

## ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию Шуваева Дениса Николаевича «Филогеография сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в позднем плейстоцене», представленную к защите на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9 – Ботаника (биологические науки)

**Актуальность исследования, теоретическая и практическая значимость работы.** Сосна сибирская является одним из основных компонентов темнохвойной таежной формации. Средообразующая роль вида и его хозяйственное значение не вызывают сомнений. Множество исследований сосны сибирской было сосредоточено не только в области практики лесного хозяйства, селекции и семеноводства. Фундаментальные вопросы генетической структуры популяций этого вида и динамики его палеоареалов в голоцене также подробно исследовались. Первые были исследованы с помощью метода изоферментного анализа. Вторые – при помощи палинологии. Но попыток связать между собой эти направления в формате комплексного филогеографического анализа сосны сибирской до сих пор не предпринималось. Хотя вполне очевидно, что формирование генетической структуры популяций – это процесс исторический, который зависит от возможностей выживания и расселения вида в условиях тех или иных климатогеографических особенностей региона. Диссертант поставил себе целью устранить этот пробел путем построения биогеографических моделей динамики популяций сосны сибирской на основе собственных генетических данных, подробного обзора палеогеографии и палеоклиматов Сибири и моделирования палеоареалов вида.

**Научная новизна.** Автором впервые проведено широкомасштабное исследование истории сосны сибирской в позднем плейстоцене, основанное на большом объеме филогеографических и палеоэкологических данных. Диссертант использовал в работе комплексный междисциплинарный подход, который включает данные палеоботаники, популяционной генетики и экологического моделирования.

**Оценка содержания диссертации.** Диссертационная работа Шуваева Дениса Николаевича изложена на 207 страницах и состоит из введения, трех глав, заключения, выводов, списка литературы и пяти приложений. Главами обозначены: литературный обзор, материалы и методы, результаты и обсуждение. Работа содержит 15 таблиц и 24 рисунка. В приложения вынесены 4 таблицы и 8 рисунков. Объем приложений составляет 17 страниц. Список литературы включает в себя 442 источника, из которых 114 на русском и 328 на иностранных языках.

**Во введении** (стр. 6-13) обоснована актуальность работы. Сформулированы цель и задачи исследования. Раскрываются научная новизна и практическая значимость диссертационной работы, сформулированы положения, выносимые на защиту. Диссертант представляет сведения об апробации работы и научных публикациях.



**Глава 1 Литературный обзор** (стр. 14-55) состоит из четырех подглав. В первой подглаве диссертант описывает биологию вида, его хозяйственное значение, распространение и изменчивость. Автор оценивает особенности применения генетических маркеров в исследованиях исторической биогеографии хвойных и делает заключение, что филогеография, будучи синтетической наукой, должна использовать знания о палеогеографии и палеоэкологии исследуемого ареала вида. Это закономерно приводит к рассмотрению третьей подглавы, которая посвящена подробному литературному обзору палеогеографии и палеоклиматов Сибири в позднем плейстоцене. В четвертой подглаве дано исчерпывающее обоснование для применения методов моделирования палеоареалов видов с целью дополнительной поддержки филогеографических выводов. В итоге анализа литературных источников, проведенного диссертантом, получено последовательное, логичное и исчерпывающее обоснование применяемых в диссертации методов исследования.

**Глава 2 Материалы и методы (стр. 56-83).** В главе подробно описана методика сбора материала сосны сибирской и экстракции из него ДНК для генетического анализа. Дальнейшая часть генетического блока посвящена описанию методов отбора митохондриальных и ядерных микросателлитных локусов сосны сибирской, протоколам полимеразной цепной реакции и геле-электрофореза, а также методам статистической обработки данных генетического анализа.

Второй крупный блок главы 2 посвящен подробным описанием методики моделирования палеоареалов сосны сибирской методом максимальной энтропии. Вся процедурная часть работы с блоком моделирования палеоареалов содержит много релевантных ссылок на литературные источники, что значительно подкрепляет обоснованность методов, которые использовал диссертант.

Третий блок методов является небольшим и посвящен описанию процедуры картирования палеонаходок сосны сибирской при работе с соответствующими базами данных и литературными источниками.

Особенно следует отметить, что все части главы «Материалы и методы» органично связаны между собой, поскольку концептуально повторяют основные тезисы, закрепленные диссертантом в предыдущих разделах главы литературного обзора.

**Глава 3 «Результаты и обсуждение»** (стр. 84-134) построена последовательно в соответствии с порядком изложения главы «Материалы и методы». Всего в главе выделяется пять базовых подразделов. Первые два это результаты и обсуждение для митохондриальных и микросателлитных результатов. Анализ этих результатов дает представление о современной генетической структуре популяций сосны сибирской. Убедительно показано наличие четырех основных кластеров популяций сосны сибирской: Уральский, Кузнецкий Алатау, Алтай и Прибайкалье. Эти кластеры популяций согласуются с основными рефугиумами вида. Приведен краткий

сравнительный анализ собственных микросателлитных и митохондриальных результатов с результатами предыдущих аллозимных исследований.

