

Отзыв официального оппонента

на диссертацию Севастьянова Никиты Сергеевича «Эволюция брачных сигналов и видообразование саранчевых подсемейства *Gomphocerinae* (Orthoptera, Acrididae)», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.8. – Математическая биология, биоинформатика.

Актуальность темы исследования

Изоляция является неперенным атрибутом эволюционной дивергенции видов. На ранних этапах большинство дивергирующих популяций сохраняют контакты, что приводит к размыванию адаптаций к новым специфическим для данных популяций условиям. Поэтому анализ механизмов распознавания степени родства между партнерами и формирования презиготических изолирующих барьеров между представителями дивергирующих популяций и видов является одной из важнейших задач эволюционной биологии. Работа Никиты Сергеевича Севастьянова посвящена исследованию разнообразия и эволюции брачного поведения видов саранчевых из подсемейства Гомфоцерин (*Gomphocerinae*). Представители данного подсемейства имеют чрезвычайно разнообразную акустическую коммуникацию, которая в сочетании с визуальными маркерами (взмахами ног, крыльев, шевелением усиков) создает уникальные для каждого вида картины призывных сигналов и сигналов ухаживания. Сочетание многообразных и сложных форм взаимодействия между брачными партнерами и большого количества видов разной степени родства позволяет провести уникальный анализ эволюции системы коммуникации, определить связь изменения структуры акустического сигнала и сложности набора сигналов с действием полового отбора и отбора по факторам, определяемым акустическим фоном. Вместе с тем эволюционный подход предоставляет возможность выделения гомологичных элементов акустического и визуального сигналов и их сочетаний (паттернов), и определение зависимости сходства признаков от филогенетической близости видов. В случае отсутствия такой связи изменчивость признаков накапливается случайно, независимо и не направленно, формируя «броуновское движение» выражения признаков на ветвях филогенетического дерева.

Степень обоснованности научных положений, выводов и рекомендаций, сформулированных в диссертации, их достоверность и новизна.

Работа Севастьянова Никиты Сергеевича представляет собой последовательный анализ филогенетических отношений в исследуемой группе видов, последующую параметризацию акустических и визуальных сигналов, исполняемых брачными партнерами, и реконструкцию эволюционных изменений призывных сигналов и сигналов ухаживания в эволюционных линиях саранчевых. Такая реконструкция включает анализ общего

филогенетического паттерна, выявление консервативных и изменчивых элементов, оценку соответствия степени родства и сходства признаков. Цель исследования следует из названия работы – анализ эволюции призывных сигналов и сигналов ухаживания саранчовых подсемейства *Gomphocerinae* и описание возможных механизмов и факторов, определяющих их эволюцию в ходе видообразования. Для достижения поставленной цели Автор решал следующие задачи: оценить филогенетические отношения между исследуемыми видами, разработать методы параметризации акустических сигналов призыва и ухаживания, оценить филогенетический сигнал и реконструировать предковое состояние сигналов, определить механизмы эволюции коммуникации в ходе видообразования. Филогенетический анализ выполнен по 90 видам *Gomphocerinae*, по двум митохондриальным и двум ядерным маркерам, параметризация и реконструкция эволюции призывных сигналов и сигналов ухаживания проведена на акустических и видеозаписях, и небольшой степени по данным по литературным источникам для 85 видам *Gomphocerinae*. Все анализы проведены с требуемым количеством повторностей, все выводы Автора подтверждены статистически. Используемые методы анализа полученного материала, как молекулярно-биологические, так и статистические, необходимы и достаточны для обоснования сделанных выводов.

Научная новизна результатов исследования. Никита Сергеевич получил наиболее полную филогенетическую реконструкцию подсемейства *Gomphocerinae* и на ее основе представил схему эволюции структуры призывных сигналов и сигналов ухаживания, показал взаимосвязь паттернов этих элементов брачного поведения, эволюцию разных уровней иерархической организации призывных сигналов под действием различных факторов эволюции. Работа Никиты Сергеевича впервые позволяет увидеть механизм поддержания баланса между действием факторов среды – акустического фона, и внутренних факторов – полового отбора. Структура верхнего уровня – так называемые «фразы», определены существенными изменениями условий обитания, приводящими к изменению стратегии поиска партнера. Качественные характеристики сигналов среднего уровня организации – «серии», меняются под действием полового отбора, а количественные – подвержены влиянию фактора акустических ниш и меняются хаотично. Полученные результаты вносят существенный вклад в понимание механизмов эволюции изолирующих механизмов в ходе видообразования.

Положения, выносимые Автором на защиту, хорошо соответствуют поставленным задачам и сделанным выводам и изложены мною в предыдущем абзаце.

