

## ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертационную работу

Винарского Максима Викторовича

«ЛЕГОЧНЫЕ МОЛЛЮСКИ (MOLLUSCA: GASTROPODA:

LUMNAEFORMES) ВОДОЕМОВ УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ»,

представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук

по специальности 03.02.04 – зоология

Диссертационная работа представлена Винарским Максимом Викторовичем на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология, посвящена изучению фауны легочных моллюсков (Pulmonata, Gastropoda) водоемов Урала и Западной Сибири.

В разделе «Введение» отражены нерешенные проблемы и объективные причины, побудившие автора осуществить исследования в выбранном направлении, проведен анализ состояния изученности проблемы и ее важность с точки зрения систематики, зоогеографии и популяционной экологии.

Актуальность проведенного исследования автор мотивирует необходимостью инвентаризации малакофауны региона, разработки классификации и новых методов диагностики таксонов разной иерархической соподчиненности, изучения взаимосвязи видового богатства и видового разнообразия моллюсков с динамически меняющимися условиями внешней среды.

Целевая направленность связана с изучением таксономического состава легочных моллюсков, географического распространения на территории Урала и Западной Сибири с учетом гидроэкологической типологии водоемов и водотоков.

Задачи исследования включают: выявление закономерностей изменчивости таксономически значимых признаков; изучение систематического положения и номенклатурного статуса таксонов водных Pulmonata Урала и Западной Сибири; установление зоогеографической структуры фауны водных Pulmonata в границах региона; определение особенностей географического распространения отдельных видов Pulmonata с учетом приуроченности к водоемам разного типа; реконструкцию процесса исторического развития фауны Pulmonata водоемов Урала и Западной Сибири и оценку вклада инвазивных видов в её преобразование на современном этапе; оценку разнообразия легочных моллюсков; разработку количественных критериев оценки степени редкости водных моллюсков, применительно к региону.

В положениях, выносимых на защиту, автор утверждает, что:

1. Фауна водных легочных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) Урала и Западной Сибири представлена четырьмя семействами, 25 родами и 77 видами и в зоогеографическом отношении характеризуется доминированием видов с европейско-гозападносибирским типом ареала.

2. Таксономически значимые признаки раковины и половой системы моллюсков на территории исследуемого региона подвержены географической изменчивости, которая носит клинальный характер и затрагивает как общие размеры раковины, так и её пропорции. При этом экофенотипическая изменчивость признаков раковины проявляется слабо и достоверно выявляется только с использованием статистических методов. «Экологические расы», связанные с воздействием условий среды на фенотип моллюсков, не обнаружены.

3. Видовое, родовое и семейственное богатство Pulmonata в водоемах региона отрицательно коррелирует с географической широтой, причем связь эта носит нелинейный характер. Максимальное число видов и родов легочных моллюсков обитает в водоемах, расположенных между 53 и 57° с.ш., при этом филогенетическое разнообразие фаун Pulmonata достоверно не коррелирует с широтой местности.

Диссертационная работа изложена на 547 страницах, состоит из введения, восьми глав, выводов, списка литературы, включающего 667 источников (из них 328 - на иностранных языках), содержит 245 рисунков, 72 таблицы и 5 приложений.

В главе 1 «Характеристика Урало-Западно-Сибирского региона и история изучения его малакофауны» приведены результаты анализа опубликованных данных по истории изучения пресноводных легочных моллюсков Урала и Западной Сибири, начиная с 1829 г. Охарактеризован вклад крупнейших исследователей малакофауны региона. Рассматриваются современные проблемы систематики и классификации. Приведен обзор используемых методов и критериев, используемых при установлении таксономического статуса моллюсков разными научными школами, в том числе зарубежными (п. 1.1). Приведены развернутые физико-географический очерк и история геологических процессов, в условиях которых формировались водоемы и водотоки Урала, Западной Сибири и прилегающих к ним территорий (п. 1.2). Рассматривается история формирования водных экосистем Предуралья, Урала и Западной Сибири в палеоген-четвертичное время.

