

УТВЕРЖДАЮ

Проректор



МГУ имени М.В.Ломоносова

А.А.Федянин

А.А.Федянин
2023 г.

ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова»

На диссертацию Зеленкова Никиты Владимировича

«Эволюция Курообразных и Гусеобразных птиц (AVES, GALLOANSERES) Евразии в кайнозое», представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия.

Проблема реконструкции истории становления и эволюции современных групп птиц была и остается одной из самых актуальных и сложных. Тем более, таких как отряд курообразных Galliformes и пластинчатоклювых Anseriformes, объединяемых в парвокласс Galloanseres, который занимает особое, интригующее место в истории новонебных птиц.

Успех на пути решения таких крупномасштабных задач достигим только с опорой на комплексный подход, предусматривающий синтез всего доступного (палеонтологического, сравнительно-и-морфофункционального, молекулярно-генетического, палеоклиматического, экологического и т.п.) материала, органичный синтез которого позволяет построить максимально достоверную, внутренне непротиворечивую картину истории изучаемой группы. Несмотря на то, что призывы к подобному комплексному, синтетическому подходу звучат постоянно, ярких продуктивных примеров его использования не так уж много. Диссертация Зеленкова Н.В. может служить эталоном подобного рода исследований. Создание такого примера следует рассматривать как одну из важнейших составляющих актуальности темы и содержания обсуждаемой работы.

Структура диссертации выстроена в соответствии с поставленными целями и решаемыми задачами. В Введении автор обосновывает актуальность работы, ставит цели и задачи, демонстрирует научную новизну, теоретическую и практическую значимость исследования. Он показывает, что именно взаимодополняющая экологическая разнородность делает пластинчатоклювых и курообразных «емкими индикаторами экологических обстановок, удобными для изучения как современных, так и древних экосистем». Эти птицы несравненно лучше других представлены в палеонтологической летописи.

В первой главе «Обзор представлений о разнообразии, филогении и эволюции Galliformes и Anseriformes» на 50-ти страницах сделан исчерпывающий на сегодняшний день обзор представлений о филогенетической структуре современного и ископаемого разнообразия куро- и гусеобразных, дана эколого-морфологическая характеристика клад этих птиц, проанализированы гипотезы об их эволюции. Кроме того, в главе приведен краткий обзор дочетвертичного палеонтологического материала. Сопоставляются палеонтологические и молекулярные представления о дивергенции соответствующих линий. Завершает главу используемая в работе классификация курообразных и гусеобразных (до рода), для построения которой учтены палеонтологические данные, раскрывающие в последующих главах ископаемое разнообразие отрядов. Несмотря на исключительную насыщенность текста, он читается очень легко и своей познавательностью заслуживает внимания любого орнитолога.

Во второй главе «Основные местонахождения Galloanseres Северной Евразии» дана характеристика местонахождений, давших для настоящей работы наиболее репрезентативные материалы. Как и предыдущая, эта глава в концентрированном виде содержит ценный справочный материал полезный для всех зоологов.

В третьей главе «Индивидуальная изменчивость посткраниального скелета Galloanseres на примере речных уток» автор впервые обстоятельно отвечает на ранее поставленный, но до Зеленкова Н.В. остававшийся практически без ответа вопрос о размахе индивидуальной изменчивости посткраниального скелета птиц. Методы анализа индивидуальной изменчивости в настоящее время только разрабатываются в разных областях биологии. В данной работе сделана попытка оценить её на примере морфологических признаков. Стремление оценить индивидуальный разброс морфологических данных актуально, т.к. раньше разброс в подобных данных чисто теоретически

принимался за очень низкий, что весьма сомнительно, ведь всё зависит от оцениваемого признака и давления на него естественного отбора. Именно эту мысль автор и пытается использовать в обсуждении материала. Остеологическая изменчивость изучалась на примере 243 экз. постраниальных скелетов 7 видов европейских речных уток.

Диссертант показал, что упоминаемый в литературе при оценке изменчивости признака коэффициент вариации сильно зависит от размера выборки. По этой причине автор не использовал коэффициент вариации как основной показатель индивидуальной изменчивости, а обратился к параметру «диапазон вариации». Хотя применение «диапазона вариации» (ДВ) относительно наглядно, но вычисление «среднего ДВ» и «общего (суммы) ДВ» по отдельным признакам или видам является в значительной мере описательным методом. В работе для оценки индивидуальной изменчивости использованы достаточно представительные выборки. Длинный, описательный, но вполне логичный ряд рассуждений по сравнению диапазонов вариации разных признаков и разных видов адекватен и практически полезен. Полученные автором результаты значимы не только для оценки надежности диагноза принадлежности ископаемых фрагментов длинных костей конечностей, но и полезны для понимания эколого-морфологической специфики рецентных видов. Небольшое замечание: следовало бы более развернуто объяснить о какой «избыточности той максимальной нагрузки, которую может выдерживать акрокоракоидноплечевая связка» идет речь. Ценность главы такова, что автору не следует оставлять усилий по дальнейшему развитию схемы анализа данных об индивидуальной изменчивости.

