

ОТЗЫВ

члена диссертационного совета на диссертацию Паженковой Елены Алексеевны на тему: «Интегративный анализ сложных в таксономическом отношении групп нимфалоидных чешуекрылых (Lepidoptera, Nymphalidae)», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.14. Энтомология

Актуальность темы диссертационной работы не вызывает сомнений. Применение интегративного анализа позволяет выявлять и эффективно преодолевать сложные таксономические проблемы, долгое время остававшиеся нерешенными в рамках традиционных морфологических методов. Исследование выполнено на ряде модельных объектов из числа нимфалоидных чешуекрылых (Nymphalidae). Несмотря на сравнительно хорошую изученность этого семейства, в его составе остаются группы, таксономическая структура которых еще недостаточно изучена в связи с высокой географической или сезонной вариабельностью, наличием криптических видов и межвидовой гибридизацией. Вместе с тем, сам автор связывает актуальность своей работы с тем, что «разработка терминологии и методологии интегративного анализа является одним из основополагающих направлений в современных исследованиях биологического разнообразия». С последним утверждением трудно спорить, однако разработки терминологии и методологии интегративного анализа в рамках диссертации не просматриваются; соответствующие терминология и методология в ней лишь вполне успешно применяются.

Цель работы обозначена как «изучение таксономической структуры сложных групп нимфалоидных чешуекрылых родов *Melitaea*, *Brenthis* и *Nymphophele* с применением интегративного подхода». Для достижения этой цели были поставлены 5 основных задач. Они звучат вполне логично, хотя первая из них сформулирована неудачно, как «изучение видовой и подвидовой структуры таксонов комплекса видов»; очевидно, что следует говорить об изучении таксономической структуры комплекса видов.

Несколько «режет глаз» обилие положений, выносимых на защиту; их 6, то есть даже больше, чем решаемых задач. Резонно было бы сократить количество этих положений до трех, что соответствовало бы и числу глав, в рамках которых решаются соответствующие задачи, а именно, (1) анализ ДНК-баркодов для постановки первичных таксономических гипотез, (2) анализ комбинации ДНК-баркодов, ядерных маркеров и морфологических признаков для тестирования первичных таксономических гипотез и (3)

анализ полногеномных данных для изучения видового комплекса, в котором обнаружена межвидовая интрогрессия. Альтернативный вариант – формулировка положений по числу таксономических групп (роды *Melitaea*, *Brenthis* и *Hyponerphele*), для определения структуры которых применяются соответствующие методы исследования.

В разделе Материалы и методы содержится не совсем корректное утверждение, что «основой для исследования послужили коллекционные материалы, хранящиеся в отделении кариосистематики Зоологического института РАН». Все коллекционные материалы по насекомым Зоологического института хранятся в лаборатории систематики насекомых, одним из структурных подразделений которой является отделение кариосистематики. Примененные же автором в процессе подготовки диссертационной работы методы весьма разнообразны и вполне адекватны решаемым задачам.

В Главе 1 «История и перспективы применения интегративного анализа в таксономии» дан исторический и литературный обзор исследований, имеющих отношение к тематике диссертации. В отдельных разделах этой главы рассмотрены вопросы применения ДНК-баркодирования в изучении биологического разнообразия, использования интегративного подхода при делимитации видов, а также применения полногеномных данных в филогенетике и таксономии. Автор показывает хорошее знание предмета и знакомство с основной литературой, список которой, может быть, и не исчерпывающий, но вполне репрезентативный. Некоторый диссонанс в логичное (в целом) и достаточно информативное изложение материала вносят имеющие мало общего с обсуждаемыми в диссертации проблемами и излишне подробные отвлечения, такие как обсуждение вопроса о родственных связях насекомых, многоножек и ракообразных или факт недавнего описания на основе молекулярно-генетических данных нового, нуждающегося в охране вида орангутана с Суматры.

В Главе 2 на примере двух видовых комплексов, *Melitaea ala* и *M. didyma*, рассматривается значение ДНК-баркодов как инструмента для постановки таксономических гипотез. В составе клады *Melitaea ala* обнаружено 5 поддержанных генетических линий, для таксономической интерпретации которых изучен уровень генетической дивергенции и проведено сравнение рисунка крыльев. Констатировано, что в этом комплексе имеет место довольно простая для таксономической интерпретации ситуация, когда уровень генетической дивергенции между аллопатрическими кладами соответствует внутривидовым и межвидовым дистанциям, ожидаемым при анализе ДНК-баркодов, и различия в баркодах в целом скоррелированы с различиями в крыловом рисунке.

Проведенный анализ ДНК-баркодов комплекса *Melitaea didyma*, представители которого характеризуются высоким уровнем географической и сезонной изменчивости в размерах и окраске крыльев бабочек, показал наличие 23 дивергировавших митохондриальных гаплогрупп, демонстрирующих высокие поддержки на филогенетическом древе и, как правило, ассоциированных с определенными территориями. Двенадцать из этих гаплогрупп соответствуют девяти традиционно выделяемым видам, а остальные, при отсутствии у них достоверных морфологических отличий, было предложено рассматривать в составе 7 подвидов вида *Melitaea didyma*. Поскольку не все выдвинутые ранее таксономические гипотезы, полученные с использованием ДНК-баркодов, в дальнейшем подтвердились при анализе ядерных маркеров, сделан вполне обоснованный вывод о том, что такие гипотезы нуждаются в тщательной последующей проверке.