Глава 2 «Материалы и методы» с учетом поставленных разноплановых задач вполне обоснованно разбита на 7 разделов. В п. 2.1 приведена общая характеристика используемого в работе материала с впечатляющим перечнем коллекций из музейных фондов разных научных учреждений России, Западной и Восточной Европы, Северной Америки. Район проведения собственных исследований охватывает площадь Обь-Иртышского бассейна. В п. 2.2. описаны методы сбора и камеральной обработки моллюсков, подтверждающие репрезентативность анализируемого материала. Автором лично осуществлен комплекс полевых сборов и камеральной обработки материала на территории Урала и Западной Сибири за период 1996-2012 гг., включая статистическую обработку. Собственные сборы автора составили более 72000 экз. водных

легочных моллюсков. В п. 2.3. представлен перечень критериев, используемых в математическом анализе. При обработке массива данных автор использует одномерные и многомерные (дискриминантный, канонический, кластерный и метод главных компонент) методы статистического анализа. Кроме того, автор использует специальные биометрические алгоритмы. В п. 2.4 приведено описание используемых методов молекулярно-таксономических исследований (экстракция ДНК, её секвенирование и выравнивание последовательностей, полимеразная цепная реакция – ПЦР). В п. 2.5 представлена информация об использовании метода широтных интервалов с целью выявления закономерностей географической изменчивости таксономического богатства пресноводных Pulmonata. Сравнение конкретных фаун проведено по индексу А. Очиаи, значения которого были положены в основу кластерного анализа. Для оценки степени редкости отдельных видов Pulmonata в регионе использован индекс спорадичности, разработанный автором, с последующим включением в алгоритм кластерного анализа. В п. 2.6. представлены сведения по используемым в работе методам изучения экологии Pulmonata в водоемах разного типа. Представлена система типологии водоемов и методов оценки приуроченности моллюсков (ассамблей) в аспектах таксономического богатства, видового и филогенетического разнообразия. В п. 2.7. рассматривается проблема изучения редко встречающихся видов. Для количественной оценки географического и экологического аспектов редкости автором разработан индекс спорадичности, определяемый по 5-бальной шкале (в зависимости от частоты встречаемости на разных участках тестируемой площади) с последующей обработкой методом кластерного анализа.

**Глава 3. «Теоретические основы изучения изменчивости и таксономического положения пресноводных легочных моллюсков»** содержит анализ и обобщение современных подходов к изучению изменчивости и систематики брюхоногих моллюсков. Автор отмечает существенные различия в подходе к классификации разными школами малакологов, что отражается в оценке числа видов и таксонов надвидового уровня. Соискатель считает, что привлечение современного арсенала компьютерных технологий и молекулярно-филогенетических методов способно изменить существующие взгляды на систему пресноводных моллюсков.

Значимый вклад в фундаментальные знания о малакофауне вносит п. 3.1 «Теоретические подходы к изучению изменчивости пресноводных моллюсков», в котором автор рассматривает разные типы изменчивости (конхологическая, анатомическая, генетическая, онтогенетическая, экофенотипическая, географическая, тератологическая, кариологическая). В п. 3.2 автор приводит систему критериев для установления таксономического ранга пресноводных легочных моллюсков (морфологической однородности, монофилии, адаптивной зоны, гибридизируемости) на уровне рода и выделяет основные критерии вида – достоверности морфологических различий, молекулярной дивергенции,

обособленности ареалов, экологической специфичности. Статус подвида определяет по критерию географической и экологической обособленности внутривидовых групп.

