

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию Е.С. Коноплевой
«ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ НАЯД (MOLLUSCA: UNIONOIDA) В ТРОПИЧЕСКИХ РЕЧНЫХ БАССЕЙНАХ (НА ПРИМЕРЕ ИНДОКИТАЯ», представленную на соискание учёной степени «кандидат биологических наук» по специальности 03.02.08 – экология (биология)

Рецензируемая диссертация представляет собой не очень обычное явление в отечественной «пресноводной» малакологии. Не так уж часто у нас выполняются и защищаются работы, посвященные экологии моллюсков тропических регионов, до сих пор мало изученных не только в экологическом, но и в таксономическом отношении. Но актуальность диссертационного исследования Е.С. Коноплевой обусловлена не только и не столько выбором «экзотической» группы организмов в качестве изучаемого объекта. Наяды (Mollusca: Bivalvia: Unionoidea) – одна из наиболее уязвимых групп пресноводных моллюсков в аспекте биологического разнообразия. Многие виды этого отряда имеют очень узкие ареалы, их можно характеризовать как реликтовые или эндемичные, при этом антропогенная деградация речных бассейнов, уничтожение мест обитания моллюсков ставит большое число таксонов семейства на грань вымирания. Сведения об экологии отдельных родов и видов Unionidae, представленных в фауне Ориентальной области, до сих пор фрагментарны.

Исследование Е.С. Коноплевой выполнено на базе обширного и представительного малакологического материала, в том числе собранного самим автором в ходе полевых работ в Индокитае (в 2015 г.). Привлечены материалы по унионидам из крупных музейных коллекций России, Европы и Северной Америки. Объем и таксономическое разнообразие использованных выборок моллюсков безусловно таковы, что позволяют прийти к обоснованным и достоверным выводам.

Структура диссертации, состоящей из 132 стр. печатного текста (включая приложение), традиционна и стандартна для подобного рода работ. После необходимого обзора физико-географических особенностей региона, состояния изученности экологии унионид Индокитая и подробного описания использованных методик, автор переходит к обсуждению различных вопросов эволюционной экологии исследуемой группы, уделяя особое внимание нескольким родам семейства. Хочется отметить широту и разнообразие использованных методов. Помимо традиционного в «наядологии» изучения морфологии раковин, автор широко использует современные молекулярно-генетические методы, ГИС-технологии, разнообразные программы для филогенетического анализа и реконструкции предковых состояний таксонов. Все указан-

ные в соответствующей главе методы являются современными, широко используемыми в мировой литературе и вполне адекватными поставленным задачам.

Разнообразие методов и подходов, использованных автором, делает затруднительным характеристику работы как чисто экологической. В диссертации ставится и решается целый ряд вопросов, которые проходят «по ведомству» систематики, филогенетики и био- и палеогеографии. Затрагиваются также проблемы эволюционной биологии (учение о видообразовании).

Личный вклад соискателя состоит в участии в полевых работах в Индокитае, проведении молекулярно-генетического, филогенетического и статистического анализа, работе с обширными музейными коллекциями.

Работа обильно и качественно иллюстрирована картами, графиками, изображениями раковин исследованных видов (включая типовые экземпляры). В полном объеме приведены сведения об особях моллюсков, использованных в молекулярно-филогенетическом анализе.

Основные результаты, полученные диссертантом, увидели свет в различных научных изданиях, включая ряд весьма известных и «импактных» журналов (*Systematics and Biodiversity*, *PloS ONE*, *Molecular Phylogenetics & Evolution*). Безусловно все выводы и заключения автора являются новыми, их научная новизма и значимость сомнений не вызывает. Практическое значение исследования состоит в том, что Е.С. Коноплевой была затронута крайне насущная сейчас проблема биологических инвазий, на примере очень агрессивного вида-вселенца *Sinanodonta woodiana*, расселившегося не только по Индокитаю, но и в Европе, и продолжающего расширять свой ареал. Также определенное значение имеет анализ проблемы сохранения биологического разнообразия наяд Индокитая (раздел 6.2). К сожалению, угроза вымирания для многих видов этого семейства Ориентальной области более чем реальна.

