масштабы различий, но в котором есть неясные места, приближение к разрешению которых может дать теоретический толчок в понимании путей эволюции группы. Исходя из полученных результатов и наличия такого пространства есть ли у автора идеи, реализация которых помогла бы найти консенсус между "хорошей морфологией" и "слабыми генетическими дистанциями"?

В целом диссертация Е.Д. Землемеровой оценивается положительно. Обсуждаемые выше замечания носят дискуссионный характер, и не снижают значимости проделанной работы для понимания эволюции исследованной трибы Talpini, а также в целом для разработки вопросов эволюционной теории.

Структура и содержание автореферата соответствуют структуре и содержанию текста диссертации и позволяют составить ясное представление о проделанной Е.Д. Землемеровой работе.

Работа несомненно имеет научно-теоретическое и практическое значение; она представляет интерес широкому кругу специалистов — зоологам, палеонтологам, палео- и зоогеографам, специалистам, занимающимся общими вопросами видообразования и эволюции. Ее результаты могут быть использованы в учебном процессе в ВУЗах при чтении курсов по общей зоологии, зоологии позвоночных, териологии.

Диссертационная работа Елены Дмитриевны Землемеровой "Молекулярная филогения и филогеография кротов трибы Talpini (Mammalia: Talpidae)" соответствует требованиям "Положение о порядке присуждения ученых степеней" ВАК РФ в отношении кандидатских диссертаций, а ее автор заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 — зоология.

Отзыв рассмотрен и одобрен на заседании лаборатории териологии ЗИН РАН (протокол №1 от 14 января 2016 г.).

Старший научный сотрудник лаборатории
териологии Зоологического института РАН
к.б.н. Л.Л. Войта
Тел.: (812) 328-03-11; E-mail: leonid.voyta@zin.ru

Заведующий лабораторией
Зоологического института РАН
д.б.н. А.О. Аверьянов
Тел.: (812) 328-03-11;
E-mail: alexander.averianov@zin.ru

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт
Российской академии наук (ЗИН РАН)
Адрес: 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб. д.1
Тел.: (812) 328-03-11; E-mail: admin@zin.ru



Публикации от ведущего учреждения Зоологического института РАН, 2011 – 2015 гг.

Аверьянов, А.О., Лопатин, А.В. 2011. Филогения триконодентов и симметродонтов и происхождение современных млекопитающих. *Доклады Академии Наук* **436**(2): 276-279.

Kurochkin, E.N., Zelenkov, N.V., Averianov, A.O. and Leshchinskiy, S.V. 2011. A new taxon of birds (Aves) from the Early Cretaceous of Western Siberia, Russia. *Journal of Systematic Palaeontology* **9**(1): 109-117.

Mkhitarian, T.G. and Averianov, A.O. 2011. New material and phylogenetic position of *Aidachar paludalis* Nesov, 1981 (Actinopterygii, Ichthyodectiformes) from the Late Cretaceous of Uzbekistan. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* **315**(2): 181-192.

Archibald, J.D. and Averianov, A.O. 2012. Phylogenetic analysis, taxonomic revision, and dental ontogeny of the Cretaceous Zhelestidae (Mammalia: Eutheria). *Zoological Journal of the Linnean Society* **164**(2): 361-426.

Averianov A.O., Martin T., Lopatin A.V. 2013. A new phylogeny for basal Trechnotheria and Cladotheria and affinities of South American endemic Late Cretaceous mammals. *Naturwissenschaften*. **100**(4): 311-326.

Аверьянов А.О., Лопатин А.В. 2014. Макросистематика плацентарных млекопитающих: современное состояние проблемы. *Зоологический журнал*. **93**(7): 798-813.

Averianov A.O. 2014. Review of taxonomy, geographic distribution, and paleoenvironments of Azhdarchidae (Pterosauria). *ZooKeys*. **432**: 1-107. DOI: 10.3897/zookeys.432.7913

Averianov A.O., Archibald J.D., Dyke G.J. 2014. A new eutherian mammal from the Late Cretaceous of Kazakhstan. *Acta Palaeontologica Polonica*. **59**(3): 537-542. DOI: 10.4202/app.2011.0143

Averianov A.O., Archibald J.D., Skutschas P.P., Dyke G.J. 2014. New mammal remains from the Late Cretaceous Bostobe Formation (Northeast Aral Sea Region, Kazakhstan). *Palaeoworld*. **23**: 314-320. DOI: 10.1016/j.palwor.2014.10.009

Averianov A.O., Martin T., Lopatin A.V., Krasnolutskii S.A. 2015. Stem therian mammal *Amphibetulimus* from the Middle Jurassic of Siberia. *Paläontologische Zeitschrift*. **89**(2): 197-206. DOI: 10.1007/s12542-013-0217-x

Averianov A.O., Lopatin A.V. 2015. Mammal remains from the Lower Cretaceous Bol'shoi Terekhtyul' locality in West Siberia, Russia. *Cretaceous Research*. **54**: 145-153. DOI: 10.1016/j.cretres.2014.12.007

Averianov A.O. 2015. Taxonomic revision of tribosphenic mammals from the Lower Cretaceous Antlers Formation of Texas and Oklahoma, USA. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*. **319**(2): 141-181.

Averianov A.O., Archibald J.D. 2015. Evolutionary transition of dental formula in Late Cretaceous eutherian mammals. *Science of Nature*. **102**: 56. DOI: DOI 10.1007/s00114-015-1308-1

Averianov A.O., Martin T. 2015. Ontogeny and taxonomy of *Paurodon valens* (Mammalia, Cladotheria) from the Upper Jurassic Morrison Formation of USA. Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. **319**(3): 326-340.

Старший научный сотрудник лаборатории
териологии Зоологического института РАН
к.б.н. Л.Л. Войта

Тел.: (812) 328-03-11; E-mail: leonid.voyta@zin.ru

Заведующий лабораторией
Зоологического института РАН
д.б.н. А.О. Аверьянов

Тел.: (812) 328-03-11;

E-mail: alexander.averianov@zin.ru

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт
Российской академии наук (ЗИН РАН)

Адрес: 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб. д.1

Тел.: (812) 328-03-11; E-mail: admin@zin.ru

