

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
БИОРАЗНООБРАЗИЯ НАЗЕМНОЙ БИОТЫ
ВОСТОЧНОЙ АЗИИ»**
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
(ФНЦ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ДВО РАН)
690022, г. Владивосток
проспект 100-летия Владивостока, 159
тел.: (423) 231-04-10, факс: 231-01-93
e-mail: info@biosoil.ru

«УТВЕРЖДАЮ»



« 21 » __ сентября __ 2022 г. № 16147/

ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Федерального государственного бюджетного учреждения науки
"Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии"
ДВО РАН на диссертацию
Махова Ильи Андреевича

"Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Байкальского региона:
анализ видового состава и создание библиотеки ДНК-баркодов",
представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук
по специальности 1.5.14. Энтомология (биологические науки)
в диссертационный совет 24.1.026.01, созданный на базе
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
«Зоологический институт Российской академии наук» по адресу:
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 1.

Актуальность работы. Диссертационная работа Ильи Андреевича Махова посвящена изучению фауны и зоогеографии пядениц Байкальского региона в составе Иркутской области и Республики Бурятия. Байкальский регион представляет большой научный интерес с точки зрения биогеографии, так как в его пределах проходят северные и южные, восточные и западные границы распространения многих организмов. Регион, будучи заключённым между бореальной тайгой с севера и монгольскими степями и пустынями с юга, служит пульсирующим "бутылочным горлышком" для обмена мезофильной суббореальной фауны между западной и восточной Палеарктикой, расширяющимся в термоплювиальные климатические фазы, и сужающимся в криоксерические. Тем не менее, биота региона остаётся до сих пор недостаточно изученной, в том числе и пяденицы. Публикаций по этому семейству в Байкальском регионе мало, они содержат много противоречий в идентификации видов и явно не исчерпывают местную фауну. Молекулярно-генетические исследования пядениц прибайкальской фауны до сих пор почти не проводились. Особую актуальность работе Ильи Андреевича придаёт включение озера Байкал в 1996 году в список объектов Всемирного Наследия ЮНЕСКО, в связи с чем сохранение и мониторинг биоразнообразия озера и окружающих его экосистем стали приоритетными задачами для биологов.

Научная новизна представляемых исследований состоит в составлении критически переработанного и значительно пополненного списка видов семейства Geometridae Байкальского региона в составе 360 видов из 143 родов. Для фауны России впервые приведено 2 вида, а 6 видов впервые были отмечены в фауне Байкальского региона. В фауне Иркутской области зарегистрировано 25 новых видов, в Республике Бурятия – 10 новых видов для данных территорий. Предложена 1 новая синонимия и уставлены 2 новые таксономические комбинации. Обнаружен 1 вид, вероятно, новый для науки. Три вида переопределены, и для 21 вида, ранее приведённых в литературе, обитание в регионе признано сомнительным. Впервые составлены определительные ключи для родов и видов пядениц региона. Впервые создана библиотека ДНК-баркодов пядениц Байкальского региона, которая включает 633 нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI для 312 видов (86 % состава фауны). Для 17 из них ДНК-баркоды были получены впервые. Впервые проведён хорологический анализ фауны пядениц региона. #

Представляемые соискателем исследования по теме диссертации вносят существенный вклад в познание биологического разнообразия пядениц Байкальского региона и его зоогеографической структуры. Составленные определительные ключи и атлас гениталий могут стать справочными материалами для студентов биологических специальностей, начинающих лепидоптерологов, работников региональных особо охраняемых природных территорий. Собранная библиотека ДНК-баркодов может послужить источником генетических данных для таксономических ревизий и филогеографических исследований, а также позволит проводить формализованную идентификацию пядениц байкальского региона на основе ДНК-баркодинга, в том числе – преимагинальных стадий развития.

Основные положений диссертации опубликованы в 11 печатных работах, из них 6 – в изданиях, рекомендованных ВАК РФ. Они полностью отражают основное содержание диссертации

Обоснованность и достоверность научных положений, выводов и заключений исследования основаны на многолетних регулярных исследованиях, проводимых по стандартизированным методикам, принятым в данной области науки. Достоверность идентификации проблемных видов была подтверждена ведущими российскими и зарубежными специалистами по пяденицам, достоверность опубликованных результатов исследования подтверждена независимыми рецензентами авторитетных изданий. Выводы соответствуют задачам исследования и обосновано вытекают из первичных данных и методов их анализа. Успешное прохождение широкой общественной экспертизы исследований подтверждается апробированием результатов на 5 международных и всероссийских конгрессах и конференциях.

Содержание диссертации. Диссертация состоит из двух томов. В первый том вошли введение, 4 главы текста, заключение, выводы и список литературы, который включает 414 источников (в том числе 273 на иностранных языках), содержательно покрывающих весь спектр исследований, представленных в диссертации. Основная часть работы изложена на 165 страницах и содержит 30 рисунков. Второй том включает 6 приложений.

