

«УТВЕРЖДАЮ»

И.о. директора

Федерального государственного бюджетного учреждения науки  
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук



А.В. Паштецкий

«26» марта 2025г.

### Отзыв

ведущей организации на диссертацию Дениса Николаевича Шуваева на тему  
«ФИЛОГЕОГРАФИЯ СОСНЫ СИБИРСКОЙ (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR) В ПОЗДНЕМ  
ПЛЕЙСТОЦЕНЕ»

представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук  
по специальности 1.5.9.- Ботаника

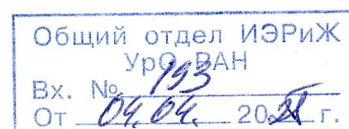
Диссертация Шуваева Дениса Николаевича посвящена исследованию  
позднеплейстоценовой истории сосны сибирской в Сибири на основе  
филогеографических и палеоэкологических данных.

#### **Актуальность избранной темы.**

Сосна сибирская (*Pinus sibirica*) представляет собой один из основных  
эдификаторных видов сибирской темнохвойной тайги. Вид занимает громадный ареал,  
произрастая в разнообразных экологических условиях. При этом он является одной из  
важнейших в хозяйственном отношении лесных пород. Исследование популяционной  
структуры сосны сибирской и реконструкция ее динамики в ходе климатических  
осцилляций плейстоцена представляют значительный, как теоретический, так и  
практический интерес.

#### **Новизна исследований и практическая значимость полученных результатов.**

Автором диссертации представлено первое популяционно-генетическое и  
филогеографическое исследование сосны сибирской, охватывающее весь ареал этого  
вида, позволившее ему реконструировать популяционно-генетическую структуру вида и  
историю ее динамики в плейстоцене и голоцене. С практической точки зрения результаты



исследования будут востребованы при проведении лесохозяйственных и лесовосстановительных мероприятий, а также для пресечения незаконного оборота древесины сосны сибирской.

### **Обоснованность и достоверность полученных результатов и выводов.**

Исследования основаны на большом объеме фактического материала, выводы обоснованы совокупностью приведенных результатов, выбор методов исследования и статистическая обработка экспериментальных данных, с последующей корректной их интерпретацией, соответствуют поставленным задачам, достоверность результатов не вызывает сомнений.

### **Оценка содержания диссертации.**

Диссертация Дениса Николаевича построена в традиционном плане и состоит из введения, 3 глав, заключения, выводов, списка литературы (442 источника), а также 5 приложений.

Диссертация изложена на 207 страницах, содержит 15 таблиц и 24 рисунка. В приложения вынесены 4 таблицы и 8 рисунков.

Во ВВЕДЕНИИ Д.Н. Шуваев обосновывает актуальность темы исследования, определяет цель и задачи, формулирует положения, выносимые на защиту.

В главе 1 «ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ» подробно освещаются аспекты биологии, распространения, хозяйственного значения сосны сибирской. В этой же главе автор, опираясь на литературные данные, обосновывает и разъясняет применение генетических маркеров в филогеографических исследованиях хвойных. В заключительном разделе главы 1 диссертант подробно рассматривает климатические изменения и их связь с палеогеографией на территории Сибири в свете хронологии событий позднего плейстоцена.

Методическая глава 2 «Материалы и методы» содержит 5 разделов. В разделе 2.1 автор приводит данные о географическом положении исследуемых выборок сосны сибирской и сборах растительного материала для своего исследования. В разделе 2.2 содержатся описания лабораторных протоколов экстракции и анализа ДНК сосны сибирской, информация о способах выявления однонуклеотидных замен (SNP) в контигах митохондриальной ДНК исследуемых образцов, разработке праймеров для их амплификации, электрофорезе, секвенировании и статистической обработке полученных данных. Автором также приводятся лабораторные данные о работе с ядерными микросателлитными локусами для объекта исследования. Раздел снабжен фотографиями полученных электрофореграмм полиакриламидных гелей, иллюстрирующими выявленные SNP в митохондриальной ДНК и полиморфизм ядерных микросателлитных

маркеров. В разделе 2.3 содержатся сведения о демографических моделях популяций сосны сибирской, использованных для приближенных байесовских вычислений в программе DYIABC, предлагаются несколько сценариев дивергенции популяций изучаемого объекта на территории Сибири. Данные о подготовке биоклиматических карт, а также технические характеристики и алгоритмы разработки моделей-кандидатов распространения сосны сибирской для программы MaxEnt приведены автором в разделе 2.4 главы 2. Заключительный раздел 2.5 содержит информацию о картографировании находок ископаемых остатков: о том, как рассчитывалось процентное содержание пыльцы сосны сибирской, о разделении записей на группы временных периодов. Автор объясняет использование данных по ископаемому материалу в своей работе в качестве дополнительной поддержки выводов о расположении рефугиумов сосны сибирской и выявлении основных тенденций расширения ее ареала в Западной Сибири.

