

## ОТЗЫВ

### ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

на диссертационную работу Владимира Николаевича Андропова по теме "Ревизия системы и филогения веслоногих ракообразных отряда Calanoida (Copepoda, Crustacea)", представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 - зоология

Диссертация Владимира Николаевича Андропова представляет собой результат многолетних трудов и посвящена веслоногим ракообразным отряда Calanoida - одной из массовых групп ракообразных, доминирующих в морских планктонных сообществах и часто встречающихся в бентосе морей и многих континентальных водоемов. Специфика работы состоит в том, что она представляет исключительно авторский взгляд на филогению и систематику каланоид и, таким образом, является уникальным исследованием, практически не имеющим аналогов с современной карцинологии. Биоразнообразие Calanoida велико, на сегодняшний день их насчитывается около 2300-2500 видов, причём их число неуклонно растёт в ходе описания новых таксонов из различных регионов земного шара. Неудивительно, что достаточно большое количество карцинологов, занимающихся копеподами (а их немало), так или иначе уделяют внимание исследованиям систематики и филогении Calanoida. В последние десятилетия вышел ряд работ, посвящённых филогении и эволюции группы с использованием морфологической кладистики и молекулярно-генетического анализа (Bradford-Grieve, Ahyong, 2010, Bradford-Grieve et al., 2010, 2014, Blanco-Bercial et al., 2011). Тем не менее, макросистематика каланоид сохранила многие таксоны и подходы, определённые ещё во времена Сарса, то есть, с начала 20-ого века. Неудивительно, что имеются серьёзные свидетельства несовершенства и необходимости улучшения систематики группы. Именно в этом направлении автором проводились исследования, легшие в основу диссертации. Уникальность исследования состоит в том, что автором были отвергнуты и не использовались ни кладистический анализ морфологических признаков, ни молекулярно-генетический анализ, что выделяет эту работу среди всех аналогичных работ.

**Актуальность, цели и задачи исследования.** Копеподы - основные потребители фитопланктона и поэтому являются важнейшим компонентом пищевых цепей в морских и пресноводных экосистемах. Полученные результаты могут быть востребованы гидробиологами и зоологами для определения биоразнообразия копепод в морских и континентальных водоемах. Построение надёжных определительных ключей для таксонов

невозможно без совершенствования макросистемы Calanoida. Именно этому и посвящена диссертация.

Для реконструкции филогении и построения системы каляноид необходимо детальное исследование их морфологических признаков, выявление новых морфологических критериев, переоценка значения старых признаков, уточнение характера эволюции в группе и т.д. Сама по себе инвентаризация биологического разнообразия является фундаментальной задачей современной биологии.

Кроме того, работа может иметь и прикладное значение, связанное с точным определением систематического положения кормовых объектов молоди различных видов рыб, а также взрослых рыб-планктофагов, разнообразных и многочисленных в ряде морских экосистем и некоторых типах континентальных водоемов.

Соответственно основная цель работы заключается в том, чтобы "провести ревизию макроклассификации отряда Calanoida, усовершенствовать ее на уровне таксонов группы семейства, уточнить характер филогенетических отношений надсемейств отряда, упорядочить систему семейств и их родовой состав".

Для достижения этой цели были определены следующие задачи:

1. Переоценить, переосмыслить таксономический «вес» ключевых морфологических признаков, используемых в макроклассификации отряда Calanoida.
2. Обосновать предполагаемые направления эволюционных преобразований представителей отряда Calanoida.
3. Уточнить характер филогенетических отношений между близкими группами традиционных современных семейств.
4. Обосновать и оконтурить границы таксонов группы семейства.
5. Провести ревизию родового состава семейств.

**Содержание диссертации.** Диссертация изложена на 320 страницах, основная часть которых включает введение, 4 главы, выводы, 41 блок рисунков и 6 таблиц. Список использованной литературы, состоит из 473 источников, из которых 389 – на иностранных языках; приложения, включают в себя 7 объемных таблиц.