Глава 4 посвящена филогенетическим взаимоотношениям таксонов в составе Galloanseres. Сразу хочется отметить полное согласие с отрицательной точкой зрения автора на подход, включающий объединенные матрицы морфологических и молекулярных данных. Практически в любых совмещенных анализах, топологию дерева всецело определяет массив молекулярно-генетических данных по современному разнообразию, что делает такие анализы мало осмысленными. Одновременно автор логично и четко охарактеризовал потенциал морфологической филогенетики, главное и неоспоримое преимущество которой заключается в возможности реконструкции иерархических и необратимых изменений морфологических структур. В наш век приоритета молекулярных данных над морфологическими при построении филогений и таксономических систем это важное напоминание о том, чего недоступно молекулярной

филогенетике. С учетом всех этих фактов Никита Владимирович в своей работе выбирает единственно правильный методологический подход – использование молекулярных топологий филогенетических деревьев в качестве корректирующей основы для реконструкции родственных связей ископаемых таксонов в своем морфологическом анализе.

Автору удается объяснить расхождения между остеологической и молекулярной филогениями благодаря последовательной серии анализов разработанных матриц с топологическими ограничениями, без топологических ограничений, с включением и исключением ископаемых групп, а также в некоторых случаях с релаксированным положением отдельных таксонов. Все этапы этого анализа аккуратно отражены на 11 рисунках Главы 4. Рассматриваются, обосновываются или исключаются такие причины, как остеологические плезиоморфии и конвергенции. Автор также обсуждает, положение каких таксонов определяет проблематичность филогенетического анализа.

В разделе, посвященном анализу матрицы, включающей ископаемые таксоны, Зеленков Н.В. отмечает, что ископаемые таксоны существенно структурируют результирующее филогенетическое дерево, ограничивая пространство возможных топологий (стр.109). Здесь возникает вопрос, в какой степени остеологические элементы современных и ископаемых таксонов пересекались? Не увеличивалось ли заметно количество каких-то структур по сравнению с матрицами без ископаемых данных? В целом вся Глава 4 диссертации вызывает чувство глубокого удовлетворения от сущностного содержания, методического подхода и предельно ясной логики изложения. Этот раздел диссертации совершенно свободен от критики с нашей стороны. Наоборот, логичные выводы и четкие формулировки заслуживают цитирования в лекционных курсах и учебниках. Единственное замечание касается терминологического уточнения. Автор использует термин «рамочная топология», который, видимо, является изобретением автора, но по смыслу соответствует кладистическому термину «molecularbackbone», принятому в филогенетике. Было бы полезно привести их в соответствие, пояснив, что имеется в виду под этим понятием и в какой степени топология дерева по остеологическим признакам (современных и ископаемых таксонов) имеет молекулярную основу для современных таксонов.

Пятая глава «Систематическая часть» образует большую часть диссертации - 295 страниц очень насыщенного текста. Автор вполне справедливо

характеризует эту главу как монографическое описание ископаемых остатков *Galloanseres*. Свойственная Н.В. Зеленкову исключительная скрупулезность в работе с коллекционными материалами и с литературными источниками не оставляет сомнения в том, что в этой главе содержится исчерпывающая на сегодняшний день информация об ископаемых остатках обсуждаемых птиц. Весь материал структурирован в привычном для отечественной науки виде, т.е. в соответствии с традициями и требованиями Палеонтологического журнала. Проведена ревизия таксонов и их состава, обосновано каждое номенклатурное и таксономическое решение, сделаны эволюционные замечания и т.п. Знаменательно, что в тексте очень часто встречается наречие «впервые». Глава прекрасно иллюстрирована черно-белыми и цветными фотографиями.

Шестая глава посвящена эволюции *Galliformes*. Сначала рассматриваются вопросы происхождения и древнейшие этапы истории курообразных. Обсуждается гипотеза о том, что начальная наземная локомоторная специализация куро-гусеобразных базировалась на конструктивной основе близкой к таковой пресбиорниса. Предполагается, что ранние курообразные обладали способностью к продолжительному полету. Обсуждаются экологические аспекты феномена формирования зоба у древних курообразных. Далее рассматривается морфология и систематическое положение *Palaeortyx*. Высказано предположение, что эти птицы занимали базальное место в составе *Phasianidae* до их разделения на *Rollulinae* и *Phasianinae*. Нахождение рода *Paraortyx* в кроновой группе курообразных свидетельствует о том, фазановые формировались в олигоцене на архипелаге Западной или Центральной Европы. Показано, что ранняя диверсификация фазановых происходила в олигоцене, начале миоцена в тропических и субтропических лесах Азии. Реконструирована фауна курообразных Евразии во время миоценового климатического оптимума. Наконец, в главе развернута картина становления современных фаунистических сообществ фазановых Евразии (поздний миоцен – плейстоцен).