Из недостатков главы следует отметить не всегда четкую терминологию (комплекс видов, группа видов, линия, клада). В результате появляются противоречивые утверждения, например, что «группа *Melitaea perseis* сестринская по отношению к группе *Melitaea didyma*», хотя ранее утверждалось, что «комплекс видов, близких к *Melitaea didyma*, является сестринским к линии (*M. acraeina*+(*M. ala*+*M. encarea*)). На странице 20 линии b1 и b2 относятся к одному таксону подвидового ранга *Melitaea ala bicolor*, но при этом утверждается, что «между ними существует высокий уровень межвидовых различий», а «внутривидовая вариабельность в этих кладах также высока». По какой-то причине выпал из анализа комплекс видов *Melitaea deserticola*. В составе вида *Melitaea kotshubeji* на основании наличия молекулярных и морфологических отличий выделяются две клады *M. k. kotshubeji* и *M. k. bundeli*, однако их таксономический статус не фиксируется, так что остается непонятным, какой таксономической концепции придерживается автор: отдельные виды, разные подвиды одного вида, синонимы?

Глава 3 посвящена обоснованию преимуществ интегративного таксономического анализа на примере рода *Brenthis* и комплекса видов *Euphydryas editha lycaon/lupina*. Показано, что для рода *Brenthis* комбинация ядерных маркеров отражает видовые границы в соответствии с результатами, полученными с помощью анализа морфологических признаков, лучше, чем ДНК-баркоды. Это позволяет автору сделать достаточно очевидное заключение о необходимости тестирования таксономических гипотез, выдвинутых на основании анализа единичных филогенетических маркеров, в ходе интегративного анализа, а также о непродуктивности объединения митохондриальных и ядерных данных в единую матрицу. Аналогичные выводы сделаны и по результатам анализа комплекса

видов *Huronperhele lycan/lupina*; при этом показано, что полученные в ходе проведения интегративного анализа результаты могут существенно отличаться как от предварительных таксономических гипотез, основанных на ДНК-баркодах, так и от таксономических интерпретаций, содержащихся в ранее опубликованных работах. В частности, предложено рассматривать кладу *Huronperhele mauretana*, ранее трактуемую как подвид в составе *Huronperhele lupina*, в качестве самостоятельного вида.

В Главе 4 приводятся результаты использования полных геномов (всего секвенировано 27 геномов) для выявления таксономической структуры и эволюционной истории комплекса видов *Melitaea acentria/persea/didyma*. Анализ полученных данных методом главных компонент показал, что все изученные образцы формируют три четких кластера, соответствующие трем изученным таксонам, а один образец занимает промежуточное положение и имеет гибридное происхождение, демонстрируя межвидовую интрогрессию между несестринскими видами *Melitaea acentria* и *M. didyma*. Интересны и краткие замечания автора о вероятном происхождении вида *Melitaea acentria*, основанные на результатах проведенного филогеографического анализа.

Довольно лаконичное, но вполне информативное заключение к диссертации демонстрирует способность автора адекватно резюмировать основные результаты своего исследования.

Работа, к сожалению, не лишена технических огрехов. Местами не расставлены запятые, не всегда закурсивлены латинские названия родов и видов. Названия геологических периодов (четвертичный, неогеновый) и эпох (плиоцен, плейстоцен и др.) принято писать не с прописной, а со строчной буквы. Встречаются отдельные фразы с дублированием (страница 17, второй абзац) или, наоборот, с пропуском слов (страница 33, второй абзац; страница 52, последний абзац). Имеются неудачные выражения, например, «степень изученности темы исследования» (название первого раздела Введения, страница 3), «традиционные зоологические подходы» (страница 28), «выявлены митохондриальные линии, не соответствующие реальным таксонам» (страница 51). В разделе Заключение (страница 51) записано, что концепция вида «требует адаптации... к современным реалиям»; на самом же деле, она просто должна соответствовать современному уровню наших знаний.

Перечисленные замечания не снижают общей высокой оценки рассматриваемой работы, которая представляет собой глубокое и вполне оригинальное исследование, посвященное актуальной проблеме определения таксономической структуры достаточно

сложных групп видов, выполненное с использованием самых современных методов молекулярно-генетического и морфологического анализа. Его новизна заключается в выявлении первого для дневных чешуекрылых случая крайне выраженного митохондриального полиморфизма в пределах одного вида; в получении ранее не известных нуклеотидных последовательностей ряда генов для некоторых из изученных видов из родов *Brenthis* и *Hyponerphele*; в определении таксономической структуры комплексов видов из родов *Melitaea* и *Hyponerphele* на основе интегративного анализа; в обнаружении крайне редко наблюдаемой в природе геномной интрогрессии между неблизкородственными видами в роде *Melitaea*.

Основные результаты исследования были доложены на 5 международных научных конференциях, а также опубликованы в 6 статьях в изданиях, входящих в системы цитирования Web of Science и Scopus, включая 3 статьи в журналах первого квартиля по Journal Citation Reports. При этом в четырех статьях диссертант является первым автором.

Все вышесказанное позволяет заключить, что диссертация Паженковой Елены Алексеевны на тему: «Интегративный анализ сложных в таксономическом отношении групп нимфалоидных чешуекрылых (*Lepidoptera*, *Nymphalidae*)» соответствует основным требованиям, установленным Приказом от 19.11.2021 № 11181/1 «О порядке присуждения ученых степеней в Санкт-Петербургском государственном университете». Соискатель Паженкова Елена Алексеевна заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.14. Энтомология. Пункты 9 и 11 указанного Порядка диссертантом не нарушены.

Член диссертационного совета,

Доктор биологических наук, старший научный сотрудник,
заместитель директора по научной работе
Зоологического института РАН

С.Ю. Синев

Подпись руки
Синева С.Ю.
удостоверяется
Ученый секретарь *В.О.И.*

