

ОТЗЫВ

председателя 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

1.5.4. – Энтомология

Биологическая систематика, как вполне справедливо указано в преамбуле к диссертационному исследованию, «играет ключевую роль в изучении биологического разнообразия» (с. 3), что особенно актуально в современную эпоху «Шестого вымирания» биоты. Тем парадоксальнее современный статус систематики как научной дисциплины, которая, по выражению известного американского историка науки Дэвида Халла (Hull, *Science as a process*, 1988, p. 25), когда-то была царицей наук, а сейчас «в лучшем случае» служанка. Одной из причин этого была и есть широко распространенная, в том числе и среди биологов, недооценка труда специалистов-систематиков, который рассматривается как старомодный, чисто дескриптивный и не соответствующий современным научным стандартам. В ответ на это в последние десятилетия в рамках теоретической систематики появилось несколько принципиально новых подходов, одним из которых является так называемая «интегративная таксономия», имеющая в наши дни широкую популярность.

Рецензируемое исследование представляет собой реализацию интегративно-таксономического подхода применительно к ряду трудных для классифицирования групп чешуекрылых-нимфалид. Несмотря на то, что дневные бабочки являются популярнейшим объектом коллекционирования и уже много столетий изучаются систематиками, многие вопросы их таксономии до сих пор или не решены или служат предметом жарких дискуссий. Как и во многих других группах беспозвоночных, опора исключительно на морфологические признаки или же однолокусный молекулярно-таксономический анализ служили источником недоразумений и противоречий во взглядах на систему, и, как справедливо отмечено в тексте работы, применение интегративно-таксономического подхода может служить средством навести порядок в систематике ряда сложных для классификации групп. Предлагаемая работа по сути своей состоит из ряда case studies, каждый из которых нацелен на решение частной таксономической задачи. Вместе с тем, автором обсуждаются и общеметодологические основы интегративно-таксономического подхода, оцениваются достоинства и недостатки отдельных методов, а полученные в ходе работы результаты могут быть использованы для дальнейшего совершенствования уже имеющихся методик.

Для решения поставленных задач автором применен анализ молекулярных, морфологических, биогеографических и экологических данных, причем в первом случае использован широкий набор методологий, начиная от простого и общепонятного ДНК-баркодинга и заканчивая анализом полных геномов. В работе использованы как митохондриальный ген COI, используемый в ДНК-баркодинге животных, так и целая серия ядерных генов. Морфологический анализ, проведенный Еленой Алексеевной, был основан как на качественных, так и на количественных признаках. К последнему относится геометрико-морфометрический анализ формы гениталий самцов ряда видов бабочек, исследуемых в работе. Экологическая часть исследования заключалась в изучении биотопических и нишевых особенностей близкородственных видов чешуекрылых, особенно в случаях симпатрии предполагаемых криптических видов. Хочется отметить, что автором проведены собственные полевые исследования в различных регионах Палеарктики, в ходе которых проводился не только сбор материала для генетического анализа, но и наблюдения за биотопической приуроченностью и фенологией бабочек разных видов в ситуации их симпатрии.

Использование такого широкого набора методик делает проведенное исследование интегративным в полном смысле этого слова, что и позволило диссертанту максимально объективно подойти к вопросам разграничения видов и оценке таксономического статуса и ранга ряда форм, относительно которых ведутся многолетние споры между специалистами. Насколько могу судить, таксономические решения, предлагаемые в работе, хорошо фундаментированы, оправданны как с точки зрения логики, так и полученных в ходе исследования фактов. Полагаю, что эти результаты будут иметь серьезное значение для дальнейшей разработки систематики нимфалид, в том числе и как демонстрация различных необычных паттернов морфологического и особенно генетического разнообразия, встречающихся в данной группе насекомых.

В качестве рабочей концепции вида автор следовал «унифицированной концепции вида» (в смысле De Queiroz, 2007). К сожалению, об этом обстоятельстве упомянуто только в самом конце текста, на стр. 48, тогда как желательнее такие существенные детали размещать в разделе «Материал и методика». Так же было бы уместно выразить собственное отношение к проблеме вида в той части первой главы, где обсуждаются теоретические основы интегративной таксономии. То же самое касается и ряда других существенных для экспертной оценки моментов, которые не были разъяснены в том месте, где этого ожидает читатель (или рецензент). Например, в разделе 2.1 очень часто упоминается, что такая-то клада или кластер видов имеют «высокие поддержки». Однако в разделе «Материал и методы» я не смог найти пороговых значений статистической поддержки, которые, по мнению автора, отделяют

высокую степень поддержки от средней или низкой. Несомненно, какой-то критерий использовался на практике, но как о нем можно узнать?

Вообще, отсутствие терминологической и, отчасти, концептуальной строгости в обращении с понятиями систематики, неполнота информации о рабочих гипотезах и допущениях, является основным недочетом этой, по сути своей, очень интересной и качественно выполненной работы. Об этом я ещё скажу ниже.

Полученные в ходе работы результаты позволили реконструировать сложную и интересную эволюционную историю видов и видовых комплексов, выдвинуть гипотезы о протекании диверсификационных процессов в существовавших некогда периферических изолятах и рефугиумах, реконструировать процессы формирования ареалов. Я думаю, что данные имеют большой интерес не только для лепидоптерологов, специализирующихся на нимфалядах. Часть полученных результатов могут быть использованы специалистами по вопросам микроэволюции, видообразования, биогеографии например, для проведения сравнительных анализов. С теоретической точки зрения очень интересным является обнаружение автором геномной интрогрессии между филогенетически отдаленными видами рода *Melitaea*, которые, согласно имеющимся оценкам, дивергировали более чем 5 000 000 лет назад.

