

изучение моллюсков Арктики важно как для правильной организации мероприятий по сохранению природных экосистем, так и для правильной организации рыболовства.

Таксономия пресноводных моллюсков в нашей стране в течение второй половины XX века по сути базировалась на принципах “Nouvelle ecole”, когда на основании достаточно формального анализа формы раковины (так называемый «компараторный метод») выделялось очень большое число таксонов. Это привело к завышенной оценке реального видового разнообразия. Широкое применение молекулярно-филогенетических методов позволило по-новому взглянуть на эту проблему и исправить многочисленные допущенные ошибки. Ю.В. Беспалая широко использовала молекулярную филогенетику не только в таксономических целях, но и для изучения путей расселения пресноводных моллюсков и оценить основные факторы, способствующие расселению беспозвоночных в Арктике.

Таким образом, теоретическое и практическое значение диссертации Ю.В. Беспалой несомненно.

Научная новизна. В ходе выполнения работы диссертант впервые провел изучение видового разнообразия и проанализировал закономерности распределения пресноводных моллюсков в водоемах Западного Сектора Арктики разного типа в зависимости от факторов среды на основе интегративного таксономического подхода. Автор сделал ряд важных фаунистических находок. Применение современных молекулярно-генетических методов анализа позволило Ю.В. Беспалой уточнить систематическое положение и выяснить происхождение нескольких видов пресноводных моллюсков Арктики. Впервые на основе молекулярно-генетических данных выполнено изучение путей расселения пресноводных моллюсков в Западной части Российской Арктики. Впервые изучено видовое и генетическое разнообразие самых северных популяций чужеродных инвазивных видов моллюсков родов *Corbicula*, проанализированы филогенетические и биогеографические связи этих инвазивных моллюсков с использованием молекулярно-генетического подхода.

Значимость полученных результатов для развития биологии. Полученные диссертантом результаты существенно дополняют наши знания о моллюсках Арктики. Количественная оценка многих показателей, приведенная в работе, позволяет автору перейти от «натуралистических» описаний, преобладавших в предыдущих работах, к точным оценкам состава и состояния популяций арктических моллюсков. Точные и достоверные фактические данные, в свою очередь, дают прочную почву для теоретических обобщений.

После знакомства с диссертацией Ю.В. Беспалой очевидной становится важность дальнейшего изучения фауны российской Арктики, прежде всего ее восточного сектора. Эта

диссертация наверняка стимулирует новые исследования фауны моллюсков и других арктических видов.

Конкретные рекомендации по использованию результатов и выводов диссертации.

Имеющиеся в работе богатые фактические данные могут использоваться для расчета продуктивности популяций моллюсков, что даст возможность оценить кормовую базу арктических рыб, которые все более интенсивно используются промыслом. Моллюски являются промежуточными хозяевами многих видов паразитов, поэтому данные о наличии в водоеме определенных моллюсков дают основания ожидать наличия и определенных паразитов.

Рекомендуется опубликовать работу в виде монографии.

Обоснованность и достоверность научных положений, выводов и заключений не вызывает сомнений. Диссертация Ю.В. Беспалой – результат многолетних исследований, автором проанализирован огромный материал. В ходе сбора материала хорошо охвачена изученная территория, проведены сборы в некоторых регионах вне западного сектора Российской Арктики. Для обработки материала использованы как традиционные морфологические, так и адекватно примененные современные молекулярно-генетические методы. Применены также современные методы статистического анализа. Ю.В. Беспалая многократно выступала на научных конференциях, и опубликовала по теме диссертации более 80 работ, из них 25 – в зарубежных журналах, индексируемых в Web of Science и Scopus, включая высокорейтинговые международные журналы.

Краткая характеристика основного содержания диссертации.

Диссертация состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов, списка литературы и приложений. Основной текст изложен на 322 страницах, включая 30 таблиц и 98 рисунков. Список литературы содержит 422 источника, из них 293 на иностранных языках. Приложения занимают 95 страниц (с 323 по 418).