Глава 3 «РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ» также состоит из 5 разделов. В разделе 3.1 приводятся результаты анализа молекулярной изменчивости по данным митохондриальной ДНК. Автор отмечает, что результаты анализа молекулярной изменчивости хорошо согласуются с географическим распространением митотипов сосны сибирской. Анализ выявил наличие четырех генетических кластеров, два из которых строго приурочены к территориям Алтая (митотип 1), Западного Саяна (митотип 1) и Западного Саяна (митотип 2). Третий кластер (митотип 3) занимает территорию Урала и Западной Сибири. Митотип 4 сформировался в зоне смешения трех основных групп популяций на юге Енисея. Отмечен высокий уровень генетической дифференциации между группами популяций сосны сибирской, который объясняется автором географической фиксацией митотипов и низким уровнем генного разнообразия в пределах групп популяций. На основе анализа данных по митохондриальной ДНК диссертант выдвигает предположение о возможной неоднократной колонизации Урала популяциями кедра. Раздел 3.2 содержит информацию о ядерных микросателлитных локусах сосны сибирской, которые были проанализированы в данной работе. У большинства из них была обнаружена неравномерная изменчивость аллельных частот, которую автор связывает с географическим происхождением популяций. Также приводятся результаты анализа данных по ядерным микросателлитным локусам в программе Structure. На основе этих данных автор делает выводы об однородности популяционной структуры южносибирских групп сосны сибирской по причине сильного потока генов с пыльцой. Выявлен значительный генетический вклад алтайских популяций в западносаянские, что может указывать на алтайское происхождение популяций кедра из Западного Саяна. Тест популяционной дифференциации подтвердил наличие трех популяционных групп:

Кузнецкий Алатау, Восточный Саян и единая группа Алтая с Западным Саяном. Автор указывает на вторичность происхождения популяций кедра из Западного Саяна по отношению к алтайским популяциям, а восточная часть западносаянской популяции оказывается под влиянием потока генов из восточносаянской популяции. Результаты моделирования демографической истории сосны сибирской на основе приближенных байесовских вычислений в программе DIYABC представлены в разделе 3.3. Автор отмечает, что кластеризация методами ближайших соседей и UPGMA не противоречит результатам, полученным анализом главных координат и в программе Structure, и на этой основе составляет набор выборок для оценки нескольких моделей эволюции популяций. Раздел 3.4 содержит результаты ретроспективного моделирования палеоареалов кедра в программе MaxEnt. Следует подчеркнуть, как очень сильную сторону рассматриваемой работы, успешное освоение диссертантом нескольких различных методов реконструкции прошлой динамики ареалов популяций при вполне критическом отношении к интерпретации результатов таких реконструкций. В разделе 3.5 представлены результаты картографирования палеонаходок сосны сибирской. Автор делает выводы о том, что данные изменчивости микросателлитов в популяциях Урала и Кузнецкого Алатау не противоречат реконструкциям экспансии кедра в Западной Сибири по данным пыльцевых спектров. Диссертант выдвигает предположение о том, что сокращение ареала кедровых лесов за последние 2000 лет до северо-западного и юго-восточного участков Западной Сибири, а также естественный географический барьер в виде р. Обь, препятствовали активному смешению генофондов Урала и Кузнецкого Алатау на Западно-Сибирской равнине.

В ЗАКЛЮЧЕНИИ автор на основе полученных им результатов по митохондриальной ДНК, микросателлитам и палеоданным приводит 5 пунктов сценария расселения кедра сибирского в позднечетвертичное время с указанием обоснованности каждого из пунктов. Далее приведены 5 главных выводов диссертационной работы.

