

**ЗАКЛЮЧЕНИЕ ДИССЕРТАЦИОННОГО СОВЕТА 24.1.109.01, СОЗДАННОГО НА БАЗЕ ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ НАУКИ «ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК» МИНИСТЕРСТВА НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ, ПО ДИССЕРТАЦИИ ОСИПОВА ФЁДОРА АЛЕКСЕЕВИЧА «МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ *DAREVSKIA ROSTOMBEKOWI* (DAREVSKY, 1957) НА КАВКАЗЕ: КЛОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ» НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ КАНДИДАТА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК**

аттестационное дело № \_\_\_\_\_

**Решение диссертационного совета от 24 января 2023 г. № 2**

О присуждении Осипову Фёдору Алексеевичу, гражданину Российской Федерации, ученой степени кандидата биологических наук.

Диссертация «Моделирование экологических ниш партеногенетической скальной ящерицы *Darevskia rostombekowi* (Darevsky, 1957) на Кавказе: клональное разнообразие и пространственная структура популяций» по специальностям 1.5.15 – экология, 1.5.7 - генетика (биологические науки) принята к защите 09 ноября 2022 г.(протокол заседания № 18) диссертационным советом 24.1.109.01, созданным на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, 119 071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, приказ о создании диссертационного совета №105 н/к от 11.04.2012 г.

Соискатель Осипов Фёдор Алексеевич «13» февраля 1989 года рождения.

В 2012 году соискатель окончил Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Московский педагогический государственный университет» Министерства науки и образования Российской Федерации с присуждением степени магистра естественнонаучного образования по направлению естественнонаучное образование. В 2016 году соискатель закончил аспирантуру при Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Московский педагогический государственный университет» Министерства науки и образования Российской Федерации по специальности биохимия.

Работает в должности младшего научного сотрудника кабинета биоинформатики и моделирования биологических процессов Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук».

Диссертация выполнена в кабинете биоинформатики и моделирования биологических процессов Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук».

Научный руководитель – Петросян Варос Гарегинович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий кабинетом биоинформатики и моделирования биологических процессов Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук».

Официальные оппоненты:

Жигарев Игорь Александрович, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии и экологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский педагогический государственный университет»;

Политов Дмитрий Владиславович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук»

дали положительные отзывы на диссертацию.

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Зоологический Институт Российской академии наук» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (г. Санкт-Петербург) в своем положительном отзыве, составленном и подписанном кандидатом биологических наук, старшим научным сотрудником лаборатории герпетологии Дорониным Игорем Владимировичем, обсужденном, рассмотренном и одобренном на заседании лаборатории герпетологии (протокол № 5 от 19 декабря 2022 г.), подписанным доктором биологических наук, заведующей лабораторией герпетологии, профессором Наталией Борисовной Ананьевой и заверенном директором ЗИН РАН, доктором биологических наук, членом-корреспондентом РАН Никитой Севировичем Чернецовым указала, что «... «...Особая важность комплексных исследований связана с тем, что партеногенез у скальных ящериц возникал неоднократно. К настоящему времени описано семь партеновидов, которые были образованы в результате межвидовой гибридизации (сетчатой эволюции). Такие вопросы, как сосуществование партеновидов с двуполыми родительскими видами, механизмы формирования клонального разнообразия и их роль в сетчатой эволюции сделали виды рода *Darevskia* объектами многочисленных экологических и генетических исследований, проводимых, в том числе и международными научными коллективами. ... Диссертационная работа «Моделирование экологических ниш партеногенетической скальной ящерицы *Darevskia rostombekowi* (Darevsky, 1957) на Кавказе: клональное разнообразие и пространственная структура популяций» отвечает всем требованиям пп. 9- 11, 13, 14 «Положения о присуждении ученых степеней» № 842, утвержденного постановлением Правительства РФ от 24.09.2013 г. (с внесенными изменениями постановлением Правительства РФ от 21.04.2016 г. № 335 «О внесении изменений в Положение о присуждении ученых степеней»), предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата наук, а ее автор, Осипов Фёдор Алексеевич, заслуживает присвоения степени кандидата биологических наук по специальностям 1.5.15 — экология, 1.5.7-генетика».

Соискатель имеет 41 опубликованную работу, по теме диссертации опубликовано 31 работа, 10 из них в журналах, рекомендованных ВАК. Достоверность опубликованных результатов подтверждается соблюдением методик проведения исследования, в том числе протоколов молекулярно-генетических методов анализа, методов статистической и биоинформатической обработки, построения моделей экологических ниш. Используемые в работе методы являются актуальными и широко используются отечественными и зарубежными учеными.