Работа включает следующие разделы:

Введение, в котором убедительно обоснованы актуальность темы и приведены обязательные пункты: цель и задачи исследования; основные положения, выносимые на защиту; научная новизна; теоретическая и практическая значимость работы; степень достоверности результатов, апробация работы (37 российских и международных конференций); личный вклад автора.

Глава 1 «**Обзор изученности пресноводных моллюсков водоемов и водотоков Арктического региона**» включает обзор немногочисленных работ по пресноводным моллюскам, начиная с первых исследований в конце XIX века. Обзор приведен по основным районам, рассмотренным в диссертационной работе.

В главе 2 «**Краткая физико-географическая характеристика исследуемого региона. гидрологическая и гидрохимическая характеристика исследованных водоемов**» приведена характеристика исследованных водоемов и водотоков по литературным данным, а также приведены карты с указанием мест сбора материала.

В традиционной для диссертаций главе 3 описаны материалы и методы исследования. Очень значительный собранный и проанализированный материал (1141 бентосная проба и 33732 экземпляра моллюсков) позволяет утверждать, что выводы автора хорошо обоснованы.

Глава 4 «**Систематическое положение пресноводных моллюсков изученных водоемов и водотоков**» является иллюстрированным чеклистом найденных в исследованном регионе 39 нативных видов моллюсков. Приведены краткие описания, данные о распространении вида в целом и нахождении его в изученном регионе. Для некоторых видов приведены таксономические замечания.

В главе 5 «**Видовое разнообразие, состав и структура населения пресноводных моллюсков в контрастных типах арктических экосистем. Влияние экологических факторов среды**» проанализировано влияние факторов среды на видовое разнообразие и структуру популяций пресноводных моллюсков исследованного региона.

Глава 6 «**Репродуктивная биология пресноводных моллюсков сем. Sphaeriidae в арктических пресноводных водоемах различного генезиса**» посвящена размерной структуре и репродуктивным особенностям двустворчатых моллюсков сем. Sphaeriidae в разнотипных озёрах о. Вайгач, п-ва Ямал, Гыданского п-ва, Большеземельской тундры и Соловецких островов. Моллюски этого семейства являются доминирующими в арктических водоемах. Выявлены репродуктивные особенности различных видов и корреляции с некоторыми абиотическими факторами.

В главе 7 «**Пути расселения и зоогеографический анализ фауны пресноводных моллюсков западного сектора Арктики. Основные биологические и антропогенные факторы, способствующие расселению пресноводных моллюсков**» помимо классического биогеографического анализа проведено исследование филогеографии Sphaeriidae на основании анализа сетей гаплотипов, построенных по последовательностям гена 16S рРНК. Проанализированы особенности расселения пресноводных моллюсков и выявлены основные факторы, способствующие расселению - воздушное распространение, гидрохория, зоохория и антропохория.

Наконец, последняя 8 глава преимущественно посвящена инвазионным видам рода *Corbicula*, популяция которой, самая северная в мире, была обнаружена в подогретых водах Архангельской ТЭЦ.

Анализируя работу в целом, можно заключить, что это крупное всестороннее исследование пресноводных моллюсков Западного сектора Арктики, проведенное с использованием интегративного таксономического подхода, впервые детально характеризующее малакофауну этого региона. Диссертантом получены важные результаты, в частности: достоверно установлено таксономическое разнообразие моллюсков; уточнена родовая классификация самого массового семейства двустворчатых, Sphaeriidae, подтверждено существование пяти родов.

Показано, что видовое разнообразие, структура сообществ, пространственное распределение и обилие моллюсков Западной Арктики зависят от ландшафтно-зональных факторов среды и палеогеографии региона. Выявлены биологические и физиологические адаптации, способствующие обитанию в условиях высоких широт, например, способность мелких брюхоногих и двустворчатых мелководных термокарстовых водоёмах переносить вмерзание в лед. Выявлены особенности размножения – смещение сроков начала периода размножения, сокращение продолжительности репродуктивного периода и количества генераций в сезон.

