

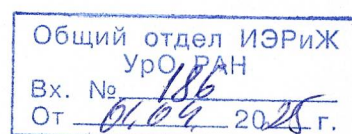
## ОТЗЫВ

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

**Актуальность исследований.** Сосна сибирская – один из самых широко распространенных видов сосен занимающий огромный ареал площадью 4,5 млн. км<sup>2</sup>, большая часть которого расположена на территории России. Исследование биогеографических моделей динамики популяций сосны сибирской расширяет представления о закономерностях эволюции лесных экосистем таежного типа. В условиях глобальных климатических трендов выявление таких закономерностей важно с точки зрения планирования генетических резерватов и устойчивого управления лесными экосистемами на эколого-генетической основе. Однако, комплексные филогеографические исследования сложны и достаточно редки, что обусловлено доступностью генетических маркеров, объемом знаний о палеогеографии региона растений. Несмотря на значительное количество работ по палеоботанике и популяционной генетике хвойных растений, комплексных филогеографических исследований недостаточно, что свидетельствует об актуальности и своевременности исследований, проведенных Д.Н. Шуваевым. Следует отметить, что данные генетического анализа в филогеографии не должны быть вырваны из контекста палеоэкологических исследований, чтобы была возможность всесторонне восстановить динамику биогеографической истории вида.

**Научная новизна** проведенных исследований определяется актуальностью положений диссертационной работы, приоритетом которой является комплексный подход. Автором впервые проведено широкомасштабное исследование позднеплейстоценовой истории сосны сибирской, которое основано на большом объеме филогеографических и палеоэкологических данных. С применением маркеров ДНК получены знания о пространственно-генетической структуре современных популяций сосны сибирской практически по всему естественному ареалу вида, а с помощью комбинации ядерных микросателлитов и разработанных de novo маркеров мтДНК выявлена иерархическая структура популяций сосны сибирской, согласующаяся с палеоэкологическими паттернами ее биогеографической истории. Также генетическое подтверждение нашли и палинологические данные о предполагаемых рефугиумах сосны сибирской в горах Южной Сибири и Урала.

**Практическая значимость работы.** Сформирована обширная популяционно-генетическая база данных изменчивости ядерных микросателлитных локусов из естественных популяций сосны кедровой сибирской, собранных на большей части ареала вида из Урала, Западной



Сибири, Южной Сибири и Прибайкалья, которая станет хорошей базой для выполнения научных исследований, образовательного процесса, а также использоваться для целей народного хозяйства. Данные о рефугиумах популяций сосны сибирской дают ценную информацию для планирования генетических резерватов, в которых охранный статус вида будет способствовать поддержанию генетического разнообразия и обеспечивать потенциал для его адаптации, что очень важно для лесохозяйственной деятельности.

**Обоснованность и достоверность полученных результатов.** Диссертационная работа Д.Н. Шуваева является результатом многолетних исследований; основана на тщательной проработке литературных данных и большом объеме собственных оригинальных экспериментальных исследований, выполненных с применением современных и классических методов. Обоснованность результатов и выдвинутых защищаемых положений, основываются на согласованности данных эксперимента и научных выводов. Статистическая обработка данных проведена с применением соответствующих современных компьютерных программ. Выводы и рекомендации, сформулированные по итогам экспериментальных исследований, логичны и убедительны. По материалам диссертации опубликовано 9 печатных работ, в том числе 2 статьи в журналах, рекомендованных ВАК. Результаты исследований представлены на конференциях различного уровня.

**Структура и объем работы.** Диссертационная работа состоит из введения, 3 глав, заключения, выводов, списка литературы и 5 приложений. Общий объем диссертации составляет 207 страниц машинописного текста, содержит 24 рисунка и 15 таблиц. В приложения вынесены 4 таблицы и 8 рисунков. Список литературы включает 442 источника, из них 328 на иностранном языке.

*Во введении* диссертационной работы традиционно рассмотрены актуальность, научная новизна и практическая значимость исследований, поставлена цель и сформулированы задачи, выдвинуты основные защищаемые положения. Автором отмечена важность реконструкции динамики популяций сосны сибирской, как одной из основных лесообразующих видов, которая может стать основой для понимания закономерностей смены растительных сообществ. При этом отмечается, что комплексная биогеографическая история сибирских видов хвойных до сих пор остается малоизученной, несмотря на значительный объем данных палеоботаники и популяционной генетики.