**Глава 4. «Изменчивость таксономически значимых признаков пресноводных легочных моллюсков»** посвящена результатам анализа изменчивости плоскоспиральных и турбоспиральных раковин. В п. 4.1 рассмотрены вопросы изменчивости признаков раковины – онтогенетической, внутривидовой, межпопуляционной, геофенотипической, географической, тератологической, межвидовой, изменчивости анатомических признаков, копулятивного аппарата, женской половой системы, радулярного аппарата, а также генетической изменчивости. Результатами проведенного анализа выявлены следующие закономерности изменения признаков во времени: у турбоспиральных раковин наиболее изменчивы индексы, связанные с размерами устья, а у плоскоспиральных форм – индекс внутренних оборотов, отражающий относительную скорость нарастания раковины; выборки из однотипных водоемов оказались фенотипически более сходными, чем выборки из разнотипных местообитаний (однако анализ изменчивости на крупных выборках показал, что тип водоема не оказывает значимого влияния на морфологию раковины); размеры раковины у всех изученных видов моллюсков в Западной Сибири сокращаются в направлении с юга на север (подвержены клинальной изменчивости). Автором разработана типология аномалий в строении раковины прудовиков и катушек и определены частоты встречаемости отдельных видов аномалий. По причине высокой вариабельности морфологии копулятивного аппарата, фрагментов женской половой системы и радулы по мнению автора эти признаки не могут использоваться в установлении таксона моллюсков (п. 4.2). Результаты проведенного изучения генетической изменчивости показали, что наивысшие генетические дистанции разделяют виды, принадлежащие разным семействам, а наименьшим генетическим расстоянием разделены подвиды одного вида (4.3).

В главе **5. «Таксономическое изучение пресноводных Pulmonata Урала и Западной Сибири»** критически рассмотрены имеющиеся литературные данные о таксономическом положении видов Lymnaeiformes: Acroloxidae (п. 5.1), Lymnaeidae (п. 5.2), Phisidae (п. 5.3), Planorbidae (п. 5.4), обитающих в регионе, а также представлены оригинальные данные, касающиеся построения системы на родовом, подродевом и видовом уровнях. Доказано, что семейство Lymnaeidae включает две крупные монофилетические линии, разошедшиеся в глубокой древности. Фундаментальное различие между ними лежит в различном числе хромосом, что подтверждает гипотезу возможности макромутационного видообразования у прудовиков. Предложена новая таксономическая структура семейства, в которой ранг большинства подродемов, принятых в системе Н.Д. Круглова и Я.И. Старобогатова (Kruglov, Starobogatov, 1993a, b) повышен до родового. Применение вышепредставленных критериев

вида позволило установить, что в водоемах Урала и Западной Сибири семейство Lymnaeidae представлено 35 видами, относящимися к 7 родам и 2 подсемействам, два из этих видов (*Radix parapsilia* Vinarski et Glöer, 2009 и *Stagnicola gloeri* Vinarski, 2011) описаны как новые для науки. Семейство Physidae в исследуемом регионе представлено 9 видами, принадлежащими четырем родам. В состав семейства Planorbidae включен род *Planorbarius*, традиционно относимый к семейству Bulinidae. В водоемах Урала и Западной Сибири семейство Planorbidae представлено 34 видами, принадлежащими 13 родам. На современном этапе общее видовое богатство Pulmonata водоемов Урала и Западной Сибири оценивается в 77 видов.

Основное содержание главы 6. «Систематический обзор пресноводных Pulmonata Урала и Западной Сибири» составляют очерки, посвященные всем обнаруженным в регионе видам пресноводных Pulmonata. Приведены описание подкласса Pulmonata, входящих в него отрядов и таксонов более низкого ранга (надсемейство, семейство, подсемейство, род, подрод). Каждый вид описан по единой схеме: научное и русское (если имеется) название вида, краткая синонимия, сведения о типовой серии и месте её хранения, число изученных экземпляров, описание признаков раковины и таксономически значимых частей половой системы, географическое распространение и особенности экологии вида в изучаемом регионе. Приводятся изображения раковины и половой системы моллюсков, а также карты распространения всех видов на территории Урала и Западной Сибири и данные о биотопической приуроченности их к отдельным типам водоемов.

