

УТВЕРЖДАЮ:
ВРИО директора Федерального
исследовательского центра
Тюменский научный центр СО РАН
профессор РАН
В.А. Мальчевский



«21» сентября 2017 г.

ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ
на диссертацию Змитровича Ивана Викторовича
«Филогенез и адапциогенез полипоровых грибов (семейство Polyporaceae s. str.)»,
представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 03.02.12 – Микология

Диссертация изложена на 364 страницах м/п текста (352 стр. без приложений), содержит 39 таблиц и 96 рисунков, состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы (из 717 источников) и 2 приложений; автореферат изложен на 61 странице, проиллюстрирован 5 таблицами и 12 рисунками.

Тема настоящей диссертации весьма актуальна в контексте накопившихся фундаментальных проблем оценки таксономического разнообразия грибов и связанных с ними проблем радикальной ревизии системы грибов в соответствии с текущими данными молекулярной филогенетики. Новая парадигма систематики ставит задачу выяснения ее соотношения с традиционными методами, сопряженного отслеживания генетических и экоморфологических аспектов адаптации и эволюции грибов. Практическая актуальность решения этих вопросов определяется задачами каталогизации и инвентаризации разнообразия грибов, выявления и охраны уязвимых видов-носителей генетической информации, а также прогностическими свойствами искомой естественной системы грибов, позволяющими оценить виды с точки зрения их использования в биотехнологиях и медицине. Выбор семейства Polyporaceae, представляющего ведущую группу деструкторов древесины, в этом плане оправдан.

Во Введении (на 10 страницах) И.В. Змитрович убедительно обосновывает актуальность работы, формулирует ее системообразующие рубрики, демонстрирует высокий уровень ее апробации. Соглашаясь с обоснованиями автора, заметим, что актуальность решения фундаментальных проблем лучше было поставить на первое место.

В гл. 1 «Общая характеристика полипоровых грибов (семейство Polyporaceae s. str.)» (на 92 стр.) автор детально в широком микологическом контексте описывает историю изучения данной группы грибов, особенности их макро- и микроморфологии, экофизиологии и биохимии, ключевые структуры плодовых тел, а также приложение к грибам принципов экоморфологии. В итоге он дает резюмирующую характеристику полипоровых грибов как одной из крупнейших и сложноорганизованных групп дереворазрушающих грибов, филогенетическое древо которой к настоящему времени хотя и в основном сформировано, но нуждается в балансировке с привлечением новых молекулярных исследований в сопровождении закономерностей морфо- и видообразования грибов в процессе адапциогенеза. В качестве пролога последующих построений автор предлагает оригинальную экоморфологическую классификацию полипоровых грибов, в которой, в частности, удачно решает тяжелую

терминологическую проблему подобных классификаций: развивая идею Э. Пармасто, автор дает названия морфотипов на основе ассоциирующихся с ними широко известных таксонимов грибов (фибропоройдный, церипоройдный и т.д.).

Всем ходом своих рассуждений И.В. Змитрович подводит к пониманию нераздельности генетического, морфологического и экологического (по сути, экоморфологического) аспектов эволюции и, соответственно, к необходимости отслеживания этих аспектов в естественной системе полипоровых грибов, при этом не смешивая, а скорее соотнося их между собой. Вместе с тем, автор ограничивается традиционной линейно-дихотомической классификацией экоморф, которая в отличие от описанного нами четко координированного многомерного экоморфологического матрикса (о котором в главе упоминается), не вполне передает системность описываемых соотношений. При характеристике трофической специализации полипоровых грибов лучше было бы сослаться на более подробную классификацию В.А. Мухина (1993). Суждения автора о факультативных и облигатных паразитах (с. 94) довольно спорны.

В гл. 2 «Материал и методы исследования» (на 6 стр.) автору удалось лаконично и, на наш взгляд, достаточно полно охарактеризовать вещественно-методическую основу представленной работы. Обращает внимание глобальный многоплановый материал, задействованный автором как из собственных многолетних сборов и экспериментов, так и из ведущих микологических коллекций и научно-информационных банков. В общей сложности автором изучено более 3000 образцов, с использованием современных стандартных методик и оборудования автором проанализировано 317 нуклеотидных последовательностей грибов, что объективно вписывает представленную работу в мировой молекулярно-филогенетический контекст.

В гл. 3 «Реконструкция филогенеза полипоровых грибов» (на 20 стр.) представлены результаты генерирования изучаемого фрагмента филогенетического древа грибов по различным реперным участкам рДНК секвенированных автором образцов с привлечением данных ГенБанка. Установлен или уточнен филогенетический статус изученных видовых и внутривидовых таксонов и их кластеров, определены точки бифуркации, области активной дивергенции и основные направления эволюции полипоровых грибов. Анализ экоморфологического аспекта таксонов показал конвергентную природу выделенных морфотопов и морфотипических линий, а также связанный с ней полифилетический характер ряда находившихся в научном обращении надвидовых таксонов.