На основании оригинальных молекулярных данных сделан вывод, что современная фауна моллюсков Западного сектора Арктики является результатом недавней колонизации после завершения Валдайского оледенения.

Обнаружена и детально изучена самая северная в мире популяция *Corbicula*, представляющая собой сложный полиморфный комплекс гибридного происхождения и включающий в себя геномы разных филогенетических линий. Арктические и субарктические водоёмы с трансформированным температурным режимом являются своего рода «рефугиумами» для чужеродных видов и могут быть источниками более широкого расселения этих видов в будущем по мере продолжения потепления климата.

Замечания по работе. Такая масштабная работа как представленная Ю.В.Беспалой диссертация не может быть совершенно лишена недостатков и недочетов, однако большая часть их незначительна.

На странице 16 есть фраза «... по обозначенному региону существуют либо старые публикации, либо работы в рамках общих гидробиологических исследований»; неужели старые работы обязательно плохи?

На странице 53 написано: «Ключевые участки работ расположены выше Северного Полярного Круга». Это жаргон, имеются в виду участки севернее Северного Полярного круга.

В главе 4 «Систематическое положение пресноводных моллюсков изученных водоемов и водотоков» полностью отсутствует синонимия рассматриваемых видов. Для многих видов пресноводных моллюсков в отечественной литературе существовали противоречивые взгляды на их таксономию, систематическое положение и валидность. В этой связи приведение синонимии, которая выражает отношение автора к границам и валидности таксона необходимо. Это, однако, отчасти поясняется в примечаниях к некоторым видам.

В двух местах явные описки: «Раковина небольших размеров, средняя длина 2.9 ± 3.9 мм (min–max 8.8–20.8 мм) ...» (стр. 72); «Раковина небольшая (средняя длина 3.3 мм, мин–макс 2.3–3.3 мм, $N=12$) ...» (стр. 86).

На странице 154 упоминается «короткий вегетативный сезон» (видимо, имеется в виду вегетационный сезон).

В названии главы 6 два раза повторяется слово «пресноводных».

Неудачны фразы на страницах 224 и 225: «...показывает близость изученных нами популяций, а в отдельных случаях полную идентичность этого вида в Западной Арктике по данному гену с популяциями из Европы, Сибири, Дальнего Востока России и Северной Америки ...»; «... показывает идентичность вида с последовательностями, обнаруженными у особей ...» (вид не может быть идентичен с последовательностями).

Рисунки 85 и 83 находятся после рисунка 87; нет расшифровки обозначений на рисунке 92.

Неудачное выражение на странице 262: «внутригеномная изменчивость гена».

На странице 271 автор пишет, что размножение с несинхронным развитием и высвобождением эмбрионов родительской особью «увеличивает успех размножения популяции в экстремальных условиях арктических озёр». Непонятно, на чем основано это утверждение.

На странице 272 автор утверждает: «Полученные нами молекулярные данные свидетельствуют о том, что современная фауна моллюсков Западного сектора Арктики является результатом недавней колонизации после завершения Валдайского оледенения». Однако, в следующем предложении утверждается: «Выявлено, что *Sphaerium nitidum* генетически близок к моллюскам озер Северной Америки, что указывает на древний обмен между Неарктической и Палеарктической пресноводными фаунами и подтверждает существование пресноводных рефугиумов в европейской части российской Арктики во время последнего ледникового максимума». Если в Арктике существовали рефугиумы моллюсков во время Валдайского оледенения – значит, места рефугиумов были заселены до этого оледенения.

Однако, перечисленные замечания не снижают хорошего впечатления от работы.

