

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
(ИПЭЭ РАН)

119071, Москва, Ленинский проспект, дом 33
Тел. 8 (495) 633-09-22, 8 (495) 954-28-21, 8 (495) 952-20-88
Факс 8 (495) 954-55-34, e-mail: admin@sevin.ru
www.sevin.ru

08.10.2015 № 12510-2141/652

На № _____

Г _____ Г

Утверждаю _____

Директор ИПЭЭ РАН _____

Чл.-корр. РАН В.В. Рожнов _____



ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ НА ДИССЕРТАЦИЮ
ГУСЬКОВА ВАЛЕНТИНА ЮРЬЕВИЧА
«МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
БУРОГО МЕДВЕДЯ *URSUS ARCTOS* LINNAEUS, 1758
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ»,

представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук
по специальности 03.02.04 – зоология

Актуальность темы диссертации В.Ю. Гуськова не вызывает сомнения, как с точки зрения проблематики, так и объекта исследования. Всестороннее изучение закономерностей формирования внутривидовой структуры, процессов и факторов, обуславливающих возникновение дифференциации между популяциями и формами, имеет прямое отношение к ключевым проблемам современной биологии – механизмам микроэволюции и видообразования. Особенно интересны результаты подобных исследований, полученные для широкоареальных видов, отличающихся высоким морфологическим и экологическим разнообразием, сложной внутривидовой структурой. Именно к таким видам относится бурый медведь *Ursus arctos*. Несмотря на то, что к настоящему времени в мировой и отечественной литературе получен огромный материал по результатам исследований этого крупного хищника, играющего важную роль в функционировании экосистем и хозяйственной деятельности человека, многие аспекты биологии бурого медведя остаются неясными. Так до сих пор остается

во многом неопределенной внутривидовая таксономия *Ursus arctos*. Это с одной стороны обусловлено высокой индивидуальной и популяционной изменчивостью бурого медведя, с другой – недостаточной изученностью видового населения ряда регионов. Дальний Восток России - один из таких регионов. Наряду с морфологической изменчивостью большое значение для уточнения внутривидовой структуры, реконструкции эволюционной истории вида имеют данные о популяционно-генетической структуре вида. Бурый медведь занимает одно из первых мест по количеству публикаций, посвященных изучению генетической изменчивости, филогении и филогеографии. Однако эти исследования охватывает далеко не весь ареал вида. Медведи Дальнего Востока России в этом отношении остаются практически не изученными. Отмечу, что этот регион имеет ключевое значение для формирования современной внутривидовой структуры и разнообразия многих представителей флоры и фауны Евразии, включая бурого медведя. Диссертационная работа В.Ю. Гуськова в значительной степени восполняет недостаток данных по морфологической и генетической изменчивости бурого медведя Дальнего Востока, позволяет расширить знания по характеру изменчивости и филогеографии вида в целом.

Рукопись диссертации, изложенная на 180 страницах, состоит из введения, четырех глав, выводов, списка литературы и приложения. Она включает 20 таблиц и 32 рисунка. Библиографический список включает 224 источника, в том числе 145 на иностранных языках.

Основные результаты диссертации представлены в семи научных публикациях, из них две в журналах, рекомендованных ВАК, а также доложены на нескольких всероссийских научных конференциях и на международном симпозиуме.

Во Введении изложена актуальность темы диссертации, четко сформулированы цель и задачи исследования, даны основные положения о научной новизне, теоретическом и практическом значении полученных результатов.

Глава 1, посвященная обзору литературы, состоит из восьми разделов. В первом рассматриваются различные стороны биологии, систематики и происхождения бурого медведя. Далее приводится краткий обзор публикаций по морфологической изменчивости бурого медведя. К сожалению, в данном разделе автор ограничился только источниками, описывающими подвиды Дальнего Востока. Возможно, стоило бы также дать краткий обзор морфологических исследований бурого медведя в целом, тем более, что именно так и назван этот раздел. Существенно более подробный обзор сделан по молекулярно-генетическим исследованиям *Ursus arctos*. В данную главу также

входит раздел о способах определения возраста животных, в том числе бурого медведя. Далее приводится подробное описание палеогеографической характеристики региона исследований, что чрезвычайно важно для обсуждения полученных автором результатов. Три последних раздела посвящены литературе по филогеографии и филогении, молекулярным маркерам и методам построения филогенетических реконструкций.

Отмечу, что в этой главе автор четко вычленяет до сих пор нерешенные вопросы, связанные с темой диссертации. Обзор литературы в целом отражает достаточно хорошее знакомство В.Ю. Гуськова с литературой по теме диссертации.