Наиболее ценными и значимыми научными результатами, полученными Е.С. Коноплевой в ходе выполнения работы, мне представляются следующие:

1. С помощью молекулярно-генетических методов проведена предварительная оценка биологического разнообразия двух крупных родов Unionidae в исследуемом регионе. Полученные данные послужат хорошей основой для полноценной ревизии этих групп в дальнейшем;

2. Выявлена четкая связь видообразовательных процессов в семействе Unionidae со структурой гидрографической сети Индо-Китая. Показано наличие эндемичных форм, распространение которых ясно приурочено к отдельным речным бассейнам, что позволяет использовать модель аллопатрического видообразования для реконструкции дивергентных процессов в данном таксоне;

3. Выявленная связь между кладогенетическими событиями в родах *Contradens* и *Lamelidens* и формированием речных бассейнов, а также калибровка филогенетического дерева по

абсолютным датировкам геохронологической шкалы могут иметь немаловажное значение для палеогеографических реконструкций;

4. Установлена и подтверждена статистически связь филогенетической радиации Unionidae с процессами расселения и викарианса моллюсков, а также продемонстрирован адаптивный характер радиации, которая, судя по всему, шла за счет «переключения» биотопической приуроченности перловиц (смена типа биотопа, а также предпочитаемого типа грунтов).

Все эти результаты являются новыми, безусловно значимыми для малакологии, но не ограничиваются узкой областью исследования, поскольку представляют несомненный интерес и для решения ряда общебиологических вопросов.

Однако в обязанность оппонента входит всестороннее рассмотрение работы, не исключая и неизбежных недостатков. Сразу хочу сказать, что, хотя исследование Е.С. Коноплевой позиционируется как эволюционно-экологическое, в нем сделана попытка решить ряд таксономических проблем. И вот именно здесь возникает больше всего вопросов. Во-первых, автор пишет, что использован «комплексный таксономический анализ» (с. 7). По-видимому, речь идет о том, что в современной литературе обычно называется «интегративной таксономией». Однако, если рассматривать раздел 4.1, который, собственно, и посвящен систематике, то выясняется, что диссертантом проблема оценки числа видов решена почти исключительно на основе статистического анализа генетических различий между видами. Собственно же интегративный подход предполагает совместное использование нескольких независимых источников таксономической информации. Применение генетических данных в этом случае должно обязательно сопровождаться глубоким морфологическим анализом, а выделение видов статистическим путем – подтверждаться анализом синапоморфий и оценкой того, насколько данные молекулярной систематики совпадают или несовпадают с данными традиционного морфологического подхода. В разделе 4.1 вся морфология сводится исключительно к многомерному анализу контуров раковины отдельных видов на основе коэффициентов Фурье, при том, что как пишет сам автор, контур раковины у Unionidae чрезвычайно подвержен экофенотипической изменчивости, и его таксономическая ценность невысока. Не очень понятно, почему при разграничении видов диссертант не использовал качественные признаки строения раковины, традиционно используемые в систематике перловиц, такие как строение макушечной скульптуры, форма и расположение мускульных отпечатков, строение зубов замка. Это тем более странно, что в разделе 5.3 именно эти признаки включены в анализ.

Во-вторых, автор в таксономическом разделе своей статьи фактически оперирует не видами, а кладами, хотя в итоге делается вывод о том, что в исследуемом регионе род *Contradens* представлен 12 видами, а род *Lamellidens* – пятью. Но я очень сомневаюсь, что во всех случаях эти обезличенные клады, обозначенные в диссертации как *Contradens* sp. 1 ...8 и т.п., реально

являются биологическими видами. Собственно и сама Е.С. Коноплева в этом сомневается, потому что пишет, к примеру на стр. 50, что «виды» *Contradens* sp. 5 и sp. 6 настолько недавно дивергировали, что едва перешли «к уровню подвидов». А на стр. 54 и 59 они опять названы видами! Какой же в итоге таксономический ранг им придает автор? Величины генетических дистанций между сравниваемыми парами форм варьируют непрерывно, что явно не позволяет (как и принято большинством современных авторов) использовать четкие пороговые значения для однозначного разграничения таксонов видового и подвидового ранга.