Заключение. Диссертация Юлии Владимировны Беспалой является оригинальным законченным научным исследованием на актуальную тему, имеющим высокую научную и практическую значимость результатов и выполненным автором самостоятельно. В ходе работы над диссертацией успешно достигнута поставленная цель, решены все задачи, сделаны важные выводы. Эта работа, несомненно, является существенным вкладом в развитие зоологии и может быть оценена как серьезное научное достижение.

Автореферат и опубликованные автором работы полностью отражают содержание диссертации. Таким образом, диссертационная работа Юлии Владимировны Беспалой "Видовое разнообразие, филогеография и жизненные циклы пресноводных моллюсков в западной части Российской Арктики" в полной мере соответствует требованиям, предъявляемым к докторским диссертациям (пп. 9-11, 13, 14 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденным Постановлением Правительства РФ № 842 от 24.09.2013 г.), а ее автор, Беспалая Юлия Владимировна, заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.12. Зоология (биологические науки).

Отзыв подготовлен доктором биологических наук, ведущим научным сотрудником ИПЭЭ РАН Кантором Юрием Израилевичем, рассмотрен и одобрен единогласно на семинаре лаборатории Морфологии и экологии морских беспозвоночных ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (протокол № 3 от 31 марта 2023 г.).

Кантор Юрий Израилевич
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник
лаборатории Морфологии и экологии
морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН
kantor.yuri1956@gmail.com

Председатель семинара лаборатории Морфологии и экологии
морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН
Бритаев Темир Аланович
доктор биологических наук, заведующий лабораторией
britayev@yandex.ru

Секретарь семинара лаборатории Морфологии и экологии
морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН
Антохина Татьяна Игоревна
tanya@sai.msu.ru

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской Академии наук (ИПЭЭ РАН)**

119071, Москва, Ленинский проспект, дом 33
e-mail: admin@sevin.ru www.sev-in.ru

СВЕДЕНИЯ О ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ
по диссертации Беспалой Юлии Владимировны
«Видовое разнообразие, филогеография и жизненные циклы пресноводных моллюсков в западной части Российской Арктики», представленной на соискание
ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.12 - «Зоология»

| | |
|---|--|
| Полное наименование организации в соответствии с Уставом | Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова Российской академии наук |
| Сокращенное наименование организации в соответствии с Уставом | ИПЭЭ РАН |
| Руководитель организации | Найденко Сергей Валериевич |
| Почтовый индекс, адрес организации | 119071, Москва, Ленинский проспект 33 |
| Телефон | +7 (495) 954-72-83 |
| Адрес электронной почты | noo.ipee@gmail.com |
| Веб-сайт | https://sev-in.ru |
| Сведения о составителях отзыва | Кантор Юрий Израилевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, +7 499 135-18-78, kantor.yuri@sevin.ru |

Список основных публикаций по теме диссертации в рецензируемых научных изданиях за последние 5 лет (не более 15):

1. Fedosov A.E., Puillandre N., Herrmann M., Kantor Yu.I. Oliverio M., Dgebuadze P., Modica M.V., Bouchet P. 2018. The collapse of *Mitra*: molecular systematics and morphology of the Mitridae (Gastropoda: Neogastropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 183(2): 253–337 doi.org/10.1093/zoolinlean/zlx073
2. Kantor Yu. I., Horro J., Rolán E., Puillandre N. 2018. *Paraclavatula* (Gastropoda: Conoidea: Clavatulidae), a new genus with a distinctive radula type from West Africa. *Journal of Molluscan Studies*, 84(3): 275-284. doi:10.1093/mollus/eyy012
3. Kantor Yu. I., Fedosov A.E., Snyder M.A., Bouchet P. 2018. *Pseudolatirus* Bellardi, 1884 revisited, with the description of two new genera and five new species (Neogastropoda: Fascioliariidae). *European Journal of Taxonomy*, 433: 1–57. <https://doi.org/10.5852/ejt.2018.433>
4. Kantor Yu.I., Fedosov A.E., Puillandre N. 2018. New and unusual deep-water Conoidea revised with shell, radula and DNA characters. *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 28(2): 47-82.
5. Abdelkrim J., Aznar-Cormano L., Fedosov A., Kantor Y., Lozouet P., Phuong M., Zaharias P., Puillandre N. 2018. Exon-capture based phylogeny and diversification of the venomous gastropods (Neogastropoda, Conoidea). *Molecular Biology and Evolution*, 35(10): 2355–2374. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msy144>
6. Abdelkrim J., Aznar-Cormano L., Buge B., Fedosov A., Kantor Y., Zaharias P., Puillandre N. 2018. Delimiting species of marine gastropods (Turridae, Conoidea) using RAD-sequencing in an integrative taxonomy framework. *Molecular Ecology*, 27:4591–4611.