#### **Замечания по тексту диссертации.**

Неудачным представляется уже само название работы «ФИЛОГЕОГРАФИЯ СОСНЫ СИБИРСКОЙ (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR) В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ», так как термин «филогеография» означает анализ и интерпретацию географического распространения генных генеалогий, реконструированных по современным данным. То, что автор работы относит реконструированные им события динамики ареала сосны сибирской к позднему плейстоцену, представляет собой лишь его интерпретацию этих данных, причем сама филогеографическая реконструкция охватывает весь промежуток

времени от плейстоцена до современности. Поэтому корректнее было бы исключить слова «в позднем плейстоцене» из названия работы.

На наш взгляд, в главе 1 «ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ» дается слишком длинное описание плейстоценовых обстановок, общий смысл которого сводится к тому, что Южная Сибирь, Прибайкалье и Урал всегда являлись рефугиумами для бореальной древесной флоры. В принципе, для этого не обязательно было производить полноценный обзор литературы, достаточно было сослаться на источники, которые уже сделали этот вывод ранее.

Автор пишет (стр. 48), что отсутствие «палеонаходок» вида не является доказательством его отсутствия в растительном покрове того времени в указанной местности. Однако он забывает про то, что присутствие пыльцы (в особенности, высокопродуктивной пыльцы сосны, которая может летать на большие расстояния) в пыльцевых спектрах также не является доказательством присутствия вида в данном конкретном местонахождении. На безлесных территориях в современных пробах пыльца сосны присутствует почти всегда и не единично. Поэтому, хотя при картографировании «палеоданных» автором и выбран достаточно разумный методический подход — принят 10% порог содержания пыльцы сосны сибирской в спорово-пыльцевых спектрах, гарантировать его от ложно-положительных результатов он, конечно, не может. Следует также отметить, что активно используемые автором слова «палеонаходки» и «палеоданные», несомненно, являются жаргонизмами, вместо которых следовало бы использовать общепринятую научную терминологию: палеоботанические/ палеопалинологические данные, ископаемые находки, ископаемые пыльцевые спектры и т.п. Также терминологически некорректным является упоминание автором (стр. 30) «спорово-пыльцевых спектров растений» — все же спорово-пыльцевые спектры могут быть у отложений, образцов, проб, но никак не у растений.

В главе 2 «МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ» автор подробно описывает статистические программы, которые были использованы им в работе. Но на большинстве рисунков в подрисуночных подписях указываются только метод/ методы анализа без указания программы.

Слово «контиг» (стр. 60) – мужского рода. В Таблице 2 (стр. 60) написано «Номер контиги». И в родительном падеже это слово следует писать «контигов», а не «контиг».

На Рисунке 6 (стр. 102) автор никак не объясняет в подписи к рисунку, что означают круговые диаграммы на карте.

Подписи к рис. 7 сделаны неграмотно и маловразумительно. Общая подпись к рисунку гласит «Графики значений максимального числа К-групп. А – число К-групп по

методу  $\Delta K$ ,  $B$  – число  $K$ -групп по методу  $\text{LnP}(K)$ », что вполне бессмысленно. Автору следовало озаглавить рисунок, как «Результаты анализа микросателлитных данных в программе Structure: А. Зависимость величины  $\Delta K$  от числа групп  $K$ . Б. Зависимость величины логарифма функции вероятности  $\text{LnP}$  от числа групп  $K$ ». Также следовало разъяснить, что означают вертикальные линии, пересекающие точки на диаграмме Б. В целом, обоснование выбора оптимального числа генетических групп  $K$  при анализе микросателлитных данных в программе Structure выглядит довольно сумбурным и не вполне убедительным.

На «кладограммах» Рисунка 8 (стр. 107) не отображены значения бутстреп поддержек, что не позволяет судить об устойчивости полученных топологий. Впрочем, в разделе 2.2.6 второй главы автор упоминает, что намеренно не указывает значения бутстреп поддержек, так как они были «крайне низкими». Возникает законный вопрос, зачем вообще нужно было тогда проводить иерархическую кластеризацию этих данных, особенно учитывая тот факт, что приведенные на рис. 8 топологии дендрограмм, полученных разными методами, значительно различаются? Называть эти дендрограммы иерархической кластеризации «кладограммами» также некорректно: кладограммы строятся иными методами и отражают кладистические отношения родства таксонов или последовательностей ДНК. Дендрограммы же, изображенные на рисунке 8, отражают отношения сходства между исследованными популяциями сосны сибирской по набору аллелей микросателлитных маркеров. То, что в качестве меры сходства для их построения использована генетическая дистанция Неи, еще не делает их кладограммами.