В отличие от большинства аналогичных молекулярно-филогенетических построений проведенная коррекция системы полипоровых грибов сопровождается ее верификацией по элементам сходства-различия их морфологии, экологии и биохимии. Такая верификация, в сущности, является материалом для дальнейшей концептуализации адаптациогенеза грибов. Вероятно, проведенная автором балансировка системы полипоровых грибов не окончательная (например, в плане возможной недооценки влияния слабых и точечных возмущений, актуальной для современного этапа развития молекулярной филогенетики), но вполне достаточная для концептуального решения поставленных автором задач. К сожалению, некоторые иллюстрации в главе (рис. 29 и др.) даны в очень мелком масштабе, что мешает полноценному восприятию текста и кластерных структур.

В гл. 4 «Адаптациогенез полипоровых грибов» (на 121 стр.) содержится монографическое изложение концепций адаптациогенеза и видообразования, переходящее в оригинальную авторскую версию применительно к полипоровым грибам. Одним из важнейших ее исходных моментов является системный механизм

адаптациогенеза, подразумевающий увязку адаптаций грибов на всех уровнях их организации от клеточного (а в пределе и молекулярного) до организменного, а также увязку морфологических, физиологических и экологических адаптаций грибов с акцентом на морфологический аспект плодовых тел как наиболее удобный инструмент познания всей системы. При этом в качестве ведущего уровня, иллюстрирующего формирование адаптаций, рассматривается тканевый, на котором включается механизм дифференциации структур и формы базидиом.

С учетом специфики грибной «ткани» автор распространяет на грибы концепцию гистиона и вводит концепцию «инсоляционной ниши» в итоге достаточно убедительно объясняя базовую фонтанную модель базидиом полипоровых грибов. Эту модель можно рассматривать как типовую математическую функцию адаптации данной группы, настраиваемую на формирование различных экоморф путем введения различных значений ее видоспецифичных аргументов и аргументов, задаваемых локальными условиями среды.

В этом же ключе, подразумевающим действительность значений функции в определенном диапазоне значений аргументов среды (условие существования вида), можно рассматривать и представление автора о таксоне как об экоморфологическом ансамбле, а в эволюционном аспекте – как о собрании морфогенетических радикалов, в определенных условиях (генетически изменяющих значение видоспецифичного аргумента) дающего «веер» видов соответствующего морфотипического диапазона. Причем подобные же «веера» (экоморфологические серии видов) могут конвергентно образовываться на разных ветвях филогенетического древа полипоровых грибов, а иногда и других групп афиллофороидных грибов. С этих же позиций вполне логичным видится авторское понимание рода в систематике, его биологического смысла и принципов выделения родов. Описанные эколого-таксономические феномены согласуются с опубликованными нами ранее представлениями о фрактальной природе микобиоты в статике и динамике.

На фоне присущего полипоровым грибам полиморфизма в качестве основного носителя эволюционно значимых адаптаций автор рассматривает экотип в понимании Е.Н. Синской, т. е. группу популяций, проявляющих на морфологическом уровне сходную адаптацию к тем или иным местным условиям. Устойчивое существование таких популяций включает прописанные автором механизмы их генетического закрепления на видовом уровне. На этой базе с привлечением данных молекулярной филогенетики автором решен ряд проблемных моментов таксономической дифференциации экоморфологического континуума (*Trametes versicolor* – *T. multicolor* (= *T. ochracea*) – *T. pubescens*; и др.).

Представляется, что выдвинутая диссертантом концепция видообразования применительно к полипоровым грибам является существенным шагом на пути к познанию этого процесса и с принципиальных позиций намечает его магистральный механизм. Вместе с тем приведенные далее примеры (в частности, сосуществование на одном участке и даже на одном субстрате представителей четко дифференцированных «экотипических» популяций вида *Daedaleopsis confragosa* – что маловероятно при симпатрии), очевидно, показывает наличие и более сложных механизмов видообразования, явлений, аналогичных неотении (*Cerioporus rangiferinus*) и проч. Интересны и другие аспекты, рассмотренные автором в этой насыщенной логическими построениями и конкретными примерами главе. При этом объем главы в структуре диссертации слишком велик, для лучшего восприятия материала целесообразно было разделить ее на две главы («Адаптациогенез» и «Видообразование»), некоторые монографические подробности можно было опустить или ограничиться ссылкой на них.

В гл. 5 «Конспект системы полипоровых грибов Polyporaceae s. str.» (на 32 стр.) дан таксономически выстроенный перечень 554 видов грибов, рассматриваемых автором в составе этого семейства, включающий 31 новую комбинацию. И хотя вносимые новации чрезвычайно отягощают работу экологов и флористов (и полностью дезавуируют все прежние исследования, связанные с таксономическим анализом флоры афиллофороидных грибов), нельзя не признать принципиальной важности данного результата для всех специалистов. Заметим, что глава не содержит обоснования и обсуждения конспекта, поэтому целесообразно было представить его в главе 3 (вынеся в приложение) в качестве ее результата и основы последующих концептуальных построений.