Оценка содержания диссертации

Диссертация занимает 196 страниц и включает 11 таблиц, 35 рисунков и 34 приложения. Список литературы включает 199 источников. Диссертация имеет стандартную

структуру, представленную главами: «Введение», «Обзор литературы», «Материалы и методы исследования», «Результаты и обсуждение» (разделен на 5 глав), «Выводы», «Заключение», «Благодарности», «Список литературы», «Приложения».

«Обзор литературы» представлен на 20-и страницах, восемью разделами. В первых двух разделах Никита Сергеевич последовательно описывает биологию и систематически-значимые морфологические признаки видов подсемейства *Gomphocerinae*, особенности их акустической коммуникации, включая краткую историю исследований строения сигнала, описание принятой терминологии составляющих сигнал компонент и способов его формирования. Третий раздел посвящен проблеме разногласий в представлениях о систематике видов подсемейства *Gomphocerinae* и всего семейства *Acrididae*. Автор отмечает недостатки системы классификации, основанной на морфологических и акустических признаках, и необходимость применения набора молекулярных маркеров, включая как митохондриальные, так и ядерные. В четвертом разделе Никита Сергеевич обсуждает связь акустических сигналов в формировании репродуктивной изоляции, противопоставляя концепции акустических ниш и полового отбора. Пятый раздел посвящен оценке изменчивости акустического сигнала и способам его оценки, параметризации и анализа. В шестом разделе Автор отмечает сложность анализа сигнала ухаживания, являющегося мультимодальным и включающего как акустическую, так и визуальную и «химическую» (обонятельную, осязательную и вкусовую) компоненты. Седьмой раздел посвящен алгоритмам реконструкции предкового состояния сигнала и его отдельных компонент, выявлению филогенетического сигнала, свидетельствующего о неслучайном сходстве сигнала у филогенетически более близких видов. Наконец, в восьмом разделе кратко поднимается вопрос об эволюции поведенческих стимулов как единого целого или как набора независимых составляющих с собственной изменчивостью.

В главе «Материалы и методы исследования» приведена информация о методах регистрации акустических и визуальных сигналов в полевых и лабораторных условиях, приборной базе, используемой в исследованиях, а также используемом программном обеспечении. При описании части работы, посвященной филогенетическим оценкам, Автор представляет метод выделения ДНК, проведения полимеразной цепной реакции, очистки ее продуктов, секвенирования, анализа полученных последовательностей и последующего филогенетического анализа. Полученное филогенетическое построение использовалось как основа для анализа филогенетического паттерна акустических и визуальных сигналов, и выявление сильного или слабого филогенетического сигнала свидетельствовало о направленной эволюции признака (ортогенез или отбор) или напротив, о случайном блуждании признака (броуновская модель эволюции). В заключительном разделе Никита

Сергеевич описывает используемый алгоритм реконструкции предкового состояния признака на внутренних узлах филогенетического дерева и настройки при выборе возможных моделей эволюционных преобразований признаков.

Глава «Результаты и обсуждение» представлена пятью главами, каждая из которых соответствует одной из пяти поставленных задач. Каждая глава включает представление собственных результатов, сопоставление их с известными литературными данными, соответствие или противоречие с общими концепциями и представлениями, и выводы.

В первой главе Автор обсуждает результаты филогенетического анализа, включая моно- пара- и полифилетический статус таксонов, фактически представляя таксономическую ревизию подсемейства *Gomphocerinae*. Во второй главе Севастьянов приводит результаты анализа акустических сигналов, как призывных, так и сигналов ухаживания. Автор предлагает набор терминов для обозначения гомологичных признаков, выявляемых в разных паттернах соответствующих сигналов, приводит правила параметризации этих сигналов и нормирования наборов, полученных данных для приведения к сопоставимому масштабу. Для получения четкой картины формального описания видоспецифических признаков предложен 21 признак призывного сигнала и пять универсальных признаков сигнала ухаживания.

Третья глава посвящена реконструкции эволюции призывных сигналов. Никита Сергеевич оценивает филогенетический сигнал признаков в соответствии с полученной таксономической структурой, выявляет филогенетически информативные, неинформативные и хаотичные признаки, показывает распределение филогенетически информативных признаков на филогенетическом дереве, включая внутренние узлы, и реконструирует эволюцию призывного сигнала. Автор показывает вероятную картину усложнения сигнала в ходе эволюции, удлинение фраз за счет увеличения количества серий в фразе при уменьшении числа самих фраз. Эта картина не является абсолютной, и в ряде случаев наблюдается упрощение паттерна призывного сигнала. Анализируя распределение филогенетически информативных и лабильных признаков в иерархии структуры призывного сигнала, Автор заключает, что верхний уровень, определяющий длительность и качественный состав фраз в сигнале, эволюционирует в ходе би-дирекциональной коммуникации, т.е. под действием полового отбора, или, по крайней мере, при его участии. Количественные признаки серии преимущественно относятся к хаотичным, что указывает на отбор под влиянием внешних изменчивых факторов акустической ниши.