Опыт работы, квалификация автора и объём исследуемого материала позволяют достигнуть декларированной цели. Так, исследования ведутся Владимиром Николаевичем около полувека (первая работа в списке литературы датирована 1970 годом), за это время им опубликованы 17 статей в журналах из списка ВАК (три из них на английском языке), издана монография. Им установлены ряд крупных таксонов Calanoida (семейства, роды), описаны более 40 видов этих рачков. Поэтому основная цель работы - построение новой системы Calanoida, по моему мнению, достигнута.

Тем не менее, у меня имеется целый ряд комментариев и замечаний к защищаемой диссертации.

**Глава 1** посвящена методологическим основам исследования. В ней излагаются основные принципы и методы, применяемые в работе. В частности анализируются работы Майра, законы Копа и Долло, принцип олигомеризации гомологичных органов и т.д. Здесь же автор приводит свои возражения против ранее предложенных систем каланоид и даёт перечень основных сводок, из которых была извлечена информация для их анализа. Правда, непонятно в каком порядке идёт цитирование этих работ (не по годам и не по алфавиту, стр. 18). В конце главы кратко описан и оригинальный материал, который был проанализирован автором, приводится список сокращений, использованных в работе, которые, на мой взгляд, всё же стоило продублировать для удобства в подписях к рисункам.

В целом эта глава написано интересно и у меня есть лишь незначительный комментарий. Автор пишет: «В самом деле, в результате конвергенции признаков науплии видов, принадлежащих к достаточно далеким друг от друга таксонам, могут приобрести определенное сходство. Поэтому к выводам о родственностях представителей родов и семейств, формально основываясь только на этих признаках, следует подходить очень осторожно. Именно поэтому при решении поставленных задач не использованы признаки, касающиеся особенностей строения науплиев». Действительно, использование только одной группы признаков, например, ларвальных, очень часто даёт необъективную картину родственных связей. Тем не менее, использование их наряду с признаками взрослых стадий, может существенно повысить вероятность выделения систематических групп. В любом случае, науплиальные признаки каждой из выделяемой групп каланоид стоило обсудить и оценить их вклад или «вред» в реконструкцию филогении группы. Кроме того, эти признаки были бы полезны для создания матрицы для кладистического анализа, если таковой планируется произвести.

**Глава 2.** В ней описываются морфологические признаки Calanoida, которые используются в макроклассификации отряда, приводится сравнение строения различных частей тела копепод, базирующееся на оригинальных данных автора и литературных данных. Глава является основой для последующих филогенетических и систематических заключений.

Из имеющихся замечаний к этой главе стоит упомянуть, что есть сведения, что ископаемые остатки копепод известны с Палеозоя (Selden P.A., Huys R., Stephenson M.H., Heward A.P., Taylor P.N., 2010. Crustaceans from bitumen clast in Carboniferous glacial

diamictite extend fossil record of copepods. Nature Communications 1: 50), а не с Триаса, как указывает автор (стр. 21).

На Рис. 1 отсутствуют стрелки, показывающие килевидный вырост на спинной стороне самцов, указанные в подписях. После подзаголовков, например, «2.2 Рострум» необходимо приводить ссылки на соответствующие рисунки, где эти структуры изображены. На Рис. 12 присутствуют буквенные обозначения непонятно что обозначающие, т.к. отсутствует их расшифровка в подписях.

В описаниях структур автором, наряду с нормальным термином «щетинка» часто используется термин «волосок». Например, «волосками покрыт внешний край первого членика эндоподита...». Мне непонятно, что такое волоски в данном случае? Это сетулы, щетинки или другие структуры? Волоски характерны для млекопитающих. Щетинки, покрытые сетулами, называются перистыми.

**Глава 3** посвящена филогенетическим отношениям между семействами Calanoida и во многом сочетает оригинальный авторский подход и предлагаемую им систему. Глава содержит крайне интересный и информативный опус по истории становления систематики Calanoida.