В гл. 6 «Прогностические возможности системы полипоровых грибов» (на 14 стр.) автор переходит к практическому приложению результатов диссертационной работы. Подобно Д.И. Менделееву, весьма точно предсказавшему свойства ряда химических элементов в рамках своей Периодической системы, В.И. Змитрович указывает перспективные для медицины и биотехнологий виды полипоровых грибов, исходя из их таксономической и экоморфологической близости к грибам, уже успешно зарекомендовавшим себя, в частности, при фармакологическом лечении онкологических заболеваний. Веские основания для таких рекомендаций дают выявленные диссертантом элементы экоморфологической и таксономической периодичности системы полипоровых грибов – «веера» видов, закономерно образующиеся в зонах дивергенции. При этом приводимое в главе подробное описание биохимических механизмов противоопухолевого действия получаемых из грибов препаратов, не демонстрирующее связи с темой диссертации, полагаем излишним.

В Заключении подводится краткий общий итог проведенных исследований и намечаются их перспективы. Далее автором сформулировано 11 выводов, отвечающих поставленным во введении задачам.

Список использованной литературы из 717 источников, большинство из которых (558) на иностранных языках, включает все важнейшие работы по заявленной теме, опубликованные с начала XVII столетия до времени написания диссертации. 85 работ из списка, включая 15 монографий и 29 статей в ведущих рецензируемых изданиях, рекомендуемых ВАК РФ, принадлежат перу И.В. Змитровича, многие из них в соавторстве с известными отечественными и зарубежными специалистами. Полагаем, что существенный эвристический вклад в данную работу вносят и материалы не вошедших в этот список публикаций диссертанта, общее число которых составляет более 220.

В Приложениях даны списки новых таксонов полипоровых грибов, предложенных в ходе работ по теме диссертации, и список нуклеотидных последовательностей грибов, использованных в диссертации.

Автореферат полностью отражает структуру и содержание диссертации.

Рассмотрение представленной диссертации показало, что она является законченной научной работой, выполненной на высоком методическом уровне. Достоверность экспериментальных результатов, полученных автором, и сделанных им выводов не вызывает сомнений. Все нуклеотидные последовательности депонированы в международной базе данных ГенБанк. Все полученные автором результаты являются оригинальными. Высказанные выше замечания имеют технический или дискуссионный характер и не умаляют принципиальных достоинств работы.

Несомненная научная новизна диссертации определяется системным изучением семейства Polyporaceae s. str., охватывающим филогенетические, таксономические, экоморфологические аспекты, построенном на глобальном коллекционном материале

с использованием современных молекулярных методов. В ГенБанк депонированы 84 новые нуклеотидные последовательности, описано 38 новых таксонов, создана сбалансированная естественная система семейства, отвечающая всем известным современным требованиям.

Теоретическое значение диссертации определяется рядом концептуальных авторских разработок, связанных с экоморфологической классификацией грибов, таксономической дифференциацией экоморфологического континуума, с экологической и эволюционной интерпретацией полиморфизма полипоровых грибов, с раскрытием механизмов структурной дифференциации базидиом и адаптациогенеза грибов, морфо- и видообразовательного аспекта адаптациогенеза.

Практическое значение работы определяется прогностической ценностью разработанной системы полипоровых грибов в плане отбора видов, перспективных для биотехнологий и медицины, ее востребованностью в качестве научной основы инвентаризации и составления кадастров разнообразия грибов при проектировании осваиваемых и особо охраняемых территорий, выявления и сохранения видовых и внутривидовых таксонов-носителей генетической информации, а также использованием наработанных материалов в вузовских курсах по микологии, экологии, теории эволюции.

Таким образом, представленная диссертационная работа оценивается как крупное научное достижение в области микологии, развивающее на примере полипоровых грибов ее новое научное направление на стыке филогенетики, морфологии и экологии грибов. Цель работы достигнута, задачи решены, ее основные положения доказаны. Тем самым диссертация соответствует критериям, установленным в пп. 9-11 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства РФ № 842 от 24 сентября 2013 г., предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук. Не сомневаемся, что ее автор – Змитрович Иван Викторович – достоин присуждения ему искомой ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.12 – «Микология».

Заведующий сектором биоразнообразия и динамики природных комплексов ТюмНЦ СО РАН, доктор биологических наук по специальности 03.00.16 – «Экология»
Арефьев Станислав Павлович

Отзыв обсужден и одобрен на заседании сектора биоразнообразия и динамики природных комплексов структурного подразделения Институт проблем освоения Севера 21 сентября 2017 г., протокол № 3.

Заведующий сектором, д.б.н. Арефьев С.П.

Секретарь заседания, старший научный сотрудник, к.б.н. Шарапова Т.А.

625026 г. Тюмень, ул. Малыгина, 86
ipos@tmn.ru