DOI: 10.1111/mec.14882

7. Vortsepneva E., Tzetlin A., Kantor Y. 2019. First ultrastructural study of the formation of the hypodermic radula teeth of *Conus* (Neogastropoda: Conidae). *Journal of Molluscan Studies*, 85, Issue 2: 184–196, doi:10.1093/mollus/eyz010
8. Zvonareva S.S., Mekhova E.S., Hà V.T., Kantor Yu. I. 2019. Checklist of bivalve molluscs in mangroves of Khánh Hòa Province, Vietnam. *Molluscan Research*, 39(4): 296–312 <https://doi.org/10.1080/13235818.2019.1638567>
9. Kantor Y., Kosyan A., Sorokin P., Fedosov A. 2020. On the taxonomic position of *Phaenomenella* Fraussen & Hadorn, 2006 (Neogastropoda: Buccinoidea) with description of two new species. *Zoosystema*, 42(3): 33–55. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2020v42a3>. <http://zoosystema.com/42/3>
10. Kantor Yu.I., Puillandre N., Bouchet P. 2020. The challenge of integrative taxonomy of rare, deep water, gastropods: *Exilia* revisited (Caenogastropoda, Turbinelloidea, Ptychatractidae). *Journal of Molluscan Studies*, 86(2): 120–138. 10.1093/mollus/eyz037
11. Kantor Yu.I., Kosyan A., Sorokin P., Herbert D.G., Fedosov A. 2020. Review of the abyssal-hadal genus *Bayerius* (Gastropoda: Neogastropoda: Buccinidae) from the North-West Pacific, with description of two new species. *Deep-Sea Research Part I*, 160, 103256: 1–25. 10.1016/j.dsr.2020.103256
12. Kantor Yu.I., Castelin M., Fedosov A., Bouchet P. 2020. The Indo-Pacific *Amalda* (Neogastropoda, Olivoidea, Ancillariidae) revisited with molecular data, with special emphasis on New Caledonia. *European Journal of Taxonomy*, 706: 1–59. <https://doi.org/10.5852/ejt.2020.706>
13. Vortsepneva E., Herbert D.G., Kantor Yu, 2020. Radula formation in two species of Conoidea (Gastropoda). *Journal of Morphology*, 281(10): 1328–1350. 10.1002/jmor.21250
14. Kantor Yu.I. & Puillandre N. 2021. Rare, deep-water and similar: revision of *Sibogasyrinx* (Conoidea: Cochlespiridae). *European Journal of Taxonomy* 773: 19–60. <https://doi.org/10.5852/ejt.2021.773.1509>
15. Kantor Yu.I., Fedosov A.E., Kosyan A. R., Puillandre N., Sorokin P. A., Kano Y., Clark R., Bouchet P. 2022. Molecular phylogeny and revised classification of the Buccinoidea (Neogastropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 194, 789–857. 10.1093/zoolinnean/zlab031. <http://www.sev-in.ru/en/node/2330>

Ученый секретарь ИПЭЭ РАН
доктор биологических наук



Феокистова
Наталья Юрьевна