Я считаю, что выявленные в ходе молекулярного анализа группировки заслуживают лишь названия «молекулярных видов» или всего-лишь более или менее очерченных генетически клад, гипотезу о видовом статусе которых предстоит проверить в будущем.

Таким образом, в разделе 4.1 нет «интегративного» подхода в общепринятом смысле слова, а есть добротнo сделанная молекулярная систематика с попыткой дополнить её результаты многомерным анализом коэффициентов Фурье. Хочу сразу оговорить, что это замечание было бы крайне критично для работы таксономического плана. Но в данном случае нерешенность вопросов систематики не снижает серьёзно общего качества работы и не ставит под сомнение обоснованность важнейших результатов автора, просто потому, что мы имеем дело с диссертацией не по систематике, а по экологии. Оценка разнообразия проведена на уровне клад, многие из которых вполне могут оказаться «хорошими» видами. Кстати, отсутствие полноценного морфологического анализа оставляет открытым и вопрос о вероятном «криптическом» видообразовании у унионид Индо-Китая.

Из более мелких замечаний хочу указать следующие:

1. Суждение автора о парафилетичности рода *Contradens* не очень понятно. На рис. 10 все представители этого рода попадают в одну монофилетическую кладу, а три других вида, изначально классифицированные как представители других родов, могли быть помещены туда на основе признаков раковины, что могло быть ошибочным. Если перевести их в род *Contradens*, то мнимая парафилетичность этого рода сразу исчезнет.

2. На рис. 10 даны два вида с одинаковым видовым эпитетом – *Trapezoides exolescens* и *Lamellidens exolescens*. Непонятно, один это вид или два. По крайней мере, в базе данных MUSSELp есть только один номинальный вид с таким эпитетом – *Unio exolescens* Gould, 1843, самим же автором диссертации перенесенный в состав рода *Lamellidens* (см. раздел 5.3). А что тогда названо *Trapezoides exolescens* на рис. 10?

3. Шестая глава, при всей её практической значимости и интересном содержании, представляет скорее тщательный литературный обзор, чем самостоятельное исследование. Оригинальных данных приводится немного и даются они очень кратко. Например, генетические данные об инвазивном виде *Sinanodonta woodiana* на о-ве Флорес почему-то не сопровождают-

ся кладограммой, да и сам о-в Флорес не входит в район исследования, очерченный автором как «территории Мьянмы (Бирмы), а также северных районов Лаоса и северо-восточного Таиланда» (с. 11).

4. На стр. 39 автор утверждает, что «Наиболее точные представления о таксономии можно получить, исследуя топотипы каждого номинально вида или подвида». С этим трудно согласиться, поскольку носителем таксономической «идентичности» является номенклатурный тип (или серия синтипов), а топотипы имеют второстепенное значение и к ним приходится обращаться в основном тогда, когда типовая серия безвозвратно утрачена.

5. Описание биологии наяд в главе 3 дано в основном по широкораспространенным вузовским учебникам по зоологии беспозвоночных (Догель, 1981; Шарова, 2002), при том, что существует обширная специальная литература чисто малакологического профиля, ссылки на которую были бы гораздо более уместны.

Тем не менее, несмотря на все высказанные выше замечания, я считаю, что диссертационное исследование Е.С. Коноплевой заслуживает высокой оценки. Основная цель работы – изучение эволюционной экологии наяд речных бассейнов Индо-Китая успешно выполнена. Личный вклад исследователя, репрезентативность материала и обоснованность большинства выводов серьезных сомнений не вызывают. Требования ВАК РФ к содержанию и структуре кандидатских диссертаций, а также к опубликованию основных результатов в открытой научной печати автором выполнены. Е.С. Коноплева безусловно заслуживает присвоения ей искомой учёной степени «кандидат биологических наук» по специальности 03.02.08 – экология (биология).

Доктор биологических наук, доцент,
зав. лабораторией макроэкологии и
биогеографии Федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего
образования «Санкт-Петербургский
государственный университет»

Винарский Максим Викторович

29.05.2017

Почтовый адрес: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.

Тел. (812) 327-46-15; e-mail: radix.vinarski@gmail.com