Во **Введении** (8 стр.) по стандартной схеме изложены обоснование актуальности работы, цель и задачи исследования, научная новизна, положения, выносимые на защиту, теоретическая ценность и практическая значимость работы, декларация личного вклада соискателя, оценка степени достоверности полученных результатов и их апробация, отчет по публикациям по теме диссертационной работы, её структура и объем, и благодарности.

Целью работы поставлено уточнение видового состава, и выявление таксономической и хорологической структуры пядениц Байкальского региона с использованием интегративного подхода. Восемь поставленных задач последовательно

подводят к достижению главной цели исследования. Сформулировано 4 защищаемых положения, которые нуждаются в небольших комментариях.

Первое защищаемое положение состоит в утверждении того, что составленные соискателем определительные ключи в совокупности с библиотекой ДНК-баркодов позволяют осуществлять надёжную видовую идентификацию пядениц региона. Собственно, это положение не может быть защищено в ходе соответствующей процедуры, поскольку это прикладное приложение диссертации апробируется в процессе практического использования разработанных диагностических критериев различными пользователями.

Второе положение, по сути, сводящееся к утверждению важности сравнения морфоструктур и ДНК-баркодов при идентификации видов, особенно – проблемных, можно считать уже общепринятым, и вряд ли нуждается в специальной защите.

Третье защищаемое положение гласит о том, что совместное использование морфологии гениталий, изменчивости молекулярных митохондриальных и ядерных маркеров, и тестирование инфицированности *Wolbachia* позволяет выявить природу митохондриального полиморфизма "симпатричных кластеров" в морфологически сходных группах особей. Это положение, действительно, нуждается в защите.

Четвёртое положение, объясняющее относительное богатство региональной фауны пядениц положением территории "на границе евро-сибирской и сибирско-дальневосточной лепидоптерофаун", сформулировано корректно, однако предполагает, в том числе, сравнение с соседними региональными фаунами, которое не проведено.

Первые две главы диссертации имеют служебный характер и представляют историческую и методическую основы исследования.

В **Главе 1**, "Обзор литературы" дан физико-географический очерк Байкальского региона, в котором рассмотрены "Терминология", рельеф и геологическое строение, климат и растительность, дан обзор истории изучения пядениц Байкальского региона, которая подразделена на 3 периода: дореволюционный, период изучения видов-вредителей и период исследования локальных фаун. В третьем подразделе главы рассмотрены библиотеки ДНК-баркодов чешуекрылых и их роль в изучении региональных фаун. Все вышеприведённые вопросы рассмотрены с высокой детальностью, позволяющей составить полное представление о рассматриваемых предметах.

К дискуссионным моментам этой главы можно отнести содержание пункта "Терминология", в котором описывается объем наименования "Байкальский регион" и его отличия от других сходных по звучанию обозначений территорий вокруг озера Байкал. Во-первых, название пункта не соответствует его содержанию, поскольку оно не рассматривает географическую терминологию как таковую. Во-вторых, на наш взгляд, было бы достаточно описать границы исследуемого региона. В-третьих, данный подраздел не устраняет "некоторую путаницу, возникшую после использования термина «Прибайкальский регион»" (стр. 14) в Каталоге чешуекрылых России, поскольку его содержание чётко определено в этом издании и, по сути, является не географическим названием, а рабочим обозначением, сущностно таким же, как и "Байкальский регион" соискателя.

В разделе по истории изучения фауны пядениц байкальского региона несомненный интерес подставляют "кривые видового насыщения" для всего семейства и по подсемействам (рис. 2 и 3). К сожалению, они использованы исключительно как иллюстрации, без анализа полученных кривых и пояснения смысла их приведения для каждого подсемейства. Кроме того, следует учитывать, что приведённые значения кривых за XIX век и за начало XX века приблизительные, поскольку приведения пядениц в

публикациях тех лет во многих случаях невозможно однозначно ассоциировать с принятой здесь территорией Байкальского региона.

Из незначительного количества мелких шероховатостей в тексте следует упомянуть только ошибочность синонимии "*Acidalia rufularia* [= *Holarctias rufinularia* Stgr.]" (стр. 25), тогда как актуально *Acidalia rufularia* является младшим синонимом *Holarctias rufinaria*.

Обзор библиотек ДНК-баркодов чешуекрылых сделан в очень оптимистическом ключе, который, тем не менее, не полностью поддерживается собственными исследованиями соискателя, представленными ниже.

В **Главе 2**, "Материалы и методы", детально описаны места и методы сбора материалов, препарирование и определение бабочек, рассмотрены терминология морфологических структур и классификация ареалов, освещены применённые методы молекулярно-генетического анализа, включая детальное описание экстракции ДНК, амплификации и секвенирования целевых нуклеотидных последовательностей, проведение контроля в отношении последовательностей неизвестного происхождения и псевдогенов, и методы филогенетического анализа полученных данных.