Четвертая глава посвящена анализу эволюционной изменчивости сигналов ухаживания. Как и в предыдущей главе, Автор оценивает филогенетический сигнал и реконструирует предковое состояние признаков, определяющих специфичность сигналов ухаживания. В рамках всего подсемейства все признаки имеют высокую оценку

филогенетического сигнала. Для видов трибы *Stenobothrini* характерен сложный сигнал ухаживания, и параметризация этого сигнала по 11 признакам показала эволюционную лабильность всех признаков. Это интересный результат, поскольку пестрая картина структуры сигналов ухаживания у родственных видов не может быть связана с действием внешних факторов. Сигналы ухаживания находятся преимущественно под действием полового отбора, и сходство этих сигналов у близкородственных видов интуитивно ожидаемо, если предполагать постепенное накопление различий. Полученный Автором результат свидетельствует о преимущественно скальационной природе формирования качественных различий сигналов ухаживания. Никита Сергеевич отмечает, что усложнение сигнала, связанное с количеством элементов, может быстро увеличиваться, тогда как упрощение сигнала происходит редко. Визуальные сигналы демонстрационного поведения появляются после формирования сложного сигнала ухаживания, и быстро эволюционируют. Использование этих признаков в качестве систематически-значимых не оправдано.

В заключительной пятой главе Никита Сергеевич рассматривает эволюционную роль акустической коммуникации. Согласно полученным результатам, акустические сигналы эволюционируют под совместным влиянием разных эволюционных механизмов. Сигналы ухаживания значительно сложнее призывных и реже подвержены упрощению в ходе эволюции. Усложнение сигналов и их скачкообразные изменения происходят под действием полового отбора и непосредственно связаны с формированием прекопулятивных изолирующих барьеров.

Раздел «Заключении» фактически кратко обобщает основные выводы, прозвучавшие в конце каждой главы. Выводы соответствуют поставленным задачам.

Замечания. Принципиальных замечаний нет. Есть неточности, затрудняющие в некоторых случаях понимание приведенного материала. В «Материалах и методах» в разделе 1 «Анализ акустических сигналов» следовало указать количество видов, для которых были проанализированы призывной сигнал и сигнал ухаживания. В конце раздела имеются ссылки на Приложения 1 и 2, с указанием на сведения о локации особей, используемых для записи этих сигналов. Следовало указать «сведения о локации и видовом составе особей...», что снимает вопрос об исследованных видах. В «Материалах и методах» в разделе 3 «Филогенетический анализ» в подразделе приведен перечень используемых праймеров со ссылками. В диссертациях все-таки принято приводить последовательности используемых праймеров. Хотя это только пожелание, формально ссылки на работы с описанием праймеров представлены. В Выводах во втором выводе опечатка – указана параметризация шести универсальных признаков ухаживания, хотя в работе проведен анализ по пяти универсальным признакам.

Представленная работа выполнена на солидном фактическом материале, убедительно обоснована и аргументирована, не имеет серьезных возражений, по существу. Отмеченные погрешности ни в коей мере не умаляют общего значения данной работы.

Автореферат полностью отражает содержание диссертации, тщательно оформлен и проиллюстрирован.

Никита Сергеевич выполнил новое исследование в смежной области эволюционной биологии и математической биологии и биоинформатики. Он принял участие в сборе образцов, записи акустических и визуальных сигналов в экспедиционных и лабораторных условиях, провел филогенетический анализ и эволюционный анализ видоспецифической изменчивости коммуникационных сигналов саранчевых. Полученный материал представлен в семи публикациях в изданиях, рекомендованных ВАК, и апробирован на шести Российских и международных конференциях. Работа Севастьянова Н.С. полностью соответствует требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям Положения о порядке присуждения ученых степеней постановления правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 г., изложенным в пунктах 9 – 14, с изменениями Постановлений Правительства РФ от: 21.04.2016 г. № 335; 02.08.2016 г. № 748; от 29.05.2017 г. № 650; 20.03.2021 г. № 426; 11.09.2021 №1539), а сам диссертант несомненно заслуживает присвоения искомой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.8. - Математическая биология, биоинформатика.

Официальный оппонент

Зам. директора Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН,
Заведующий лабораторией эволюционной генетики развития
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

Доктор биологических наук
15.10.2025



Куликов Алексей Михайлович

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
Адрес: 119334, г. Москва, ул. Вавилова 26
Телефон: +7(499) 135-87-81, e-mail: amkulikov@gmail.com

«Подпись А.М. Куликова заверяю»:
Ученый секретарь ИБР РАН
Кандидат биологических наук
15.10.2025



Хабарова М.Ю.