Тем не менее, к этой главе у меня возникло много вопросов. Не претендуя на истину в конечной инстанции, хочу сказать, что я не разделяю некоторые из подходов автора. В частности полное игнорирование морфологической кладистики и молекулярной генетики. Можно говорить о некоей тенденции в отечественной науке, противопоставляя её современной и даже «модной» западной науке, в которой подобные филогенетические исследования немислимы без привлечения данных молекулярно-генетического анализа и, тем более, кладистического анализа морфологических признаков. На самом деле существует только одна общемировая наука. Работы наших учёных уже давно интегрированы в международные исследования. Подобные работы ведутся не только на западе, но и в Японии, Китае, везде. И защита подобной работы за пределами нашей Родины имела бы большие проблемы.

Автор резонно говорит, что «Кладограмму строит компьютер, в который закладываются данные о распределении признаков... Между тем результаты вычислений по разным программам могут существенно различаться, поэтому последнее слово в их выборе остается за исследователем... Применение кладистического метода и процедуры математической кладистики не повышают объективность суждений о сходстве, и, следовательно, о филогенетическом родстве, они неизбежно связаны со значительным редукционизмом... Благодаря этим методикам «эволюция сводится к “минимальной” модели, организм сводится к сумме нескоррелированных признаков, филогенетическое

единство – к суммарному сходству по этим признакам и т. п. А творчество исследователя подчас сводится к “ремеслу” – к сумме навыков манипулирования определёнными техническими устройствами и компьютерными программами... Что касается использования методов молекулярно-генетического анализа, то помимо упомянутых проблем построения кладограмм с помощью компьютера присутствуют и иные существенные ограничения и недостатки. Применительно к видам Calanoida добавляется и их слабая изученность этим методом. Отсутствуют сведения по наиболее проблемным в систематическом плане видам, нередко известным лишь по единичным экземплярам».

Всё, что здесь сказано - правда, но лишь отчасти. Мы нигде не можем избежать субъективности. Предлагаемый автором «творческий подход» ещё более субъективен, чем описанные выше методы, т.к. целиком основан на авторском видении проблемы. Допустим, я верю в квалификацию автора, как специалиста, а, следовательно, в выбранные и отвергнутые им морфологические критерии и направленность их эволюции. Но вера в науке - не самое главное качество и многие просто не поверят в выводы автора. Я думаю, что в данной работе необходимо было привести оба подхода: «правильный» творческий авторский, основанный на знаниях автора и его чутье и «неправильный» кладистический, когда компьютер, с помощью различных методов построит по предложенным автором же морфологическим признакам (бог с ней, с молекулярной генетикой) «филогенетические деревья» (по терминологии Владимира Николаевича). Как показывает опыт, многие добротные компьютерные филогении, созданные по признакам, выделенными классными специалистами и ими же отобранные, совпадают с творческими авторскими. В этой связи, мне кажется, было бы крайне уместно увидеть такие построения, сделанные диссертантом - несомненно, классным специалистом, с его же последующей оценкой полученных деревьев - почему он хороши и что подтверждают, или почему плохи, и мы не должны на них ссылаться?

Показательно, что в следующей главе автор пишет: «Объективность обособления упомянутых групп родов семейства недавно была показана и средствами кладистического анализа (Bradford-Grieve & Ahyong, 2010)», признавая, что кладистический анализ всё же можно использовать для установления объективности.

Я считаю, что, отстаивая свою позицию, стоило уделить больше внимания обсуждению полученных другими авторами кладограмм, базирующихся на морфологических признаках и, особенно, филогенетических деревьев, базирующихся на анализе различных генетических маркёров, пусть и с критической стороны. Даже если разные авторы получили несходные деревья, то это не значит, что все они неправильные. Ранние попытки молекулярной филогении проводились без привлечения специалистов-

зоологов, поэтому, полученные тогда деревья выглядели несуразными. Однако ситуация в настоящее время изменилась кардинальным образом. Сформировался целый слой учёных одинаково хорошо владеющих молекулярными и зоологическими методиками. Кроме того, публикуются работы с привлечением известных специалистов по копеподам, таких как Джефф Бокшелл, Джанет Брэдфорд, Педро Мартинез Арбицу, Рони Хэйз и т.д., которые способны отличить правду от вымысла.