К сожалению, подраздел "Терминология морфологических структур" включает всего одну фразу, в которой цитируется ряд работ, из которых строению гениталий посвящены только иностранные публикации, а номенклатура жилкования крыльев принята по Владимиру Ивановичу Кузнецову и Анатолию Александровичу Стекольникову (1997). Однако именно последним авторам принадлежит наиболее глубокая разработка морфологии генитальных структур на основе критериев гомологии, тогда как для системы обозначения жилок лучше сослаться на зарубежных авторов, специально занимавшихся этими вопросами. Обзору классификаций ареалов тоже посвящена только одно предложение с цитированием известных работ Кирилла Борисовича Городкова. Методы использованных молекулярно-генетических исследований, в отличие от двух предыдущих подразделов, описаны исчерпывающе детально (на 7 страницах) и в комментариях не нуждаются.

Глава 3 наименована как "Морфологическое исследование и ДНК-баркодинг", и включает 3 основных подраздела. Первый подраздел посвящён результатам исследования морфологии гениталий пядениц и включает описание генитального аппарата *Hypoxystis reticulata*, обзор различий в строении генитального аппарата у близких видов, описание возможной гибридной формы двух близких видов и обсуждение внутривидовой изменчивости в строении гениталий.

Автор указывает, что ему удалось исследовать гениталии и всех 360 видов пядениц, приводимых в литературе для исследуемого региона. Несмотря на наличие заголовка "Первописание генитального аппарата *Hypoxystis reticulata*", фактически описываются гениталии самки, а гениталии самца только иллюстрируются. Кроме того, слово "первописание" обычно применяется к описанию нового таксона, а не к впервые описываемым морфоструктурам. Описание гениталий самки начинается нетрадиционно, с внутренней структуры – копулятивной сумки, хотя обычно его начинают с наружных структур – тергита, стернита, остиальной области, постепенно переходя к внутренним частям копулятивного аппарата. Склеротизация задней части дуктуса обозначена описательно, как "незамкнутый широкий кольцевидный склерит, охватывающим его [дуктус] с дорзальной стороны", тогда как имеется широко принятое название этой структуры, в том числе В. И. Кузнецовым и А. А. Стекольниковым – антрум. Также, описательно, даются обозначения структур копулятивных аппаратов у *Thalera chlorosaria* и *Thalera fimbrialis*. Неудачно название "костальный отросток" для дорсального выроста вальвы. В стеригме самки описывается "внутренний склерит", хотя на рисунке 7 он показан как наружная медиальная слегка инвагинированная структура стеригмы. При описании гениталий *Isturgia kaszabi* и *Isturgia murinaria* обозначается "дорзальная ветвь вальвы", хотя к ней применимо название "кукуллус" в соответствии с гомологией

структуры. При рассмотрении отличий *Horisme falcata* и *Horisme scotosiata* автор не указывает, что гениталии обоих видов уже были описаны Яном Вийдалеппом (1975). При сравнении гениталий самок этих видов в качестве дифференцирующего признака приводится распределение сигнумов, хотя более очевидным является отличие по длине антрума. В целом, при описании морфоструктур целесообразнее использовать терминологию, основанную на их гомологии, однако для целей простой идентификации видов, преследуемой в данной работе, использование описательных обозначений допустимо.

Обсуждение возможности существования гибридной формы между *Idaea dohlmanni* и *Idaea serpentata* требует отдельного рассмотрения. Действительно, кажется, что гениталии самцов (или одного самца? – из текста не ясно) и самки бабочек из Минусинской котловины мозаично сочетают признаки обоих видов. Однако сама по себе морфологическая "переходность" не свидетельствует о вероятном гибридном происхождении этой формы. Мозаичное распределение признаков у близких видов может быть проявлением закона гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова. Кроме того, рассматриваемые "гибридные" особи имеют и собственные характеристики (судя по фотографиям гениталий на рис. 15): в отличие от обоих потенциально "родительских" видов, у самца часть вальвы дистальнее вентрального выроста короче и шире, а у самки большим размером обладает левая склеротизация копулятивной сумки, а не правая. Формально, такие отличия, будь они устойчивы и имея их носители конкретный ареал, подходят под видовые, особенно принимая во внимание однообразие гениталий самцов, в целом свойственное роду *Idaea*. Ниже, при обсуждении проблемы идентичных ДНК-баркодов у морфологически различимых видов, предполагается зона возможной симпатрии *Idaea dohlmanni* и *Idaea serpentata* (стр. 77), однако она не установлена для района Минусинской котловины. Таким образом, гибридное происхождение обсуждаемой популяции(?) является лишь одной из гипотез, не имеющей своего фактологического преимущества.

При обсуждении внутривидовой изменчивости в строении гениталий *Scopula immutata* не упоминается то, что внутривидовой полиморфизм в строении церат широко встречается в роде *Scopula* и неоднократно описан в литературе, что затрудняет использование признаков 8-го стернита брюшка самцов для идентификации видов.

Обращает на себя внимание то, что при описании различий в строении генитального аппарата для большинства пар видов исследованный материал не приводится, за исключением *Cleta jacutica* и *Cleta perpusillaria*, и *Idaea dohlmanni* и *Idaea serpentata*.

