

## ОТЗЫВ

председателя диссертационного совета на диссертацию СКУЧАСА Павла Петровича на тему: «Ранние этапы эволюции саламандр (Lissamphibia, Caudata) и переход от стволовых к кроновым саламандрам», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04. – Зоология

Диссертационная работа П.П.Скучаса представляет многолетние исследования автора истории становления и ранних этапов эволюции одной из трех ныне живущих групп лиссамфибий – саламандр (Caudata). Работа основывается на образцах, полученных автором непосредственно в поле, в многочисленных экспедициях, а также при изучении музейных коллекций. По охвату фактического материала и, соответственно, обоснованности филогенетических гипотез представленная работа, вероятно, может рассматриваться как наиболее детальное описание эволюционной истории, предшествовавшей появлению саламандр на эволюционной арене и первых, ключевых этапов становления структуры биоразнообразия этой группы.

Предлагаемое исследование затрагивает не только собственно эволюционную историю Caudata как древней филогенетической ветви позвоночных, ведущих свое начало со средней юры. Оно также касается таких важных вопросов как этапы ранней эволюции позвоночных еще в палеозое, особенности адаптивной радиации позвоночных в начале мезозоя. Скрупулёзный анализ палеонтологических свидетельств в контексте данных по исторической биогеографии позволяет получить важнейшие, документально обоснованные заключения об особенностях макроэволюционной истории крупной группы организмов. Такие свидетельства жизненно необходимы для описания хода развития биоты и понимания механизмов эволюции в целом. Все это не оставляет сомнений в актуальности представленного исследования.

Структура диссертации направлена на компактное представление результатов и их обсуждение в широком контексте имеющихся данных. Рукопись состоит из Введения, пяти тематических глав, Заключения и списка использованной литературы.

В разделе Введение кратко изложены представления, в том числе альтернативные точки зрения, о филогенетических взаимоотношениях и эволюционной истории лиссамфибий (включая современные группы и вымерших альбанерпетонтид). Противоречивость имеющихся взглядов еще раз подчеркивает актуальность разрабатываемой автором темы. В эволюционной истории саламандр автор традиционно выделяет базальную

09/2-232 от 29.10.2018



(«стволовую») группу, представители которой характеризуются целым комплексом признаков, дающих основание полагать их близость с предковыми формами. А также «крановую» группу, становление разнообразия которой фактически отражает адаптивную радиацию современных саламандр. Здесь же, во Введении, автор как бы создает «определенность времени и места». С одной стороны – это привязка основных этапов эволюции саламандр к геохронологической шкале, с другой – географическая привязка тех палеонтологических свидетельств, которые собственно и составят материал дальнейших исследований. Задачи работы не формулируются традиционным образом, однако текст на с. 8 фактически выполняет эту функцию. Здесь, со ссылками на свои работы автор обозначает основные направления своей деятельности. Цель же, напротив, сформулирована в заключительной части раздела. Правда, в весьма общих выражениях («осветить раннюю эволюционную историю саламандр»). Раздел Введение имеет еще одну важную особенность. Именно здесь перечислены основные методы, которые использованы автором в процессе исследований. Специальный методический раздел в работе отсутствует, что, вероятно, может быть оправдано компактной формой изложения и наличием ссылок на авторские публикации с подробным изложением методик.

Краткая Глава 1 является в диссертации ключевой по представлению уникальной комбинации морфологических признаков саламандр. Именно они будут использоваться в работе для обоснования филогенетических гипотез на следующих этапах работы.

В Главе 2 автор приводит все имеющиеся сведения о составе, морфологических особенностях группы «стволовых» саламандр. История этой группы начинается со средней юры. Именно данные автора позволили обосновать длительное существование этой группы (и сосуществование с «крановыми» кладами) вплоть до мелового периода. Морфологические особенности «стволовых» представителей чрезвычайно интересны, поскольку, вероятно, дают представление об облике и комплексе признаков предковых форм. В диссертации приведен подробный разбор известного материала по представителям этой группы, который показывает, что эти амфибии характеризовались смесью плезиоморфных признаков и продвинутых черт, общих с саламандрами крановой группы. Особо хотелось бы отметить эффективность применения в палеонтологических исследованиях гистологической техники. Приведенные авторские данные по микроанатомии костей и функциональные трактовки полученных данных позволяют получить ценнейшую информацию о морфо-функциональных особенностях давно



исчезнувших групп организмов, а в общем – обозначают целое направление перспективных палеонтологических исследований.