**Глава 1 Литературный обзор** (с. 14–55). *Данную главу автор разбил на четыре подглавы.* В первой подглаве автором подробно рассмотрены биология, хозяйственное значение, распространение и изменчивость сосны сибирской в сравнении с другими пятихвойными соснами Евразии. Во второй подглаве освещено применение генетических маркеров в

исследованиях исторической биогеографии хвойных. Основные палеоклиматы и палеогеография позднего четвертичного периода Сибири изложены в третьей подглаве. В последней подглаве убедительно показано, что экологическое моделирование распространения видов можно использовать как инструмент для выявления потенциально пригодных мест обитания в прошлом. Обзор хорошо структурирован, выполнен на хорошем уровне с привлечением большого объема отечественных и зарубежных исследований и глубоким проникновением в суть описываемых проблем.

**Глава 2 Материалы и методы исследования** (с. 56–83). Глава включает пять разделов, в которых приведены географическое положение выборок сосны сибирской из Урала, Западной Сибири, Южной Сибири и Прибайкалья; лабораторные протоколы экстракции и анализа ДНК и статистическая обработка генетических данных; демографические модели сосны сибирской на основе приближенных байесовских вычислений; моделирование распространения сосны сибирской методом максимальной энтропии и картографирование палеонаходок. Следует отметить разнообразие методов исследований, применяемых для решения поставленных задач – от классических методов исследования до современных. В работе используются три группы методов: популяционно-генетические (генеогеографические), палеоэкологические и экологическое моделирование. Первые включали анализ изменчивости однонуклеотидных полиморфизмов в мтДНК и варьирующей длины микросателлитных повторов в локусах ядерной ДНК. Использовано два подхода в анализе генетических данных: анализ иерархической структуры методами многомерного шкалирования и анализ, основанный на моделировании по алгоритму Structure. В качестве основы для экологического моделирования применен метод машинного обучения, реализуемый посредством максимизации энтропии. Точность моделей оценена с помощью метрики AUC (площадь под кривой рабочей характеристики приемника (ROC)) и показателя эффективности бинарной классификации  $TSS'$  (True Skill Statistic). Палеоэкологический анализ сделан на основе литературных данных. Картографирование пыльцевых находок сосны сибирской проведено согласно 10% порогу относительно общего количества пыльцы для группы деревьев и кустарников (TRSH: Trees and Shrubs).

**Глава 3 Результаты и обсуждение** (с.84–134). Глава разбита на пять разделов, первые два из которых посвящены анализу изменчивости митохондриальной ДНК и ядерной микросателлитной ДНК сосны сибирской. Определены четыре митотипа, при этом географическое распределение двух митотипов указывает на два рефугиума в пределах Южной Сибири: Прибайкалье (M3) и Алтай (M1). Митотип M2 является общим для популяций кедра Урала и Кузнецкого Алатау. Еще один митотип (M4) был рекомбинантным и возник при контакте трех южносибирских групп популяций в зоне Енисейской Сибири. Автором проведен совместный анализ

мтДНК и ядерных микросателлитов, который выявил четкую генетическую структуру популяций сосны сибирской. При этом последняя имела иерархический характер, что следует из анализа южносибирской и уральской групп популяций. Анализ пыльцевых данных периода МИС 2 и результаты экологического моделирования показали сокращение ареала сосны сибирской до областей гор Южной Сибири, Прибайкалья и Урала. При этом пыльцевые данные свидетельствуют об активном распространении кедра сибирского по всей Сибири в голоцене. Тем не менее, алтайские и западносибирские популяции остались в пределах своего прошлого ареала после последнего ледникового максимума, поскольку их митотип М1 больше нигде не встречался.

В целом, глава обеспечивает достаточно полное представление о путях миграции кедра сибирского на Западно-Сибирской равнине, которая основана на изменчивости мтДНК, микросателлитных данных, палеоэкологических предпосылок и результатов экологического моделирования

Далее в диссертации идут заключение, список литературы и приложения.

**В заключении** автор подводит итог проведённой аналитической и экспериментальной работе и формулирует выводы, которые согласуются с целью и задачами диссертационной работы и объективно отражают основные результаты.

Автореферат объективно отражает содержание диссертации.