Глава 7. «Зоогеографический анализ и формирование фауны Pulmonata водоемов Урала и Западной Сибири» В п. 7.1 представлены результаты изучения пространственного распределения видов Pulmonata. Доказано, что основу фауны составляют виды с широкими ареалами (голарктическими, транспалеоарктическими, евро-сибирскими). Показано, что представительность разных зоогеографических группировок в фаунах отдельных бассейнов и малакогеографических провинций неодинакова. Число эндемичных для региона таксонов ограничено двумя видами и одним подвидом. Рассматриваются механизмы распространения моллюсков от центров видообразования. Проведен анализ фаунистического сходства провинций. Нижнеобская провинция показывает наименьшее сходство с другими. Показано, что наиболее сходными являются фауны смежных широтных интервалов, а наиболее удаленные в пространстве интервалы имеют наименьшую степень сходства (как в европейской, так и в азиатской частях региона). Установлена достоверная зависимость между таксономическим богатством (видовым, родовым, семейственным) и географической широтой. Большая часть видов имеет бореально-европейское происхождение. Утверждается, что в географическом пространстве варьирует не только таксономическое, но и филогеографическое разнообразие. Представлена доказательная база

подтверждающая, что фаунистический обмен между Северной Европой и Урало-Западносибирским регионом происходит за счет двух миграционных коридоров: северного и южного. Отмечена роль антропогенного фактора в расселении чужеродных видов моллюсков. Рассматриваются факторы, потенциально воздействующие на таксономическое богатство пресноводных моллюсков – различия в возрасте водоемов, неравномерная изученность региона, неравная вагинальность моллюсков, влияние транзитных рек. П. 7.2 посвящен вопросам палеорекострукции истории формирования фауны. Отмечена низкая интенсивность инвазий в водоемы региона.

#### **Глава 8. «Видовой состав и разнообразие легочных моллюсков в водоемах разного типа. Редкие виды Pulmonata Урала и Западной Сибири»**

В п. 8.1 дана характеристика таксономического богатства и разнообразия легочных моллюсков в разнотипных водоемах в зависимости от степени водообмена, проточности, размеров и географического положения. В п. 8.2 представлены результаты сравнительного анализа видового состава и видового богатства Pulmonata в проточных и непроточных, постоянных и непостоянных местообитаниях Урала и Западной Сибири. Показано, что из всех факторов, определяющих число видов в изолированных озерах, важнейшим является площадь акватории. Опираясь на оценку обилия отдельных видов моллюсков по шкале Ю.А. Песенко (1982) автор выделил группу экологически редких видов, характеризующихся малочисленностью в составе локальных фаун и ассамблей и разработал индекс спорадичности. При его использовании 24 вида (32.5% от числа проанализированных) считаются редкими (стр. 474).

Научная новизна работы, ее теоретическое и практическое значения не вызывают сомнения. Диссертация представляет собой фундаментальный труд. Исследователем впервые проведен комплексный анализ изменчивости таксономически значимых признаков пресноводных легочных моллюсков; проведено изучение таксономического положения эндемичных сибирских видов Lymnaeidae методами молекулярной систематики с выделением двух подсемейств; установлен видовой состав моллюсков отряда Lymnaeiformes в водоемах Урала и Западной Сибири и составлены карты их географического распространения в регионе; проведена количественная оценка приуроченности видов к отдельным типам водоемов; выявлены закономерности географической изменчивости таксономического разнообразия пресноводных легочных моллюсков; выявлены геологические этапы формирования фауны Lymnaeiformes Урала и Западной Сибири, включая современный этап, характеризующийся проникновением в естественные и искусственные экосистемы чужеродных видов; определены факторы, формирующие видовое богатство легочных моллюсков в водоемах различного типа.

Полученные автором результаты были использованы при составлении Красной книги континентальных моллюсков Европы (Cuttelod et al., 2011), а также опубликованы в виде определителей пресноводных легочных моллюсков

Урала (Хохуткин и др., 2009; Хохуткин, Винарский, 2013) и Западной Сибири (Андреева и др., 2010). Результаты исследования отражены в 88 публикациях (не считая тезисов докладов), из которых 4 монографии и 19 статей в ведущих рецензируемых журналах, входящих в список ВАК РФ.

Вместе с тем, в процессе изучения работы, выявлены некоторые недочеты и замечания, многие из которых носят рекомендательный характер:

1. Неудачно сформулированы некоторые задачи. В задаче 6 «Выявить особенности фаун Pulmonata водоемов разного типа, а также установить количественные характеристики разнообразия конкретных фаун и ассамблей водных легочных моллюсков» следовало конкретизировать, в каком аспекте будут изучены «особенности фаун».