В главе 2 приводится описание материалов и методов. В целом данная глава отражает большую работу, выполненную автором для решения поставленных задач. Для морфологического анализа В.Ю. Гуськов обработал достаточно большую выборку черепов (282 экз.) из коллекций четырех зоологических музеев, Биолого-почвенного института ДВО РАН, а также частных лиц. Методика определения возраста бурого медведя в данной главе изложена слишком кратко, используемые для определения возраста краниологические характеристики перечислены в общих чертах, а полное описание перенесено в главу результатов. Возможно, в данном случае на рисунке 2.3. (с. 49) стоило бы отметить какие из 65 приведенных характеристик использованы автором непосредственно в работе.

Описание материала (59 образцов) и методов молекулярно-генетического анализа в целом выполнено подробно и четко. Хотелось бы отдельно отметить высокое качество статистической обработки данных морфологического и молекулярно-генетического анализа.

В главе 3 дается описание полученных результатов. Глава состоит из трех больших разделов. В первом представлены результаты определения возраста бурого медведя по промерам и характеристикам черепа. Раздел заслуживает высокой оценки, поскольку автором сделана достаточно успешная попытка разработки универсальной схемы, позволяющей по комплексу краниологических признаков определить возраст медведя, не нанося урона коллекционному материалу. Для разработки определительной таблицы (табл.3.1.) В.Ю. Гуськов суммировал данные о возрастных изменениях характеристик черепа, полученные разными авторами. Профессионализм автора проявляется не только в творческом подходе при разработке данной схемы, но и в том, что он отмечает необходимость совершенствования и развития данного подхода, возможного при увеличении исследованной выборки.

Во втором разделе главы приводятся данные морфологического анализа черепов

медведей. Весьма логично, что для морфометрического анализа автор выбрал только черепа медведей старше 6 лет, используя для этого оригинальную схему определения возраста. Заслуживает также высокой оценки и то, что В.Ю. Гуськов показал возможность использования в анализе поврежденных черепов, что существенно расширило объем выборки (82 самца и 28 самок). В результате проведения морфологического анализа черепов бурого медведя отдельно для самцов и самок на азиатской части ареала В.Ю. Гуськову удалось выявить два морфологических кластера, отличающихся по размерным характеристикам. Автор показал, что к кластеру с более крупными черепами преимущественно относятся медведи Приморского края, Камчатки, Сахалина и Чукотки, с меньшими значениями промеров - в основном медведи из Западной Сибири, Магаданской области, Республики Саха (Якутии). Интересно, что примерно одинаковая представленность обоих кластеров среди черепов с левобережья Амура позволила автору предположить наличие в этой области зоны перекрывания морфологически отличающихся популяций. Заслуживает внимания и анализ морфологических данных, проведенных с точки зрения подвидового деления медведей исследованного региона. В целом, несмотря на ограниченность исследованной выборки черепов, данные, полученные В.Ю. Гуськовым, могут служить аргументами в пользу объединения двух подвидов: *U. a. arctos* и *U. a. jenseiensis*. Это направление весьма перспективно.

Большой интерес представляет раздел о результатах молекулярно-генетических исследований. На основании впервые полученных 56 полных нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* мтДНК (1140 п.н.) бурого медведя Дальнего Востока, а также фрагмента этого гена для одного образца с о. Шикотан (657 пн), описано 15 гаплотипов, дана оценка нуклеотидного и гаплотипического разнообразия. Анализ филогенетического дерева и медианной сети гаплотипов, показал, что полученные В.Ю. Гуськовым гаплотипы мтДНК четко разделяются на две подгруппы, относящиеся к двум разным мировымкладам (3а и 3b), ранее описанным для бурого медведя. Этот результат имеет существенное значение для установления более полной филогеографической структуры бурого медведя Евразии и истории ее формирования. Очень интересны данные об аминокислотном составе белка цитохрома *b*, полученные автором диссертации, оригинальная оценка древности отдельных замен. Они могут быть использованы для выявления наиболее древних генеалогических линий бурого медведя. Хорошее впечатление производят выводы о демографических процессах в популяциях бурого медведя, сделанные на основании анализа данных по соотношению нуклеотидного и гаплотипического разнообразия, показателям нейтральности и

паттерна распределения частот попарных различий между гаплотипами. Дополнительные данные, основанные на анализе изменчивости последовательностей контрольного региона (D-петли) митохондриальной ДНК, несмотря на то, что были получены только для 10 образцов, подтвердили общий вывод, сформулированный по данным для гена цитохрома *b*. Отмечу вдумчивое и корректное использование данных других авторов, депонированных в международную базу Генбанк.

Глава 4 посвящена обсуждению полученных результатов. При обсуждении В.Ю. Гуськов широко использует литературные данные. В целом эта глава в значительной степени отражает не только эрудицию, но и профессиональную зрелость автора.