Второй подраздел главы 3 посвящён ДНК-баркодам в таксономии и видовой диагностике "прибайкальских" [но см. подраздел "терминология" в главе 1] пядениц. В нем рассмотрены создание библиотеки ДНК-баркодов, выявленные случаи ошибочной видовой идентификации в научных публикациях и в публичных базах данных, обсуждены морфологически сходные виды, разграниченные на основании анализа ДНК-баркодов, проблема идентичных баркодов у разных видов Geometridae, вопросы возможной синонимии и изменения таксономического статуса, показаны выявленные новые митохондриальные гаплогруппы, проведено тестирование гипотез, объясняющих глубокую дивергенцию симпатричных митохондриальных линий сибирских Geometridae, выполнен контроль в отношении последовательностей неизвестного происхождения и псевдогенов, а также проанализированы митохондриальные линии пядениц из рода *Alcis* (*A. deversata*, *A. repandata* и *A. extinctaria*) и *Thalera chlorosaria*. Подраздел чрезвычайно насыщен корректной генетической информацией, демонстрирующей высокую квалификацию соискателя в молекулярной генетике.

В подразделе сообщается, что с участием соискателя было обработано 633 образца прибайкальских пядениц, принадлежащих к 312 видам. При этом 97 % изученных ДНК-баркодов оказались видоспецифичными, и в большинстве случаев эти различия

превышали уровень в 2–3 %. Такие показатели генетической дифференцированности видов ожидаемы для пядениц северной Евразии, в большинстве своём хорошо различающихся морфологически. Тем не менее, было выявлено 11 видовых пар, в которых баркоды не позволяют достоверно идентифицировать вид, полностью (или почти полностью) совпадая у двух близких таксонов, либо частично перекрываясь у части популяций.

При рассмотрении морфологически сходных видов, разграниченных на основании анализа ДНК-баркодов, проанализированы пары "видов-двойников" *Macaria alternata* – *Macaria shanghaiaria*, *Isturgia murinaria* – *Isturgia kaszabi*, *Chlorissa viridata* – *Chlorissa obliterated*, и *Rheumaptera cervinalis* – *Rheumaptera neocervinalis*, которые, при значительном внешнем сходстве, как было выяснено, обладают характерными видовыми дистанциями по ДНК-баркодингу. Собственно, сомнений в видовой специфичности данных таксонов не возникало (кроме пары *Chlorissa viridata* – *Chlorissa obliterated*), поскольку они надёжно различимы по строению гениталий. Тем не менее, проведённый анализ подтвердил их текущий таксономический ранг, а для пары *Chlorissa viridata* – *Chlorissa obliterated* было установлено ключевое диагностическое различие в строении эдеагуса. По паре *Rheumaptera cervinalis* – *Rheumaptera neocervinalis* следует уточнить, что наличие второго вида в Байкальском регионе первично было установлено чисто морфологически (Makhov, Beljaev, 2019), что не соответствует указанию в диссертации о том, что "*Rh. neocervinalis* ... был впервые зарегистрирован в Сибири только благодаря ДНК-баркодингу" (стр. 72). Кроме того, *Rh. neocervinalis* описан из Японии, и баркод вида из типового региона неизвестен. Поэтому утверждать, что баркод *Rh. neocervinalis* из Байкальского региона маркирует вид в целом, нет оснований.

Для 11 случаев совпадения баркодов между ранее признанными видами, автор принял их прежний видовой статус на основании морфологического критерия.

В подразделе, посвящённом вопросам возможной синонимии и изменения таксономического статуса, обсуждаются 3 проблемных комплекса видов: *Hemistola zimmermanni*, *Hemistola intermedia* и *Hemistola veneta*, *Nebula mongoliata* и *Nebula korschunovi*, и *Asthena anseraria* и *Asthena corculina*. В первой группе проблема стоит в высокой степени сходства строения гениталий в видовой группе *Hemistola chrysoprasaria*, отличаемых, главным образом, по особенностям рисунка крыла, довольно сильно вариативным, в силу чего часто встречаются ошибки в идентификации этих таксонов. Автором проведён их обширный молекулярно-генетический анализ, однако, не завершившийся конкретными результатами. В случае с *Hemistola veneta*, описанной из Японии, идентификация образца из Китая в BOLD этим видом не обоснована и вызывает сомнения; вероятнее всего, этот образец относится к *Hemistola zimmermanni*. В случае с *Hemistola intermedia* у соискателя также не было образцов из типовой местности таксона, Минусинской котловины, тогда как о похожих мелких экземплярах из Байкальского региона и ранее было известно, что они морфологически соответствуют *Hemistola zimmermanni*, а не *Hemistola intermedia*. Типы *Hemistola intermedia* парадоксально сочетают строение усиков самцов, как у *Hemistola chrysoprasaria*, и паттерн рисунка крыльев, как у *Hemistola zimmermanni*. Замечание соискателя о том, что "среди бабочек, собранных нами в Байкальском регионе, обнаруживаются экземпляры разного размера, и как следствие, длина гребней антенн у них немного варьирует", не корректно по отношению к проблеме *Hemistola intermedia*, поскольку гребни усиков у последней короче не в абсолютном отношении, а в отношении длины стрежня усика, что не зависит от размера бабочки.