Недостоверные сведения об опубликованных работах в диссертации отсутствуют.

Основные результаты диссертационного исследования опубликованы в следующих работах:

1. Осипов, Ф.А. Молекулярно-генетическая характеристика аллельных вариантов микросателлитных локусов Du281, Du215 и Du323 у партеногенетических ящериц *Darevskia rostombekovi* (сем. Lacertidae) / Ф.А. Осипов, А.А. Вергун, А.Е. Гирнык, Н.М. Кутузова, А.П. Рысков // Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. – 2016. – № 2. – С. 58–62.
2. Омельченко, А. В. Генетическая дифференциация природных популяций ящериц комплекса *Darevskia raddei* по данным микросателлитного маркирования геномов / А. В. Омельченко, А. Е. Гирнык, Ф. А. Осипов, А. А. Вергун, В. Г. Петросян, Ф. Д. Даниелян, М. С. Аракелян, А. П. Рысков // Генетика. – 2016. – Т. 52. – №. 2. – С. 260–264.
3. Омельченко, А. В. Выявление генотипических изменений у партеногенетических ящериц *Darevskia armeniaca* (Méhely), интродуцированных из Армении на Украину / А. В. Омельченко, А. Е. Гирнык, Ф. А. Осипов, В. Г. Петросян, А. А. Вергун, А. П. Рысков // Российский журнал биологических инвазий. – 2016. – Т. 9. – № 2. – С. 102-115.
4. Ryskov, A. P. The origin of multiple clones in the parthenogenetic lizard species *Darevskia rostombekovi* / A. P. Ryskov, F. A. Osipov, A. V. Omelchenko, S. K. Semyenova, A. E. Girnyk, V. I. Korchagin, A.A. Vergun, R. Murphy // PloS ONE. – 2017. – V. 12. – №. 9. DOI: 10.1371/journal.pone.0185161.
5. Petrosyan, V. G. New records of *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909) and *Darevskia valentini* (Boettger, 1892) (Squamata, Sauria, Lacertidae) from Armenia and updated geographic distribution maps / V. G. Petrosyan, F. A. Osipov, V. V. Bobrov, N. N. Dergunova, F. D. Danielyan, M. S. Arakelyan //

Check List. – 2019. – V. 15 – №. 1. – P. 21–31. DOI: 10.15560/15.1.21.

6. Petrosyan, V. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling / V. Petrosyan, F. Osipov, V. Bobrov, N. Dergunova, E. Nazarenko, A. Omelchenko, F. Danielyan, M. Arakelyan // Salamandra. – 2019. – V. 55. – №. 3. – P. 173–190.

7. Petrosyan, V. G. New records and geographic distribution of the sympatric zones of unisexual and bisexual rock lizards of the genus *Darevskia* in Armenia and adjacent territories / V. G. Petrosyan, F. A. Osipov, V. V. Bobrov, N. N. Dergunova, I. I. Kropachev, F. D. Danielyan, M. S. Arakelyan // Biodiversity Data Journal. – 2020. – V. 8. DOI: 10.3897/BDJ.8.e56030.

8. Petrosyan, V. Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahli* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus / V. Petrosyan, F. Osipov, V. Bobrov, N. Dergunova, A. Omelchenko, A. Varshavskiy, F. Danielyan, M. Arakelyan // Mathematics. – 2020. – V. 8. – №. 8. – P. 1329. – DOI: 10.3390/math8081329.

9. Spangenberg, V. Meiotic synapsis of homeologous chromosomes and mismatch repair protein detection in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia unisexualis* / V. Spangenberg, M. Arakelyan, E. Galoyan, I. Martirosyan, A. Bogomazova, E. Martynova, M. Cioffi, T. Liehr, A. Al-Rikabi, F. Osipov, V. Petrosyan, O. Kolomiets // Mol Reprod Dev. – 2021. – V. 88. – P. 119–127. DOI: 10.1002/mrd.23450.

10. Осипов, Ф. А. Генетическая изменчивость и потенциальный ареал *Darevskia rostombekowi* в Закавказье / Ф. А. Осипов, А. А. Вергун, М. С. Аракелян, Р. К. Петросян, Н. Н. Дергунова, Л. А. Неймарк, В. Г. Петросян // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2021. – № 6. – С. 602–614. DOI: 10.31857/S1026347021050103.

На диссертацию и автореферат поступило 11 положительных отзывов, 5 без замечаний, 6 содержат замечания и вопросы.