В седьмой главе, прежде чем перейти к широкому обсуждению эволюции утиных, Н.В. Зеленков впервые сравнивает морфофункциональные особенности челюстного аппарата знаменитого *Presbyornis* с таковыми современных специализированных уток, фильтрующих мелкий корм с помощью высокочастотных взаимных движений челюстей, согласованных с движениями языка. Он показывает, что пресбиорнисы не были подобно уткам адаптированы к фильтрации мелких объектов, а демонстрируют в истории гусеобразных стадию перехода от питания прикрепленными

водными растениями к извлечению из воды свободных относительно крупных пищевых объектов. На наш взгляд, действительно, можно вслед за Н.В. Зеленковым предположить, что пресбиорнисы не имели таких же морфофункциональных особенностей как у уток, обеспечивающих высокочастотное «щелокчение», тем не менее, учитывая очень своеобразную форму клюва, нельзя полностью исключать и того, что пресбиорнисы могли это делать на более генерализированной морфологической основе.

В заключительной главе автор реконструирует происхождение и эволюцию фаун утиных Евразии в кайнозое. В начале главы обсуждается происхождение и причины эволюционного успеха утиных. Развивается гипотеза об азиатском происхождении Anatidae.l. от позднеэоценовых пресбиорнитид. Эволюционной ареной утиных стали появившиеся в это время обширные мелководья, освоение которых обусловило переход от бродильного сбора корма к плаванию и фильтрационному питанию мелкими планктонными и плейстоновыми организмами. Далее обсуждается переход ранних гусеобразных от плавания к нырковой локомоции. Одну из попыток этого перехода, по мнению автора, демонстрирует позднеэоценовая *Cousteauvia* из Восточного Казахстана. Следующий раздел посвящен становлению в олигоцене – раннем миоцене кроновой группы Anatidae. В разделе об утиных миоценового климатического оптимума автор показывает, что дисперсия утиных из Азии в Европу случилась в среднем миоцене и на палеонтологическом материале подтвердил ранее сформулированное молекулярное представление о том, что в среднем и начале позднего миоцена сформировалось большинство современных филогенетических линий утиных. Реконструируя становление современной фауны, автор отмечает, что значительная реорганизация фауны утиных произошла в позднем миоцене и в ее результате утиные обретают современный экологический облик и таксономический состав на родовом уровне. Наконец, в заключительной части главы автор восстанавливает этапность эволюции сообщества нырковых уток в миоцене Евразии.

В Заключении автор очень емко и лаконично характеризует основные выявленные в работе этапы эволюции Galloanseres в кайнозое Европы.

Список литературы включает 708 работ из которых 535 на иностранных языках.

Диссертация содержит 5 приложений. Это: список таксонов Galloanseres в изученных кайнозойских местонахождениях Евразии; расшифровка промеров, используемых для изучения изменчивости; показатели

изменчивости в скелете речных уток; материалы для филогенетического анализа Galliformes; данные для филогенетического анализа Anseriformes.

О несомненной научной новизне, обоснованности и достоверности научных положений, выводов, теоретической и практической ценности результатов неоднократно упоминалось выше при обсуждении глав диссертации. Достоверность выводов и высокий уровень правдоподобия гипотез обусловлены истинной комплексностью исследования, исчерпывающим на сегодняшний день объемом используемого материала и внутренне непротиворечивой логикой его интерпретации. Материалы диссертации докладывались на многочисленных конференциях и опубликованы в рецензируемых журналах. Следует еще раз подчеркнуть, что рассматриваемая работа по всем критериям является знаменательным явлением в палеонтологии и рецентной зоологии. Планка качества для подобного рода исследований сильно поднялась. Все новые палеонтологические находки по кайнозойской орнитофауне теперь будут вливаться в материалы диссертации, развивая и уточняя не только представления об эволюции Galloanseres, но и об истории сообществ наземных позвоночных в целом. Несомненно, в Высшей школе многие гипотезы и выводы диссертации войдут в соответствующие курсы лекций и учебники.

Диссертация написана выразительным языком, прекрасно иллюстрирована.

Некоторые не значимые замечания и рекомендации содержатся в обсуждении разделов диссертации. Они никоим образом не влияют на общую высокую оценку работы. Емкий и лаконичный автореферат полностью соответствует содержанию диссертации.

Диссертационная работа Н.В.Зеленкова представляет собой завершенное самостоятельное научное исследование, отвечающее требованиям ВАК о присуждении ученых степеней и соответствует специальности 1.6.2. «Палеонтология и стратиграфия» (биологические науки). Никита Владимирович Зеленков заслуживает присуждения степени доктора биологических наук.

Отзыв обсужден на заседании кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова. Протокол №3 от 22 марта 2023г.

Отзыв подготовили: профессор, д.б.н. Л.П.Корзун;

Ведущий научн. сотр., д.б.н. А.А. Банникова;

Доцент, к.б.н., С.В. Огурцов

Зав. кафедрой Л.П. Корзун