Проблема с *Nebula korschunovi*, как и с *Hemistola intermedia*, состоит в том, что таксон известен только по типовому экземпляру. Хотя предположение автора об идентичности *Nebula korschunovi* с *Nebula mongoliata* не лишено оснований, тем не менее,

до тех пор, пока не собраны дополнительные конспецифичные экземпляры в типовой местности (Хакасии), нет возможности объективно обсуждать статус этого таксона.

Следует отметить очевидный параллелизм в проблематике *Hemistola intermedia*, *Nebula korschunovi* и гипотетического гибрида между *Idaea dohlmanni* и *Idaea serpentata* – они описаны из района Минусинской котловины. Поэтому их морфологическая обособленность может иметь общую причину.

Разрешение соискателем ситуации с таксономическим рангом *Asthena anseraria* и *Asthena corculina* является очевидным успехом применённого им интегративного подхода. Достижением работы также служит выявление новых митохондриальных гаплогрупп у 9 видов пядениц из Байкальского региона, резко дифференцированных в отношении ДНК-баркодов по сравнению с номинально конспецифичными таксонами из других территорий. Соискателем обсуждаются таксономические проблемы, связанные с этими открытиями, и возможные пути их решения.

Завершает третью главу один из важнейших аналитических подразделов диссертации - тестирование гипотез, объясняющих глубокую дивергенцию симпатричных митохондриальных линий сибирских Geometridae, выполненное на примере *Alcis deversata*, *Alcis extinctaria* и *Thalera chlorosaria*. Соискателем проведено тестирование трёх гипотез, объясняющих присутствие в одной популяции более одного типа митохондриального баркода: наличие нераспознанных криптических видов; заражение эндосимбиотической бактерией *Wolbachia*; вторичное слияние ранее длительно обособленных популяций; и митохондриальная интрогрессия от другого вида посредством межвидовой гибридизации. Тестирование и обоснование полученных результатов проведено на высоком технологическом и теоретическом уровне путём исследования ядерных маркеров GAPDH ["GADPH" автора] и RpS5, выявления инфицирования *Wolbachia*, и изучения морфологии и экологических предпочтений разных гаплогрупп рассматриваемых видов. Соискатель последовательно тестирует эти гипотезы, однако заключающие выводы прочему-то озвучивает только в Главе 4 в подразделе 4.4 "Проблема «один вид – несколько баркодов» (см. ниже).

К сожалению, имеются небольшие недочёты на рисунках, сопровождающих данный подраздел. Неудачны названия рисунков 20, 21 и 22, озаглавленных идентично: "Результат анализа, иллюстрирующего отношения COI гаплотипов". С одной стороны, стилистически неудачна сама формулировка, поскольку не результат анализа иллюстрирует, а рисунок иллюстрирует результат анализа. С другой стороны, в подписях к рисункам 21 и 22, только добравшись до текста у конца подписи после пояснения к обозначению "D", мы узнаём, что в первом случае изображена сеть гаплотипов из разных точек сборов обоих видов (то есть – географическое распределение гаплотипов), а во втором - изображена сеть гаплотипов двух разных видов (то есть – таксономическое распределение гаплотипов). Для правильного восприятия изображений эти отличия в содержании рисунков должны были быть отражены в заглавной фразе подписей. Кроме того, на рисунках 21 и 22 ареал *Alcis repandata* показан на востоке не доходящим до Енисея, тогда как известное распространение вида достигает юго-западной Якутии (Беляев, Бурнашева, 2014). Такое широкое перекрывание ареалов *Alcis repandata* и *Alcis extinctaria* в Сибири не позволяет считать их "викарирующими видами" (стр. 129).

Заключительная Глава 4 посвящена обсуждению и созданию итогового фаунистического списка пядениц Байкальского региона. В ней рассмотрены проблемы идентификации видов и наличия криптических видов, проблема «два вида – один баркод» и проблема «один вид – несколько баркодов», даны обзоры вновь выявленных видов Geometridae в фауне Байкальского региона - для России в целом, для всего Байкальского региона, а также отдельно для Иркутской области и Республики Бурятия, приведены виды с уточнённым определением и сомнительные указания в фауне Байкальского региона,

сделан фаунистический обзор и дана хорологическая характеристика фауны пядениц Байкальского региона.