На стр. 70, 110 и 112 автор многократно употребляет термин «постериорные вероятности». По-русски следует все же писать «апостериорные вероятности», ибо термина «постериорный» в русском языке нет – это калька с английского слова «posterior». Аналогичным образом английский термин «prior» на русский переводится, как «априорный».

Наиболее серьезным замечанием к рассматриваемой работе является неправильное и, скажем прямо, хаотичное цитирование использованной литературы. В списке литературы и при цитировании в тексте источники приводятся то по фамилии первого автора, то по первым словам названия публикации, без какой-либо закономерности. Так цитируются и монографии, и журнальные публикации. Например, на стр. 36 цитирование литературных источников приводится следующим образом: «...свидетельствовали данные возраста морены вблизи п. Монды (Республика Бурятия)  $79 \pm 9$  и  $70 \pm 11$  тыс. л. н. [Радиотермолюминесцентное датирование четвертичных..., 2003; К вопросу о

позднеплейстоценовом..., 2015]». В списке литературы на стр. 148 и 153 эти журнальные публикации приводятся в следующем формате:

«53. К вопросу о позднеплейстоценовом оледенении юга Восточного Саяна и выделении конечных морен MIS 2 на основе бериллиевого датирования (10 Be) ледниковых комплексов / С. Г. Аржанников, Р. Броше, М. Жоливе, А. В. Аржанникова // Геология и Геофизика. – 2015. – Т. 56, № 11. – С. 1917–1933 ...

97. Радиотермолюминесцентное датирование четвертичных отложений Тункинского рифта / Г. Ф. Уфимцев, А. В. Перевалов, В. П. Резанова [и др.] // Геология и геофизика. – 2003. – Т. 44, № 3. – С. 226–232».

Безусловно, во всех этих случаях, а их в тексте диссертации не два, а **ОЧЕНЬ** много, автору следовало цитировать фамилии авторов с датой публикации в тексте и оформлять список литературы по ГОСТу, также начиная с фамилий авторов.

Высказанные замечания, однако, не влияют на общую, в целом, положительную оценку данного исследования. Автором выполнена большая работа на очень большом, преимущественно самостоятельно собранном материале, с использованием набора сложных современных методов анализа, освоены разнообразные лабораторные методики получения и компьютерные программы анализа данных. Работа написана грамматически и терминологически достаточно грамотно и почти не содержит опечаток.

#### **Соответствие автореферата основным положениям диссертации.**

Автореферат диссертации оформлен должным образом, отражает содержание диссертации и соответствует установленным требованиям. Материалы, представленные в автореферате, отражают все основные результаты проведенных исследований, которые опубликованы в 7 работах, в том числе в 2 статьях в журналах, индексируемых в международных базах данных Web of Science и Scopus, и рекомендованных ВАК при Минобрнауки России как издания, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертации на соискание ученой степени кандидата наук, а также апробированы на 8 конференциях.

#### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ.**

Диссертация Дениса Николаевича Шуваева на тему «ФИЛОГЕОГРАФИЯ СОСНЫ СИБИРСКОЙ (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR) В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ» представляет собой научно-квалификационную работу, посвященную популяционно-генетическому анализу и филогеографической реконструкции истории сосны сибирской на основе генетических (мтДНК, SSR) и палеонтологических данных. По научной и практической значимости результатов, проведенных Д. Н. Шуваевым исследований, актуальности

выбранной темы, научной новизне, достоверности полученных результатов, работа полностью соответствует требованиям п. 9, «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. № 842 (в редакции от 01.10.2018 г.), а ее автор заслуживает присуждения искомой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9. Ботаника.

Отзыв заслушан, обсужден и утвержден на заседании Ученого совета ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН) 26 марта 2025 г. (протокол заседания № 2 от 26.03.2025 г.).

Кандидат биологических наук (03.02.01. – ботаника)

Старший научный сотрудник

Лаборатории молекулярной систематики растений

ГБС РАН



Алина Викторовна Федорова

127276, г. Москва, Ботаническая ул., 4, ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В.

Цицина Российской академии наук

тел. +7 (499) 977-91-45, e-mail: info@gbsad.ru

