

Отзыв официального оппонента на диссертацию

Олега Энгельсовича Костерина

**“ЭВОЛЮЦИЯ И ГЕНОГЕОГРАФИЯ
ДИКОРАСТУЩИХ ФОРМ РОДА ГОРОХ (*PISUM L.*)”**

представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.07 – генетика

Диссертационное исследование Олега Энгельсовича Костерина направлено на изучение эволюции и геногеографии представителей небольшого по объему, но гигантского по практическому значению рода *Pisum*. В генетике вид *Pisum sativum* является одной из основных моделей, и значение этого вида как объекта исследования настолько велико и общеизвестно, что об этом можно не говорить. На этом фоне парадоксальной кажется очень слабая изученность географической генетической изменчивости диких сородичей культурного гороха, а отсутствие адекватной таксономической интерпретации этой изменчивости тормозит генетические работы на всех уровнях (включая например, селекцию устойчивых форм гороха), за счет эффекта, который автор диссертации называет “таксономической ловушкой”. Представленное исследование решает эти, а также ряд других проблем, на которых я остановлюсь ниже, и это в значительной степени определяет актуальность и значимость диссертации.

Работа состоит из Введения, Обзора литературы, Главы “Материалы и Методы”, трех глав, посвященных преимущественно изложению собственных данных, их анализу и обсуждению, Заключения, Выводов и Списка литературы. Общий объем диссертации 324 страницы.

Во Введении обосновывается актуальность работы, анализируется степень разработанности темы диссертации, ставятся цель и задачи исследования; излагаются положения о научной новизне, теоретической и практической значимости диссертации, о методологии исследования и личном вкладе автора; сообщаются положения, выносимые на защиту, и докладывается об апробации полученных результатов.

Глава 1, посвященная обзору литературы, написана очень хорошо. По сути дела это не просто обзор литературных данных по теме диссертации, а самостоятельное научное исследование, основанное на глубоком критическом анализе литературы и всего состоянии дел в области геногеографии, таксономии, биогеографии, филогении, эволюции и генетики репродуктивной изоляции рода *Pisum*. Этот обзор характеризуется полнотой и взвешенностью излагаемой информации, он насыщен оригинальными мыслями, идеями и обобщениями автора. Олег Энгельсович Костерин помимо таланта ученого, несомненно, обладает литературным даром: глава написана ярко образно и читается с большим интересом. Немаловажно, что, несмотря на достаточно большой объем, глава не содержит ничего лишнего и все темы, которые в ней затрагиваются, имеют непосредственное отношение к обсуждаемым ниже оригинальным результатам и их интерпретациям.

Переходя к главе 2 “МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ”, хочу отметить разнообразие освоенных и примененных методов получения данных и их анализа. Здесь и классический генетический анализ, и молекулярная филогенетика, и разнообразные экспериментальные подходы, и полевые исследования, и таксономический анализ, а также методы статистики и филогенетического анализа. Все использованные методические приемы можно охарактеризовать как современные и адекватные. У меня нет принципиальных возражений по методам, кроме небольших замечаний, о которых я скажу позднее.

Главы Третья, Четвертая и Пятая посвящены преимущественно изложению оригинальных данных по геногеографии гороха (глава 3), по реконструкции филогенетических отношений в пределах рода *Pisum* на основании анализа молекулярных маркеров (глава 4) и анализу генетического разнообразия гороха Восточного Средиземноморья с акцентом на экспериментальное изучение репродуктивной совместимости различных форм (глава 5). Эти главы хорошо структурированы, и сложный, объемный и разнообразный оригинальный материал изложен очень четко.

Достаточно объемное заключение выполняет функцию общего обсуждения и подводит итоги исследования. За ним следуют 11 выводов и список литературы.

Оценивая диссертацию в целом, должен сказать, что ее автор, на мой взгляд, решил две крупные проблемы, каждая из которых имеет отношение как к частной генетике гороха, так и более общим вопросам генетики и эволюции.