Глава начинается с обсуждения таксономического понятия "вид". Обращение соискателя к теоретической концепции вида заслуживает безусловного одобрения. Автор утверждает, что в данной работе придерживаемся унифицированной концепции вида, которую формулирует как "самостоятельно эволюционирующую группу метапопуляций (независимую эволюционную линию), которая соответствует ключевым критериям одной из концепций вида" (по De Queiroz, 2007). Однако эта дефиниция является теоретической логической конструкцией, абстрагированной от конкретных свойств вида, и, в силу этого, не операциональной в практическом применении. Кроме того, рассматривая в качестве основы вида независимую эволюционную линию, эта дефиниция может быть применена также к таксону любого ранга выше вида, так как не содержит в себе ранговой характеристики, определяемой анагенетической дистанцией. В практической работе могут быть использованы операционные концепции, в том числе перечисленные Ильёй Андреевичем: "биологическая (Coyne, Orr, 2004), диагностическая (De Queiroz, 2007), филогенетическая (Cracraft, 1983; Coyne, Orr, 2004), генеалогическая (Ball et al., 1990), экологическая (Van Valen, 1976; Andersson, 1990) и т. д.". В этой цитате обращает на себя внимание приписывание биологической концепции вида Coyne и Orr, тогда как её общепринятым авторам считается Эрнст Майр. Судя по содержанию диссертации, её автор операционально придерживается диагностической концепции вида (вариант "вида систематиков"), причём с бóльшим акцентом на морфологическую, чем на генетическую идентификацию на основе баркодирования.

Этому соответствуют также "практические критерии для выделения видов", приведённые автором на страницах 113 и 114. Приведённые критерии вполне операциональны, однако в качестве объекта суждения приняты не популяции, а "кластеры особей". Вероятно, данные критерии следует понимать в качестве руководства по таксономическому структурированию молекулярно-генетических деревьев, что свидетельствует о теоретической связи критериев с филогенетической концепции вида. Второй и третий критерии, постулирующие значения генетических дистанций для разграничения видов и подвидов, имеют ограниченное применение, поскольку сам соискатель рассматривает нередкие случаи нулевой разницы по баркоду между "хорошими" морфологическими видами, тем не менее, не понижая их в ранге. То есть, морфологический критерий вида в данном исследовании остаётся ведущим, несмотря на акцентирование внимания на филогенетическом молекулярно-генетическом подходе.

В подразделе, посвящённом идентификации видов, обсуждена и исправлена серия ошибочных определений пядениц в публичных базах данных BOLD и GenBank, в том числе с использованием оригинальных нуклеотидных последовательностей, полученных соискателем.

Содержание подразделов 4.2 "Проблема криптических видов", 4.3 "Проблема «два вида – один баркод»" и 4.4 "Проблема «один вид – несколько баркодов»" в значительной степени перекликаются с материалами главы 3 и в ней смотрелись бы органичнее. К тому же это позволило бы избежать в тексте довольно многочисленных дублирующих мест. Касаясь проблемы криптических видов у пядениц, следует отметить, что все обсуждаемые соискателем виды можно назвать криптическими лишь условно, поскольку они могут быть надёжно диагностированы устойчивыми морфологическими признаками. Малозаметность таких признаков для нетренированного глаза не делает вид криптическим, то есть, неразличимым морфологически. Однако молекулярно-генетические исследования могут оказать существенную помощь в обнаружении диагностических признаков в случаях таксонов с мозаичным распределением морфологических признаков, переменных в соответствии с упомянутым выше законом гомологических рядов наследственной изменчивости. Такая переменность,

действительно, может становиться "камнем преткновения" для морфологической диагностики.

При обсуждении причин идентичных баркодов у морфологически ясно различных видов автор склоняется к гипотезам митохондриальной интрогрессии и недавнего обособления таксонов. К сожалению, автор не объясняет возможный механизм интрогрессии, и не даёт ссылки на соответствующие публикации. Почти общепринято, что митохондрии наследуются по женской линии. Для некоторых групп животных показано, что митохондрии сперматозоида, попадающие в яйцеклетку при оплодотворении, в норме полностью элиминируются под действием различных внутриклеточных механизмов; в очень редких случаях они выживают, но организмы со смешанным митохондриальным набором в клетках обладают пониженной жизнеспособностью. У позвоночных животных митохондриальная интрогрессия описывается как весьма сложный механизм неоднократных возвратных скрещиваний между близкородственными таксонами (обычно подвидами, принятыми в биологической концепции вида), дающими плодовитое потомство. С этих позиций постулирование доступности для бабочек межвидовой гибридизации, сопровождающейся митохондриальной интрогрессией, требует пояснений.

При обсуждении причин внутривидового митохондриального полиморфизма соискатель вновь, как и в Главе 3, логически анализирует гипотезы, объясняющие его причины: гипотезу криптических видов, гипотезу анцестрального полиморфизма, гипотезу митохондриальной интрогрессии, гипотезу влияния инфицированием *Wolbachia* и гипотезу вторичного контакта пространственно изолированных популяций. Здесь же приводятся выводы, полученные при исследовании митохондриального полиморфизма в паре видов *Alcis repandata* - *Alcis extinctaria* и у *Thalera chlorosaria*.