Ряд гипотез, выдвинутых автором в главе результаты, находят обоснование в главе обсуждение. Все высказанные автором гипотезы и построенные схемы расселения бурых медведей по ареалу, преимущественно востоку Евразии, не голословны. Они подтверждаются большим количеством данных, оригинальных и взятых из разных литературных источников. Например, высокая неоднородность черепов медведей левобережья р. Амур, позволившая В.Ю. Гуськову предположить там существование зоны перехода между подвидами бурого медведя (*U.a.arctos*, *U.a.jeniseensis* и *U.a.lasiotus*), подтверждается тем, что в этой зоне рядом авторов были отмечены стыки различных фаун. Большой интерес представляют результаты сравнения впервые описанных В.Ю. Гуськовым для Российского Дальнего Востока гаплотипов гена цитохрома *b* мтДНК, относящихся к мировой кладе 3b, с данными для медведей о. Хоккайдо, а также представленные автором доказательства в пользу их эволюционной древности по сравнению с более распространенными на современном ареале вида гаплотипами клады 3a. Вполне обоснованными представляются предложенные автором схемы истории расселения бурых медведей, основанные на данных о распространении по ареалу гаплотипов, относящихся к различным кладам. Высокой оценки заслуживает и то, что при обсуждении существования позднеплейстоценового рефугиума на юге Дальнего Востока, В.Ю. Гуськов кроме данных, полученных по бурому медведю, привлекает к обсуждению большой массив данных по другим видам животных, птиц и растений, а также по палеогеографии. В главе «Обсуждение» автор также останавливается на чрезвычайно сложном вопросе сопоставления между собой краниометрических и молекулярно-генетических данных, делает попытку объяснить отсутствие корреляции между ними как с точки зрения небольшого объема выборки, несовпадения экземпляров, исследованных морфологически и генетически, так и с точки зрения адаптивных различий ядерного и митохондриального геномов.

В целом обсуждение полученных результатов проведено на высоком уровне и заслуживает самой высокой оценки.

В приложении приводятся таблицы с подробным описанием присхождения черепов, использованных для морфологических исследований, а также данные промеров каждого экземпляра. Для специалистов эти данные представляют большую ценность.

Диссертационная работа В.Ю. Гуськова характеризуется высокой степенью научной новизны. Впервые для южной части Дальнего Востока получены данные промеров черепов бурого медведя. Разработана оригинальная схема определения возрастной группы медведя по краниометрическим характеристикам. Для медведей восточной части Евразии выявлены два морфологически различающихся кластера. Впервые для бурого медведя, обитающего на юге Дальнего Востока, получены нуклеотидные последовательности гена цитохрома *b* и контрольного региона мтДНК, описаны аминокислотные последовательности белка цитохрома *b*, дана оценка генетического разнообразия. Впервые для этого региона проанализировано соответствие между подвидовой принадлежностью с одной стороны и морфологическими и молекулярно-генетическими характеристиками с другой.

Результаты работы В.Ю. Гуськова безусловно имеют как теоретическое, так и практическое значение. Данные морфологического анализа приводят к выводу о возможности пересмотра существующей на настоящий момент подвидовой структуры бурых медведей Евразии. Результаты молекулярно-генетического анализа уточняют и дополняют филогеографическую структуру бурого медведя Евразии, дают основу для нового взгляда на историю расселения бурого медведя Дальнего Востока. В свете полученных данных новое обоснование и детализацию получила гипотеза о распространении бурого медведя в восточной Палеарктике.

Разработка схемы определения возраста бурого медведя по краниологическим признакам может быть использована при работе с музейными образцами вида из разных популяций. При этом достигается некоторая унификация деления черепов на возрастные группы. Результаты диссертационной работы могут быть включены в лекционные и практические курсы, а также в методические пособия для студентов биологических факультетов различных ВУЗов.

В целом диссертационная работа В.Ю. Гуськова производит очень хорошее впечатление. Диссертация написана хорошим литературным языком. Рукопись содержит мало опечаток. Отлично иллюстрирована.

Выводы следуют из полученных результатов и соответствуют поставленным задачам. Автореферат полно отражает содержание диссертации. Основные результаты диссертации опубликованы в научной печати.

Отдельно отмечу перспективность продолжения данных исследований.