Более того, автор диссертации не обсудил и не сравнил свои данные с данными, полученными по ревизии семейств каланоид, в одной из недавних статей, написанной известными специалистами (Janet M. Bradford-Grieve, Geoffrey A. Boxshall, Leocadio Blanco-Bercial. 2014. Revision of basal calanoid copepod families, with a description of a new species and genus of Pseudocyclopidae). Ими осуществлён кладистический анализ по морфологическим признакам, а также по генетическим маркёрам целого ряда родов и семейств Calanoidea. В этой связи у меня возникает вопрос – планируется ли публикация новой системы в реферируемых журналах?

В поддержку Владимира Николаевича стоит отметить, авторы этой работы признают Pseudocycloidea в качестве базальной группы каланоид, "как уже отмечено Андроновым (2007)", реконструированная ими топология "частично совпадала с ранними филогениями, основанными на морфологии (Андронов, 1974...)", авторы отметили, что "наши заключения по поводу таксономической иерархии в основании дерева каланоид сходны с таковыми Андропова (2007)". Таким образом, последние молекулярно-генетические исследования во многом подтверждают его модель.

**Глава 4** посвящена классификации Calanoidea. В ней приводятся краткие диагнозы макротаксонов и комментарии по их поводу. Автор явным образом демонстрирует, что хорошо разбирается в фактологическом материале, и следует сказать, что вопрос в главе весьма проработан, информации изложено много, и рассуждения автора в рамках его модели представляются логичными и последовательными. В этой главе не помешали бы отдельные рисунки-схемы, отражающие родственные связи между обсуждаемыми семействами, т.к. воспринимать это из голого текста непросто.

Хочется отметить, что сами веслоногие рачки – достаточно мелкие животные, более того, автор исследует различные типы щетинок и другие скульптурные элементы. Для таких структур крайне удобно применение сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Например, автор пишет: «Так P5 выглядит на препаратах, придавленных покровным стеклом. На самом деле дистальная часть правой P5 располагается под некоторым углом по отношению к плоскости всего комплекса P5. В зависимости от этого угла, больше он 45° или меньше, при изготовлении препарата надавливание покровным

стеклом приводит к тому, что эта часть правой P5, несущая «клешню», скручивается в ту или иную сторону». Использование СЭМ помогло бы решить эту и ряд других проблем.

**Выводы** представлены 9 пунктами, они соответствуют задачам.

**Общее заключение о диссертации.**

Хотя при прочтении диссертации у меня возник ряд критических замечаний, что нормально при защите докторской работы, следует отметить, что впечатление от этой работы позитивное и замечания не уменьшают её достоинств. Несомненно, перед нами оригинальное и законченное исследование, а автор диссертации может претендовать на присуждение степени доктора биологических наук. Диссертационная работа Владимира Николаевича Андропова относится к типу зоологических монографических работ, редко защищаемых в наше время. В этом её привлекательность и оригинальность.

Содержание автореферата соответствует содержанию диссертации.

Материалы диссертации доложены на ряде конференций. По материалам диссертации опубликованы 24 работы, 17 из них - это статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ ("Зоологический журнал", "Arthropoda Selecta", "Zootaxa"). В 2014 году вышла также книга автора по теме диссертации.

Диссертационная работа Владимира Николаевича Андропова является завершённой научно-квалификационной работой и соответствует основным квалификационным критериям (пункт 9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842), а ее автор заслуживает присуждения искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология.

10 октября 2018 г.

Доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник Беломорской биологической станции биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, 119234 Москва, Воробьёвы горы, д. 1, стр. 12, тел. +74959394233, e-mail: [gakolbasov@gmail.com](mailto:gakolbasov@gmail.com)



Григорий Александрович Колбасов

Подпись ведущего научного сотрудника ББС МГУ, д.б.н. Г.А. Колбасова  
заверяю. Декан биологического факультета МГУ



Михаил Петрович Кирпичников