Далее автор приводит результаты моделирования событий дивергенции-консолидации выявленных кластеров популяций, чтобы установить наиболее вероятные сценарии исторического взаимодействия между ними. Так, было обнаружено, что дивергенция кластеров популяций Урала и Кузнецкого Алатау могла произойти 69,5 тысяч лет назад. Несмотря на то, что по генетическим данным получена некая датировка и можно было (оперируя только генетическими данными) сделать вывод о том, что датировка дивергенции относится к раннезырянскому оледенению. Но диссертант провел дополнительно анализ блоков результатов по моделированию палеоареалов сосны сибирской и ее палеоданных. В работе убедительно показано, что в период последнего ледникового максимума ареал вида претерпел значительный разрыв на территории Западно-Сибирской равнины. Впоследствии, автор делает достаточно осторожный вывод относительно наблюдаемого генетического эффекта, что сосна сибирская не восстановила в полной мере свой ареал на территории Западной Сибири после раннезырянского оледенения, поскольку далее следовала фаза относительно холодного и сухого каргинского интерстадиала. В принципе этот вывод хорошо подкреплен литературным обзором и рассмотрением палеонаходок. Поэтому, как указывает автор, последний ледниковый максимум мог и не оказать сильного влияния на генофонд сосны сибирской.

Проведенное исследование позволило автору сделать обобщение и выделить особенности генетической структуры сосны сибирской, которая тесно связана с позднечетвертичной историей этого вида.

Таким образом, диссертанту удалось показать, что применяя комплексный подход к анализу биогеографической истории вида можно получить взвешенные выводы и разумно обосновать ряд гипотез.

**В заключении** автор объединяет данные результатов исследования в совместном анализе, что позволяет ему сформулировать выводы, отвечающие цели и задачам диссертационной работы.

Автореферат написан лаконично, информативно. Оформлен правильно. Содержание автореферата полностью отражает содержание диссертации.

Результаты исследования отражены в 9 научных работах, в том числе 2 работы, индексируемые в международных базах данных Web of Science и Scopus.

#### **Замечания по диссертационной работе.**

1. Для моделирования современного ареала распространения *Pinus sibirica* приводятся 19 биоклиматических переменных. Данный вид встречается как на равнинах, так и в горных районах на высотах от 900 до 1500 метров, где формирует кедровые леса. Вид предпочитает хорошо дренированные, увлажнённые почвы, но может присутствовать и на подзолистых, горно-лесных и суглинистых типах почв. Было бы более логичным для построения более правдоподобного экологического ареала учитывать не только температуру и влажность. Использованное программное

обеспечение (MaxEnt) позволяет включать альтитуды и различные почвенные характеристики в анализ (стр. 77).

2. Приведена последовательная работа по черновой частичной сборке мхДНК для двух образцов *Pinus sibirica* (Урал, Западные Саяны). Сборка молекулы мхДНК проводилась с целью выявления изменчивости с мутацией по типу однонуклеотидного полиморфизма (SNPs). Для анализа однонуклеотидных полиморфизмов достаточно 30х покрытия, что предполагает значительное снижение возможных ошибок. В представленной работе глубина прочтения (кратность покрытия) для уральского образца 0,2х, а для образца с Западных Саян – 17х, что, на мой взгляд, недостаточно. Предпочтительная глубина прочтения для получения более корректных данных составляет не менее 30х и это значительно минимизирует ошибку (стр. 59).

3. На стр. 34 автор пишет "На севере Урала долинные ледники сливались с «языками» карского ледникового щита" - здесь вероятно имеется в виду все-таки самая северная часть Уральских гор - Полярный Урал. В оригинальной статье - Astakhov, 2013 "Ice-retreat morainic loops are also observed on the eastern piedmont of the Polar Urals and in the Taimyr Peninsula, especially on the southern slope of the Byrranga Mountains (Kind & Leonov 1982; Möller et al., 2011)".

4. На стр. 33, п. 1.3.2 «В Западной Сибири центрами оледенения... стали Северный Урал». Но Северный Урал не относится к Западной Сибири.

5. На стр. 33 «Крупные лопасти выводных ледников из Северного Урала и Путорана проникали по долинам Оби и Енисея на юг до 62-61 с. ш.» - здесь тоже вероятно вместо Северного Урала имеется в виду Полярный Урал?

6. В Приложении Д диссертант приводит аллельные частоты ядерных микросателлитных локусов сосны сибирской для групп: Урал, Западная Сибирь, Кузнецкий Алатау, Алтай, Западный Саян, Восточный Саян, Енисейская Сибирь. Всего семь групп выборок. Почему семь? Почему данные аллельных частот не приведены в соответствии с кластеризацией четырех популяционных групп, которые выделил диссертант: Урал, Алтай вместе с Западным Саяном, Восточный Саян, Кузнецкий Алатау?

Однако изложенные замечания не касаются существа работы и ни в коей мере не снижают общей высокой оценки диссертационной работы.

#### **Заключение по диссертационной работе.**

Подводя общий итог можно заключить, что диссертационная работа Шуваева Дениса Николаевича «Филогеография сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в позднем плейстоцене» является полноценной научно-квалификационной работой, характеризуется цельностью и достоверностью полученных результатов, имеет теоретическое и практическое значение. Автореферат диссертации написан в лаконичном и информативном стиле, и его содержание полностью соответствует содержанию диссертации.

Диссертация «Филогеография сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в позднем плейстоцене» соответствует требованиям, предъявляемым к

кандидатским диссертациям Положением о присуждении ученых степеней (пп. 9-11, 13, 14), утвержденным постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. №842 с изменениями, утвержденными постановлением Правительства Российской Федерации от 20.03.2021 г. № 426, а ее автор Шуваев Денис Николаевич заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9 – Ботаника (биологические науки).

Заведующий лабораторией популяционной биологии древесных растений и динамики леса Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук,  
доктор биологических наук  
(специальность: 1.5.15 – Экология)  
Петрова Ирина Владимировна