Наиболее вероятной из рассмотренных гипотез, объясняющих идентичность одного из COI гаплотипов в паре морфологически отчётливо дифференцированных видов *Alcis repandata* - *Alcis extinctaria*, принимается митохондриальная интрогрессия в результате межвидовой гибридизации (но см. комментарий выше). Об этих видах сказано, что "не было обнаружено значительной дифференциации между баркодами *A. extinctaria* и *A. repandaria*, поэтому между ними в недавнем прошлом могла происходить митохондриальная интрогрессия, либо горизонтальный поток генов все ещё продолжается" (стр. 98). В поддержку этого предположения автор пишет, что "эти виды ... чётко различаются по строению гениталий самцов. Однако гениталии самок у *A. repandata* L. и *A. extinctaria* Ev. едва различимы; следовательно, гибридизация между этими видами выглядит весьма вероятной" (стр. 129).

Однако межвидовое структурное сходство копулятивных аппаратов свидетельствует только о возможном отсутствии прекопуляционной механической изоляции, но не указывает на возможность гибридизации, сопровождающейся предполагаемой интрогрессией, то есть, на получение жизнеспособного фертильного потомства. Кроме того, среди обсуждаемой пары видов, обладающей в Сибири широко перекрывающимися ареалами, не известны потенциально гибридные особи со "смешанными" признаками, что не позволяет утверждать о жизнеспособности гибридного потомства. Таким образом, хотя гипотеза о межвидовой митохондриальной интрогрессии представляется наиболее обоснованной, механизм её реализации остался нераскрытым.

Вероятной причиной митохондриального диморфизма, обнаруженного соискателем у *Alcis deversata* и *Thalera chlorosaria* (см. Главу 3), выдвигается гипотеза вторичного контакта ранее пространственно изолированных популяций. Однако обращают на себя внимание существенные генетические дистанции между выявленными внутривидовыми гаплотипами (~ 4-6%), превышающие таковые между ближайшими к ним "хорошими" видами (см. табл. 8 и табл. 12). С этой точки зрения более вероятной гипотезой

представляется получение дополнительного гаплотипа от ещё не изученного генетически, неопisanного или вымершего вида.

В подразделе 4.5 "Список видов" приведены и прокомментированы все фаунистические инновации, сделанные автором в своей работе.

В подразделе 4.6 "Фаунистический обзор" произведены формальные подсчёты таксонов пядениц различного ранга в фауне Байкальского региона и приведены краткие очерки подсемейств, выполненные в основном на основании литературных источников, но также включающие обзоры некоторых проблемных групп, рассмотренных автором в ходе собственных исследований.

Хорологическая характеристика фауны пядениц байкальского региона выполнена компактно, и, очевидно, не являлась одной из основных задач диссертации. Для классификации ареалов пядениц Байкальского региона была принята широтно-долготная система, разработанная Кириллом Борисовичем Городковым. Она отличается гибкостью применения, важной для таксонов с недостаточно известным распространением. Но она тоже обладает недостатком слабой формализованности, проистекающей из этой гибкости. Это приводит к большому простору для типизации ареалов различными исследователями, результаты которых не всегда легко сопоставимы, в частности, потому, что авторами недостаточно чётко описываются принимаемые зональные и секторальные рубежи. Тем не менее, применение этой методики позволяет адекватно оценить участие основных аналогических групп в различных региональных фаунах.

В результате анализа долготных групп анналов автор приходит к закономерному выводу о преобладании в регионе видов пядениц с широкими транспалеарктическим и трансголарктическим распространением. Интересен несколько неожиданный вывод автора о почти двукратном преобладании в Байкальском регионе видов из сибирско-дальневосточной ареалогической группы над евро-сибирскими пяденицами. В значительной степени этот результат был получен на основании фаунистических находок, сделанных соискателем.

К сожалению, географические границы выделенных долготных групп ареалов описаны схематично и не во всех случаях, что не позволяет корректно оценить ассоциацию с ними некоторых видов. Вызывает удивление выделение дальневосточной группы ареалов (2 вида) (табл. 18): обнаружение таксона в Байкальском регионе автоматически классифицирует его как сибирско-дальневосточный в долготном аспекте. Более того, в Приложении 5 не удалось обнаружить виды пядениц, ареалы которых были бы охарактеризованы автором как дальневосточные.

В **Заключении** к диссертации лаконично изложены актуальность исследования, основная выявленная фаунистическая новизна, а также важность проведенных изысканий для науки и практического использования.

По результатам работы соискателем предложено 8 **Выводов**, соответствующих поставленным задачам и сформулированным защищаемым положениям, и полностью отражающих основные достижения проведённых исследований. Однако к некоторым выводам хочется дать редакторские комментарии.

В первом выводе говорится о **сравнительном** [выделено составителем отзыва] богатстве фауны пядениц Байкальского региона, однако, нигде в тексте диссертации это богатство по отношению к другим регионам не оценивается. В этом выводе следовало бы ограничиться констатацией зоогеографической разнородности региональной фауны и её "переходного" характера между Западной и Восточной Палеарктикой, и между бореальной сибирской тайгой и суббореальными монгольскими степями.