Отзывы без замечаний прислали:

1. Сафронова Лариса Дмитриевна, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, лаборатории микроэволюции млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»;

2. Омельченко Андрей Владимирович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории ангиопатологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Научно-исследовательский институт общей патологии и патофизиологии»;

3. Васильев Василий Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории организации генома Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии гена Российской академии наук»;

4. Спангенберг Виктор Евгеньевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории цитогенетики Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук»;

5. Лазебный Олег Евгеньевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории эволюционной генетики развития Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук»

Отзывы с замечаниями и вопросами прислали:

1. Башинский Иван Викторович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии водных сообществ и инвазий Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»: «Среди абиотических факторов, определяющих распространение ящериц, указывается такая переменная как «суммарные осадки в тёплой четверти года». В отличие от остальных важных факторов (температуры, солнечной радиации, расстояния от дорог), не очень понятно, как именно осадки влияют на распространение. Есть ли данные, о том, как этот фактор непосредственно влияет на биологию ящериц? Кроме этого, в качестве небольшого замечания, можно отметить не всегда удачное оформление рисунков. Например, легенда на Рис. 2 плохо

читается, слишком мелкие подписи осей на Рис. 4.»;

2. Лада Георгий Аркадьевич, доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры биологии и биотехнологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина»: «1. Информация, содержащаяся в автореферате, не позволяет оценить методические аспекты термобриологической и морфологической части исследования. 2. Из автореферата не вполне ясно, как модель потенциального распространения видов согласуется с историей их расселения по Кавказу. Ведь наличие подходящих условий для обитания вида не обязательно гарантирует возможность его реального присутствия. 3. В тексте автореферата иногда нарушается общепринятая последовательность ссылок на источники: в первую очередь - хронологическая, во вторую - алфавитная: с. 3 (строка 23); с. 15 (строка 15); с. 21 (строка 15). 4. В целом, текст автореферата изложен на хорошем русском языке, с соблюдением существующих правил. Тем не менее, довольно часто встречаются орфографические, грамматические и стилистические ошибки, неточности и опечатки. Например, не всегда корректно использование выражений «также» и «так же», неудачен оборот «в виду», имеют место неточное согласование падежей, лишние или недостающие знаки пунктуации и пробелы, и т.д.»;

3. Махров Александр Анатольевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии водных сообществ и инвазий Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»: «1. автор упоминает о популяциях в составе партеногенетических видов, что некорректно, поскольку популяция - совокупность особей, способных к скрещиванию; 2. непонятно, что автор подразумевает под термином «изотермичность»; 3. не ясно, что выделено цветом на рисунке 2; 4. в работе есть неудачные выражения, например, «впервые создан комплексный подход» (стр. 25); 5. в тексте автореферата есть ошибки в орфографии и пунктуации.»;

4. Дуйсебаева Татьяна Николаевна кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории орнитологии и герпетологии Института зоологии Комитета науки Министерства науки и высшего образования Республики Казахстан: «1. хотя во вводной части автореферата диссертант подчёркивает перспективность интегрального подхода к изучению природных явлений: «Объединение современных подходов, таких как молекулярная генетика и ГИС-моделирование, с традиционными экологическими исследованиями...» (с. 4), в тексте автореферата основной акцент сделан на «дистанционные» методы. Не совсем понятно, предпринимались ли попытки верификации участков потенциального распространения ящериц, полученных при построении моделей? В моделировании такой этап должен присутствовать обязательно для оценки достоверности моделей; 2. в некоторых случаях при обсуждении моделей используется термин «ареал» без определения «потенциальный» или «карта распространения» вместо «карты пригодных мест обитания» (с. 14, 15); 3. в тексте присутствуют редкие опечатки и пунктуационные ошибки.»;

5. Пшегусов Рустам Хаталиевич кандидат биологических наук, заведующий лабораторией по мониторингу лесных экосистем Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова Российской академии наук»: «вопрос вызывает отсутствие в методической части автореферата обоснования порога пригодности местообитаний в моделях SDM, принятого автором в качестве значений  $>0,6$  (наиболее пригодные местообитания).»;

6. Аракелян Маринэ Семёновна доктор биологических наук, профессор, заведующая кафедрой зоологии Ереванского государственного университета: «Имеет место некоторая путаница в названиях популяций «Севан» - «Цовак» и «Папанино» - «Дилижан». Папанино — это бывшее название района города Дилижана, которое сейчас не используется. Это название исторически пришло из ранних исследований. Предлагаю использовать для этой популяции название «Дилижан», что более географически понятно; согласно нашим представлениям и неопубликованным данным *Darevskia rostombekowi* является наиболее сухолюбивым видом в ряду других видов скальных ящериц, в то время как у диссертанта получились обратные результаты. Возможно, здесь