2. Не удачно названы табл. 1 «Географическое расположение и экологическая характеристика обследованных водоемов» (фактически в ней приведено число водоемов каждого типа) и табл. 27 «Частота встречаемости (экз.) аномалий в наиболее крупных выборках».

3. Автор отмечает: «поскольку наша работа посвящена только легочным моллюскам, задача районирования Урало-Западно-Сибирского региона в ней не ставилась» (стр. 423). По причине отсутствия ссылок на научные публикации и карты зоогеографического деления территории не понятно, по каким критериям территория разбита на зоогеографические провинции.

4. Отсутствие словаря используемых терминов вызывает существенные затруднения в понимании нестандартных терминов и речевых оборотов, таких как «экофенотипическая изменчивость», «филогенетическое разнообразие фаун» (обычно термин «филогенетическое разнообразие» используется в микологии и микробиологии, реже в ботанике), «субэндемик» (этот термин привычно встречать в работах по растительности), «физико-географический субрегион» и некоторые др.

5. Выявлены некоторые «технические» недочеты в оформлении рукописи: 1) отмечено несоответствие номеров страниц, указанных в разделе «содержание», с нумерацией текста некоторых подглав - 2.1, 2.2, 2.3, 2.4, 2.5, 2.6, 2.7 (смещение на 1 страницу), а также 3.2; 2) в Диссертации приведено 5 приложений, а в автореферате диссертации указано 3 приложения; встречаются незначительные опечатки (на стр. 477 седьмой вывод написан как «78»).

6. В главе 8 автор указывает 24 вида (32.5% от числа проанализированных), которые считаются редкими (стр. 474), однако в выводах определяет группу редких видов количеством 32 (31.1%).

7. Не корректно оформлен рис. 31: отсутствует информация о значениях осей координат. Некорректно названы некоторые рисунки, поскольку графическое изображение не может быть «анализом» (рис. 31, 50, 244, 245), также как и «гипотезой» (рис. 44, 46, 47, 58, 90).

8. Не ясна правомочность объединения территории исследования в некий «Урало-Западно-Сибирский регион». Приведенная аргументация в пользу такой «агрегации» территорий (стр. 24) не убедительна. Сам автор отмечает, что «в географическом отношении исследуемый регион не представляет единства» (стр. 22), а в пп. 1.2.2-1.2.4 отдельно приводит характеристики водоемов Предуралья, Уральской горной страны и Западной Сибири с учетом принципиальных различий их геологической истории. Кроме того, в главе 6 отмечает разделение изучаемой территории по видовому составу фаун (стр. 431).

Несмотря на выявленные недочеты, убеждена, что материал диссертации вносит значимый вклад в развитие теории видообразования и формирования фаун пресноводных гидробионтов Северной Евразии. К безусловным достоинствам работы следует отнести высокий профессионализм в изложении материала, качественно выполненные иллюстрации, оперирование всем спектром знаний, касающихся темы проведенного изучения. Представленный труд вызывает глубокое уважение.

Представленная Максимом Викторовичем Винарским диссертация содержит научно обоснованные выводы по систематике, таксономическому богатству и разнообразию, экологии, закономерностям географического распространения легочных моллюсков п/кл. Pulmonata на территории Урала и Западной Сибири, и соответствует требованиям п. 9 Положения о присуждении учёных степеней.

Соискатель заслуживает присуждения ему ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 - зоология.

30 мая 2014 г.

старший научный сотрудник  
ИСиЭЖ СО РАН,  
доктор биологических наук



Ядренкина Елена Николаевна

ФГБУН Институт систематики и экологии  
животных Сибирского отделения РАН,  
630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, д. 11  
тел.: 8 (383)-217-0156, 8-913-205-4322  
e-mail: Yadrenkina@ngs.ru,



Подпись Ядренкиной ЕН  
заверяю Рихантьева Н.К.