В Главе 3 автор обращается к еще более ранней истории, можно сказать, к предыстории группы Caudata. Эта глава – обзор имеющихся гипотез формирования предковой для всех Batrachia формы и затем последовательной дивергенции таксонов внутри этой группы с формированием Anura и Caudata. Филогенетическая гипотеза, отражающая авторский взгляд на историю таксона (рис. 8) представляется весьма обоснованной и взвешенной. Привязка топологии филогенетической схемы к геохронологической шкале показывает, что предковые группы лягушек и саламандр могли разделиться еще в средней перми. Автор специально не останавливается на вопросе о пермо-триасовом «переходе» предков батрахий (в целом, упоминания о существовании группы в триасе в диссертации отсутствуют). В связи с этим вопрос – есть ли вообще какие-нибудь данные на этот счет.

Эволюционная история «крановой» группы саламандр (Глава 4) начинается в конце средней юры. Скоро они становятся доминирующим компонентом фауны саламандр и практически сразу формируют две современные клады - криптобранхоиды и саламандроиды. Автором детально описаны морфологические признаки представителей появившейся крановой группы. Данные по топологии скелета представителей и морфологии отдельных его компонентов сопровождаются изложением важных остеологических свидетельств, полученных гистологическими методами. Фактически речь идет о «профиле синапоморфий» формирующегося разнообразия «крановой» группы саламандр.

В Главе 5 автор детально анализирует временной и пространственный аспекты биоразнообразия «стволовых», «крановых» саламандр и потенциальных предковых групп на протяжении юры и мела. Выбранный временной отрезок как раз соответствует появлению и эволюционной дивергенции саламандр. Сопоставление состава фаун в разных географических точках позволяет делать важные заключения. Такие, например, как «гомогенность» (с точки зрения распространения) среднеюрской фауны, в которой присутствуют не только «стволовые» и «крановые» представители саламандр, но и реликтовые нелиссамфибийные темноспондилы. Наличие раннемелового сибирского рефугиума форм, в котором длительное время сохранялись представители юрской фауны. Длительное существование «стволовых» и «крановых» представителей в фауне юры и мела на протяжении почти 40 млн лет. Полное доминирование «крановых» видов начиная



с раннего мела. В связи с этой представленной картиной ранней эволюционной истории саламандр – вопрос – есть ли данные по широтному распространению представителей группы в указанный период и в сравнении с современным ареалом? Нет ли признаков широтного «спрединга» (С.В. Мейен) форм? Задаю этот вопрос, поскольку акцентированно проблема широтного распространения ранних представителей группы в диссертации не обсуждается.

Заключение диссертации организовано в виде тезисного суммирования полученных результатов и выполняет функции одновременно защищаемых положений и выводов. По форме эта часть работы вполне компактна и лаконична. По сути могу отметить, что все утверждения заключительных тезисов автора убедительны и обоснованы приведенным материалом.

В целом, хотелось бы отметить, что диссертация представляет собой крупное обобщение, построенное на собственных, оригинальных данных. Она значительно углубляет наши знания об эволюционном становлении важной группы позвоночных, расширяет методологию палеонтологических реконструкций и дает яркие примеры макроэволюционного процесса. Несмотря на компактный характер рукописи, диссертация написана хорошим языком, легко читается. Таким образом, диссертация Скучаса Павла Петровича на тему: «Ранние этапы эволюции саламандр (Lissamphibia, Caudata) и переход от стволовых к кроновым саламандрам» полностью соответствует требованиям, установленным Приказом от 01.09.2016 № 6821/1 «О порядке присуждения ученых степеней в Санкт-Петербургском государственном университете», соискатель Павел Петрович Скучас заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 - Зоология. Пункт 11 указанного Порядка диссертантом не нарушен.

Председатель диссертационного совета  
Доктор биологических наук, доцент,  
Заведующий кафедрой Зоологии беспозвоночных



А.И.Гранович  
24.10.2018