В третьем выводе утверждение о том, что "совместное использование четырёх групп признаков ... позволяет выявить природу ... митохондриального полиморфизма" кажется слишком сильным по отношению к реально полученным результатам; корректнее было бы сказать, что такое использование позволяет выдвинуть наиболее вероятную гипотезу,

объясняющую данное явление. То же относится и к пятому выводу, утверждающему, что "среди палеарктических видов *Alcis* обнаруживаются **явные следы недавней** [выделено составителем отзыва] митохондриальной интрогрессии": в соответствии с содержанием работы, возможное наличие митохондриальной интрогрессии является наиболее вероятной гипотезой из рассмотренных, но нет оснований говорить о её явном наличии в недавнем прошлом.

В шестом выводе, утверждающем об эффективности ДНК-баркодинга для разграничения **в регионе** [выделено составителем отзыва] ряда "видов-двойников", последняя приведённая пара видов, *Rheumaptera cervinalis* и *Rheumaptera neocervinalis*, не соответствует условию их региональной симпатрии, поскольку известная граница распространения первого вида проходит значительно западнее Байкальского региона.

Во втором томе диссертации на 432 страницах помещены **6 Приложений**, включающих список местонахождений пядениц в Байкальском регионе, идентификационные номера полученных баркодов, депонированных в базах данных GenBank и BOLD Systems, список оригинальных образцов *Alcis* и *Thalera*, использованных в молекулярно-генетическом анализе, данные о сиквенсах, загруженных из баз данных GenBank и BOLD с целью использования в молекулярно-генетическом анализе *Alcis* и *Thalera*, аннотированный каталог пядениц Байкальского региона, их определительный ключ и атлас их генитальных структур. Приложения предоставляют исчерпывающую информацию о материалах, положенных в основу диссертации, и служат её неотъемлемой частью.

В целом, диссертация Ильи Андреевича написана хорошим научным языком и богато проиллюстрирована высококачественными фотографиями и оригинальными рисунками гениталий пядениц. Обращает на себя внимание незначительное количество опечаток и вообще технических огрехов, приходящееся на очень большой объем текста. Не исключено, что некоторые части текста можно было бы подать в более "отжатом" виде, а небольшая перекомпоновка некоторых разделов позволила бы избежать иногда встречающегося дублирования информации и облегчала бы восприятие текста. Тем не менее, эти редакционные рекомендации никак не влияют на общую логичную структуру диссертации. Содержание автореферата и текст самой диссертации полностью согласованы.

В качестве пожеланий диссертанту, хотелось бы рекомендовать глубже вникнуть в морфологию, гомологию и терминологию обозначения и описания морфологических структур чешуекрылых, что необходимо для глубокого овладения интегративным методом, а также не увлекаться калькированием английских слов в русских текстах без необходимости (так, у часто употребляемой в диссертации кальке "делиминация" есть тождественный русский аналог "разграничение") и повнимательнее относиться к первоисточникам не только таксономической информации, но теоретических биологических понятий, и не только зарубежных авторов, но и отечественных учёных.

Диссертация производит сильное положительное впечатление как огромным объёмом обработанного материала, так и стремлением к глубокому теоретическому обоснованию получаемых результатов. Хотя текст не лишён некоторых стилистических и логических шероховатостей, он демонстрирует положительную научную амбициозность его автора, свидетельствующую не только о становлении квалифицированного научного работника, но и о перспективе явления нам серьёзного научного исследователя. На основании применения интегративного подхода Илья Андреевич смело и обосновано обсуждает нерешённые проблемы систематики пядениц видового уровня, которых множество в этом семействе бабочек. Сложность проблем и неоднозначность их возможных решений порождают ту дискуссию, которая частично отражена в предлагаемом отзыве.

Заключение. Диссертационная работа Махова Ильи Андреевича "Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Байкальского региона: анализ видового состава и создание библиотеки ДНК-баркодов", представляет собой научно-квалификационную работу, в которой содержится решение научной задачи, имеющей значение для развития теоретических и прикладных энтомологических исследований фаунистической и таксономической направленности. Диссертационная работа Махова И. А. выполнена на высоком профессиональном уровне, отвечает паспорту специальности 1.5.14. и полностью соответствует критериям, установленным п. 9 «Положения о порядке присуждения учёных степеней», утверждённым постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание учёной степени кандидата наук, а её автор заслуживает присуждения искомой учёной степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.14. Энтомология (биологические науки).

Отзыв составлен ведущим научным сотрудником лаборатории энтомологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки "Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии" ДВО РАН, доктором биологических наук, доцентом, Пономаренко Маргаритой Геннадьевной.

Отзыв был заслушан и одобрен на заседании лаборатории энтомологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, протокол № 03 от 20 сентября 2022 г.

Ведущий научный сотрудник ФГБУН "Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии" ДВО РАН, доктор биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология, доцент

Пономаренко Маргарита Геннадьевна



*Ведущий специалист
Машанова
2022*