Во-первых, в работе фактически осуществлен синтез генетики, молекулярной филогенетики и таксономии, приводящий не на словах, а на деле к адекватной интерпретации географической генетической изменчивости, а также к научному пониманию сущности таксономических единиц – не как структур гомогенных изнутри, и четко обособленных от других подобных единиц снаружи, а как динамичных, эволюционирующих систем. Надо сказать, что осуществление подобного синтеза не является легкой задачей. В настоящее время сложилась ситуация, кстати, не уникальная для гороха или бобовых растений, а характерная для всех организмов вообще, когда генетики не знают систематики, а систематики не знают генетики. Причем как те, так и другие склонны впадать в крайность в ситуациях, когда необходимо взаимодействие для решения общей проблемы понимания таксономической структуры. Часто они действуют по принципу “все или ничего”: или отторгают полностью достижения другой дисциплины, или наоборот воспринимают их некритично, как некоторый абсолют, который принимается на веру без критического переосмысления. Поскольку виды и внутривидовые подразделения являются базовыми единицами, на использовании которых основаны достижения всех биологических дисциплин, то расплывчатость в их понимании ведет к ошибкам и неопределенностям в теоретических обобщениях. Поэтому данный аспект работы О.Э. Костерина имеет серьезное общебиологическое и методологическое значение.

Во-вторых, проблемы геногеографии разработаны не просто на основании формального нанесения молекулярной филогенетической реконструкции на географическую карту (что, конечно же, тоже есть), но ещё и на неформальном сравнительном изучении самих молекулярных признаков и прослеживании эволюционной судьбы конкретных молекулярных структур. Такой подход позволяет избежать главной проблемы традиционного молекулярного филогенетического анализа, когда сами исходные данные остаются фактически за чертой осмысленного анализа, а логика перехода от признаков к эволюционным

сценариям и гипотезам остается неясной. В результате применения такого подхода возникают важные обобщения, касающиеся вопросов возникновения посевного гороха, дивергенции на эволюционные линии, расселения по территории Средиземноморья и доместикации.

Мне кажется удачным, что диссертант выбрал именно эти два аспекта в качестве основных для своего исследования. Казалось бы, можно было бы сконцентрироваться на глубоком генетическом изучении какой-либо линии гороха, получить нуклеотидные последовательности для большого числа генов, может быть, даже сделать анализ полного генома. Но все это имело бы лишь временное значение, поскольку широкомасштабное получение мультигенных и полногеномных данных уже на подходе. Концентрация на двух выбранных аспектах позволила сделать крайне оригинальное исследование, имеющее общебиологическое значение и закладывающее основу для дальнейшего долгосрочного изучения генетики и эволюция гороха.

Этим не исчерпываются достижения диссертанта. В полной мере они изложены в выводах, которые вполне обоснованы. Но мне кажется, что сказанного уже достаточно, чтобы показать тот факт, что диссертация вносит существенный вклад в генетику и эволюционную биологию.

Переходя к замечаниям, хочу сказать, что они носят частный, преимущественно методический характер, и несколько не влияют на общую, безусловно, положительную оценку диссертации.

1. В работе используется не так много филогенетических маркеров, и это объяснимо: такие маркеры вообще нелегко находить для выявления эволюционных отношений на уровне, близким к видовому, то есть для близких видов и/или внутривидовых форм (и замечательно, что такие маркеры, в том числе абсолютно новые были найдены в диссертации). Дело в том, что эволюционно нейтральные маркеры на этом уровне эволюционной дивергенции, как правило, слабо дифференцированы, а эволюционно значимых маркеров по определению немного, и к тому же они могут давать искаженную картину филогенеза. Собственно говоря, в диссертации обсуждается значимость маркеров (признаков), в том числе адаптивных и нейтральных, и говорится об их разном значении для

филогенетики. И тут, мне кажется, следовало бы упомянуть одно более общее обстоятельство: ни один маркер, даже нейтральный, не может дать абсолютно надежную картину филогении той или иной группы организмов. И высокие значения бутстреп-поддержки говорят о соответствии полученных данных тем моделям нуклеотидных замен, которые были выбраны, а не о правильности эволюционных гипотез. К тому же, каждый из маркеров имеет свою индивидуальную эволюционную судьбу, и только совокупность многих маркеров приближает нас к действительности. Поэтому мне кажется, что в диссертации следовало бы обсудить проблемы получения эволюционных выводов, основанных на единичных или немногочисленных маркерах. Отсутствие такого обсуждения, строго говоря, не снижает значимость исследований, выполненных на отдельных немногих маркерах, особенно если это сделано так тщательно как у О.Э.Костерина. Но все же мы должны осознавать и контролировать степень правдоподобия наших интерпретаций и эволюционных гипотез и подчеркивать их вероятностный характер.