При общей положительной оценке диссертации, помимо замечаний, уже сделанных по ходу обсуждения рукописи, останавлиюсь еще на нескольких:

1. При описании результатов морфологического анализа автор пишет про индексы, использованные при анализе (с.80). В главе «Материалы и методы» информация об использованных индексах отсутствует.
2. Таблицу 2.3. (с. 59), включающую стандартное описание приготовления основных растворов и буферов, можно было бы поместить в Приложение.
3. Хотелось бы уточнить – была ли проведена какая-нибудь проверка точности результатов выделения возрастных групп медведей, полученных на основании применения разработанной автором схемы, с помощью других методов (анализ спила зубов) или других данных (этикетки зоологических музеев и т.п.)?
4. В тексте встречаются не очень удачные выражения. Например, не совсем понятно, что автор подразумевает под термином «информативные сайты»? Парсимониально-информативные замены (сайты)? Без этого уточнения довольно странно звучит: «В выборках из Хабаровского края, Магаданской и Костромской областей информативные сайты отсутствовали вовсе» (с.93). Во всех этих выборках, несмотря на малое число образцов (7, 2 и 2), автор описал 3, 2 и 2 гаплотипа. Новая замена – новый гаплотип. Разве это не информативно?
5. В таблицах с описанием гаплотипов мтДНК (3.13. и 3.16.) следовало бы вставить столбец с номерами их регистрации в Генбанке.

Следует отметить, что перечисленные замечания не являются принципиальными и не влияют на общее положительное впечатление о работе В. Ю. Гуськова, как об интересном, профессионально выполненном самостоятельном научном исследовании.

Диссертация В.Ю. Гуськова ««МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БУРОГО МЕДВЕДЯ *URSUS ARCTOS* LINNAEUS, 1758 ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ», является самостоятельным научным исследованием. По актуальности, научной новизне, теоретическому и практическому значению работа полностью соответствует требованиям Положения о порядке присуждения ученых степеней постановления правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 г., изложенным в пунктах 9 – 14, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата наук, а ее автор, Валентин Юрьевич Гуськов, безусловно, заслуживает присуждения искомой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология.

Отзыв заслушан и единогласно одобрен на совместном коллоквиуме Кабинета методов молекулярной диагностики и лаборатории Исторической экологии ИПЭЭ РАН (коллоквиум № 5 от 8 октября 2015 г.).

Главный научный сотрудник,
Руководитель Кабинета методов молекулярной диагностики
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
доктор биологических наук

Холодова Марина Владимировна

mvkholod@mail.ru

Информация об организации

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
(ИПЭЭ РАН)

119071, Москва, Ленинский проспект, дом 33

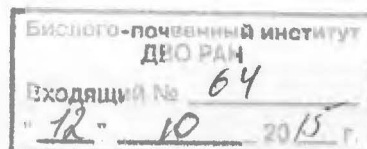
Тел. (495) 633-09-22, (495) 954-28-21, (495) 952-20-88;

Факс (495) 954-55-34

www.sevin.ru



Подпись *Холодова*
Заверяю, зав. канц. ИПЭЭ РАН *Рей*
" 08 " 10 2015 г.



Сведения о сотруднике, составившего отзыв ведущей организации
по диссертационной работе Гуськова Валентина Юрьевича
«МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
БУРОГО МЕДВЕДЯ *URSUS ARCTOS* LINNAEUS, 1758
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ»,
представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук
специальность 03.02.04 – зоология

Фамилия Имя Отчество – Холодова Марина Владимировна

Ученая степень и отрасль науки – доктор биологических наук, 03.02.04 – зоология

Ученое звание - нет

Полное наименование организации,

являющейся местом работы оппонента - **ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И
ЭВОЛЮЦИИ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК (ИПЭЭ РАН)**

Занимаемая должность – главный научный сотрудник, руководитель кабинета методов
молекулярной диагностики.

Почтовый индекс, адрес – 119071, Москва, Ленинский проспект, дом 33

Телефон 8 (495) 952-77-97; Факс 8 (495) 954-55-34, www.sevin.ru

Адрес электронной почты - mvkholod@mail.ru

ПУБЛИКАЦИИ

М. В. Холодова, Н. С. Корыгин, В. Н. Большаков РОЛЬ УРАЛА В ФОРМИРОВАНИИ
ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЕВРОПЕЙСКОГО ПОДВИДА ЛОСЯ (*Alces alces alces*)
//ИЗВЕСТИЯ РАН. СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ, 2014, № 6, с. 597–604.

Плахина Д.А., Звычайная Е.Ю., Холодова М.В., Данилкин А.А. Выявление гибридов
европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*C. pygargus* Pall.) косуль на основе
микросателлитного анализа // Генетика. 2014. Т. 50, № 7. С. 862-867.

В. В. Саломашкина, М. В. Холодова, О. Ю. Тютеньков, Н. С. Москвитина, Н. Г. Ерохин. Новые
данные о филогеографии и генетическом разнообразии бурого медведя *Ursus arctos* linnaeus,
1758 северо_восточной евразии (анализ полиморфизма контрольного региона мтДНК) // *Известия РАН. Сер.Биол.* 2014, № 1, с. 1–10.

М.В. Холодова



Холодовой М.В.
Зав. канц. ИПЭЭ РАН
25 " 06 20 14 г.