Достаточно характерно, что диссертант не следует ортодоксальному подходу к ДНК-баркодингу и не рассматривает автоматически в качестве «хороших» видов все группы, характеризующиеся высокой p -дистанцией. К примеру, 11 высоко дивергировавших митохондриальных гаплогрупп в составе комплекса *Melitaea didyma*, не были объявлены в работе самостоятельными видами, несмотря на весьма высокие p -дистанции разделяющие их (они могут достигать 7.4%, что гораздо выше условного порога в 2%, предложенного в работе Эбера с коллегами [Hebert et al. 2003] как достаточного для проведения видовой границы). Причина – отсутствие реальной экологической дивергенции между представителями этих гаплогрупп в условиях симпатрии, а также отсутствие достоверных морфологических различий. Такой осторожный и взвешенный подход можно только приветствовать, так как он является лучшей гарантией от явления, именуемого в научной литературе таксономической инфляцией, или необоснованным увеличением числа видов за счет их «передробления».

Список используемой литературы включает 168 названий, включая ряд современных публикаций, посвященных теоретическим и методологическим аспектам интегративной систематики. Особо отмечу, что все полученные автором результаты опубликованы в международных рецензируемых журналах, включая такие авторитетные издания как *Molecular Ecology* и *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. Материалы диссертации были доложены на нескольких международных конференциях. Таким образом, апробация результатов была проведена на достаточно серьезном уровне. Все выводы, представленные в

диссертации, полностью подтверждаются фактами, доступными литературными данными и логикой. Поставленные в работе цели и задачи можно признать успешно достигнутыми.

Если говорить о недостатках и недочетах рецензируемой работы (без которых не обходится ни одна диссертация), то хочу остановиться на следующих.

Я полагаю, что интересный случай геномной интрогрессии между двумя неблизкородственными видами рода *Melitaea*, хотя и был детально описан в работе с точки зрения фактологии, не получил полного освещения с точки зрения его причин и механизмов. На стр. 50 находим лишь, что такая интрогрессия может иметь место при «специфических географических и демографических условиях, приводящих к ослабеванию межвидовых репродуктивных барьеров». Однако, что это за «условия» автор не объясняет даже гипотетически. Здесь было бы уместно рассмотреть конкретные механизмы репродуктивной изоляции, существующие между полностью изолированными видами рода *Melitaea*, например, поведенческие, фенологические, возможно физиологические – и обсудить вопрос, почему в случае обнаруженной автором интрогрессии эти механизмы дают сбой и приводят к существованию потока генов от *M. didyma* к *M. acentria*.

Мне, как человеку, не знакомому близко с исследуемой в диссертации группой, доставил некоторые затруднения в понимании результатов и выводов терминологической разнобой, имеющийся в тексте. Так, на страницах 5 и 6 автор говорит о «комплексах видов», просто «комплексах», а также о «видовых группах» и «сложных группах» внутри родов, имея в виду при этом, насколько могу судить, одно и то же. Полагаю, что в данном отношении нужна большая терминологическая строгость, тем более что «комплекс видов» и тем более «видовая группа» — это не таксономическая категория и не линнеевский ранг, так что каждый автор волен вкладывать в данное понятие свой собственный смысл. Что касается термина «таксономический анализ», который использован на стр. 6 применительно к двум задачам диссертационного исследования, здесь также желательно пояснение, в чем такой анализ должен заключаться и чем он отличается от «делимитации видов» (последняя задача в перечне). Замечу, что само понятие «таксономический анализ» в энтомологии используется в совершенно конкретном смысле. «Таксономическим анализом» известный отечественный диптеролог Е. С. Смирнов назвал разработанный им оригинальный вариант нумерической систематики, и именно так озаглавлена его монография по этому вопросу, вышедшая в 1969 году. Впрочем, я допускаю, что эта терминологическая непоследовательность отчасти вызвана необходимостью обратного перевода с английского языка (на котором опубликованы все научные статьи диссертанта) на русский. По-видимому, именно потому на стр. 15 отряды насекомых названы «порядками», хотя это – категория ботанической систематики (приблизительно соответствующая рангу отряда в зоологической классификации).

Довольно странно, что автор таксономической работы не следует полезному правилу, принятому в подавляющем числе журналов, публикующих работы по систематике, а именно – приводить фамилии авторов таксонов и год опубликования их описаний при первом упоминании таксономических названий. Так, уже на 4-й и последующих страницах русского текста приводится довольно много таких названий видового и родового ранга, но нигде нет указаний на авторство. Это не является обязательным условием, но настоятельно рекомендуется Международным кодексом зоологической номенклатуры (Рекомендация 22А).

Как легко заметить, мои замечания касаются не столько содержания диссертации, сколько требований публикационной культуры в обнародовании результатов своих исследований. Повторюсь, что, возможно, указанные недочеты возникли как побочный эффект перевода английского текста на русский язык. Поэтому их наличие не снижает принципиально достоинств выполненного исследования. Об обоснованности и достоверности предлагаемых в работе таксономических решений и филогенетических реконструкций я не берусь судить, не будучи специалистом по обсуждаемой группе. Полагаю, что успешное прохождение процесса рецензирования в ведущих зоологических журналах является определенной гарантией качества результатов, к тому же о конкретных деталях и выводах, сделанных диссертантом, наверняка выскажутся специалисты-лепидоптерологи, включенные в состав диссертационного совета.

Подводя итог, я могу высказать мнение, 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.

Председатель/диссертационного совета
Д.б.н., доцент, зав. Лабораторией макроэкологии
и биогеографии беспозвоночных СПбГУ,



М.В. Винарский

Дата 09.01.2022