При ознакомлении с работой возникли следующие **вопросы и замечания**:

1. В главе 3.4 «Результаты моделирования распространения сосны сибирской методом максимальной энтропии», на рисунке 19 приводится карта с результатами ретроспективного моделирования ареала сосны сибирской в период последнего ледникового максимума. Положительный результат экстраполяции для Южного Урала, гор Южной Сибири и южного Прибайкалья не вызывает вопросов. Однако, как можно объяснить значительную зону предсказанного прошлого ареала для территории, где в наше время находится Казахский мелкосопочник? Подтверждается ли этот результат моделирования какими-либо палеонтологическими данными?

2. Диссертант очень хорошо рассматривает результаты предыдущих аллозимных исследований не только сосны сибирской, но и других пятихвойных видов сосен в первой главе (литературном обзоре). Однако в обсуждении собственных результатов относительно мало сравнивает между собой чужие аллозимные и свои микросателлитные данные, уделяя гораздо больше внимания общим генетическим аспектам биогеографической истории между разными хвойными видами Евразии в сравнении с сосной сибирской. Возможно это было обусловлено попыткой сократить объем диссертации, но этот момент стоит отметить.

3. Автор указывает, что выбранные биоклиматические предикторы находились в разумном согласии с климатическими предпочтениями сосны сибирской и дает ссылки на авторов, которые изучали эти аспекты в природе. Но нигде не приводятся эти значения оптимальных предикторов, которые он получил в результате моделирования.

4. Проекцией географических карт, использованных в работе, является “geographical coordinates”. Данный тип проекции значительно искажает визуальное восприятие размеров географических объектов для северных широт. Почему была выбрана именно эта проекция?

4. Как автор может объяснить изоляцию Алтайского рефугиума? Почему он не распространился по всем сторонам света? Что ему мешало?

5. Не указано в методике, что часть биопредикторов для экологического моделирования представлена умноженной на коэффициент 10.

6. Несмотря на в целом хорошо выверенный текст, есть несколько замечаний технического характера. Например, в рисунке 3 (диссертации) и рисунке 1 (в автореферате) в подписи указано лишь «Алтай», хотя должно быть, и самим автором в тексте, говорится о территории Алтай и Западные Саяны. Имеются и другие мелкие недочеты. Но в целом работа написана грамотно и содержание опечаток минимально для такой большой работы и не снижают ее ценности.

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

### **Заключение.**

Диссертация Д.Н. Шуваева «Филогеография сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в позднем плейстоцене» является научно-квалификационной работой, в которой на основании выполненных автором исследований решена научная проблема комплексной оценки филогеографической истории сосны сибирской с позднего плейстоцена для выявления рефугиумов и вычленения закономерностей экспансии вида в условиях позднеплейстоценовых климатических осцилляций, имеющая важное социально-экономическое и хозяйственное значение.

Приоритетом работы является использование междисциплинарного подхода, который включает данные палеоботаники, популяционной генетики и экологического моделирования.

Степень достоверности результатов филогеографической части работы обеспечена широким географическим охватом (Урал, Западная Сибирь, Южная Сибирь, Прибайкалье) и репрезентативностью выборок сосны сибирской (72 выборки, 1614 деревьев) для генетического анализа. Данные анализа двух типов ДНК-маркеров в значительной мере согласуются между собой и дополняют друг друга. Также они согласуются с реконструкциями

палеоареалов сосны сибирской и результатами предыдущих аллозимных исследований. Обзор палеоэкологической и палеогеографической литературы сибирского региона обеспечивает хорошую поддержку результатов исследования и предложенных филогеографических гипотез.

Использованные классические и современные методы исследования адекватны решаемым в работе задачам, её содержимое свидетельствует о большом личном вкладе автора диссертации в решение изучаемых проблем. Материалы диссертационной работы могут быть рекомендованы для более широкого использования в научно-исследовательских работах студентов и аспирантов, а также к опубликованию отдельных разделов в виде монографии.

По своей актуальности, научной новизне, объему выполненных исследований и практической значимости полученных результатов представленная к защите 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).

21.03.2025 г.

Главный научный сотрудник  
лаборатории дендрологии Федерального государственного  
бюджетного учреждения науки Центральный сибирский  
ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук,  
доктор биологических наук (специальности: 1.5.9. – «Ботаника»,  
1.5.15 «Экология» (биологические науки))  
Томошевич Мария Анатольевна

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН.  
630090, г. Новосибирск, ул. Золотогорная, 101.  
<http://www.csbg.nsc.ru/>

Тел. (383) 330-41-01, e-mail: csbg@ngs.ru

Тел. (383) 339-97-48. e-mail: arysa9@mail.ru