2. Нет последовательности (консистентности) в использовании методов филогенетического анализа. Используются четыре метода – ближайшего соседа, парсимонии, максимального правдоподобия и Байеса. В разных конкретных случаях они используются или по отдельности, или в разных комбинациях. При этом выбор того или иного метода или комбинации методов не объясняется. Каждый метод имеет свои особенности – достоинства и недостатки – и было бы понятно, если бы они использовались всегда все четыре, или всегда в одной и той же комбинации. Но когда эта комбинация меняется, то хочется понять, почему.

3. Не объясняется выбор моделей нуклеотидных замен при построении филогенетических деревьев, и в разделе МЕТОДЫ нет ссылки на алгоритмы и программы для выбора оптимальных моделей. Хотя указано в некоторых случаях, что использовались разные модели нуклеотидных замен, их выбор не объясняется. Так, например, говорится, что модель Джукса-Кантора применялась при использовании метода ближайших соседей, модель Тамура-Наи - при использовании метода максимального правдоподобия и модель НКУ - при использовании метода Байеса. В итоге создается ложное ощущение, что модель

нуклеотидных замен привязана к методу филогенетической реконструкции, а не к конкретной матрице данных

4. На мой взгляд, неоправданным и несколько излишним выглядит частое использование метода ближайшего соседа (например, стр.209), поскольку ограниченная применимость этого быстрого (с точки скорости построения дерева), но не вполне состоятельного (с точки зрения поиска филогенетического сигнала) подхода давно известна.

5. При использовании Байесовского филогенетического анализа говорится о подразделении кодона на две части (позиции 1-2 и 3), что предполагает, что позиции 1+2 (медленно эволюционирующие) и позиция 3 (быстро эволюционирующая) анализировались по-разному, например, с использованием разных моделей нуклеотидных замен. Однако, в чем состоит эта разница, не говорится (модель указана одна – НКУ).

Переходя к более формальной оценке работы – оценке с позиций критериев ВАКа, могу сказать, что в работе есть все признаки настоящей докторской диссертации: во-первых, изучается принципиально важная научная проблема, во-вторых, проблема изучается в целом, со всех сторон (а не ее отдельные аспекты), в-третьих, результатом изучения является получение нового знания о явлениях природы (а не просто новых частных фактов), в-четвертых, анализ этого нового знания позволяет серьезно модифицировать имевшиеся ранее научные теории.

По теме диссертации опубликовано 19 статей в журналах из баз данных WEB of Science или Scopus. Каждая из них – это серьезное законченное научное исследование, а не частное сообщение, или фрагмент исследования. К тому же все работы опубликованы в авторитетных научных журналах, и в каждой из них принципиальный вклад автора несомненен.

Считаю, что диссертационная работа О.Э.Костерина “Эволюция и геногеография дикорастущих форм рода Горох (*Pisum* L.)” является законченной научно-квалификационной работой, содержащей новое решение актуальной научной задачи, заключающееся в разработке проблем, связанных с изучением геногеографии, таксономии, филогеографии, филогении, эволюции и генетики репродуктивной изоляции представителей рода *Pisum* (специальность

03.02.07 – генетика). Работа характеризуется высокой степенью новизны и достоверности полученных данных, обоснованностью научных положений и выводов.

Эта работа по актуальности, объему полученной информации, новизне данных, широте и значимости сделанных научных обобщений, а также по формальным критериям полностью соответствует требованиям, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук «Положением о присуждении ученых степеней», утвержденным постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842, а ее автор Олег Энгельсович Костерин, несомненно, заслуживает присуждения искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.07 – генетика.

Главный научный сотрудник

федерального государственного бюджетного учреждения науки

Зоологический институт Российской академии наук

(199034 г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1,

E-mail: lukhtanov@mail.ru),

Телефон +7-960-2758672

доктор биологических наук


5 октября 2017

Лухтанов Владимир Александрович



Подпись руки

А. Лухтанова

удостоверяется

Ученый секретарь 