необходимы дополнительные исследования, направленные на выявление сухолюбивости этого вида; Не ясно, на какую работу ссылается диссертант на стр. 23 в предложении «Лабораторные исследования показали, что особи из этих популяций предпочитают температурный режим, характерный для их природных местообитаний (Петросян, 2018)»; - Далее показано, что только *D. rostombekowi* имеют меньшую экологическую нишу по сравнению с родительскими видами. Однако согласно данным таблицы 4, *D. imisexualis* также имеют меньшую экологическую нишу по сравнению с родительскими видами. В связи с этим было бы интересно, если диссертант попытался провести анализ причин узкоареальности *D. rostombekowi* и *D. unisexualis* и факторов уменьшения их ареалов во времени по сравнению с другими партеновидами скальных ящериц. На данный момент *D. rostombekowi* совершенно заслужено находится в категории видов «исчезающие, EN» в Красной книге Армении и IUCN (МСОП). Этот вид является наиболее уязвимым и продолжает сокращать свой ареал, в отличие от *D. armeniaca*. Возможно, ответы на вопрос почему одни партеновиды увеличивают свой ареал, а другие исчезают, имеются в этой работе и их освещение может иметь не только научное значение, но и природоохранное применение.»

Выбор официальных оппонентов и ведущей организации обосновывается их высокой научной квалификацией, компетентностью в тематике рассматриваемой диссертации и наличием в течение последних пяти лет достаточного количества публикаций, рассматривающих вопросы, близкие по содержанию к проведенным соискателем исследованиям.

Диссертационный совет отмечает, что выявленные, на основании моделирования, различия реализованных экологических ниш партеногенетического вида *Darevskia rostombekowi* и его родительских двуполых видов *D. portschinski* и *D. r. raddei* являются следствием сосуществования двуполых видов с клональными формами, при котором партеновиды по основным предикторам занимают промежуточное или маргинальное положение относительно родительских видов. Мультиклональная структура *D. rostombekowi* обусловлена наличием клонов постмутационного происхождения, возникших в результате микросателлитных мутаций исходного гибридного клона, образовавшегося вследствие одного акта гибридизации генетически близких родительских двуполых видов.

В диссертации впервые выявлены ведущие абиотические факторы, определяющие границы распространения партеногенетического вида *D. rostombekowi* и родительских двуполых видов *D. portschinskii* и *D. r. raddei* на Кавказе. Дана оценка ширины реализованных ниш, их перекрытия, сходства и сдвигов во всем пространстве предикторных переменных. Проведен сравнительный анализ экологических условий в северных (Гош, Папанино, Спитак) и южной (Цовак) популяциях партеновида *D. rostombekowi* на территории Армении, который выявил статистически значимые различия по основным климатическим предикторам: В результате генотипирования особей *D. rostombekowi* на основе микросателлитных локусов Du215, Du281, Du323, Du47G было установлено семь клональных линий в исследованных северных и южной популяциях, что говорит о мультиклональной генетической структуре, в отличие от ранее существующей гипотезы моноклональности партеновида. На основе аллель-специфических (SNP) маркеров, подтверждено происхождение *D. rostombekowi* от родительских видов *D. r. raddei* и *D. portschinskii*.

Основным достоинством диссертационной работы Ф.А. Осипова является использование комплексного подхода для построения моделей пространственного распространения (SDM) и реализованных экологических ниш (ENM), которые позволили не только оценить экологическую пластичность клонов, но и проверить выполнение условий концепции географического партеногенеза, объясняющую сосуществование партеновидов с их двуполыми родительскими видами. Нельзя не отметить метод, основанный на анализе геномных локусов, обладающих высокой способностью к мутациям, который показал свою эффективность для оценки генотипического разнообразия. Принципиальная новизна молекулярно-генетического анализа, использованного в диссертации, состоит в выявлении генотип-специфических маркеров особей-основателей клональных линий.

Достоверность результатов подтверждается соблюдением методик проведения исследования, в том числе протоколов молекулярно-генетических методов анализа, методов статистической и

биоинформатической обработки информации. Полученные выводы соответствуют поставленным задачам, обоснованы и логично вытекают из общего содержания работы.

Полученные результаты позволяют расширить научные представления об экологии и видообразовании партеногенетических скальных ящериц Кавказа. Фундаментальная значимость состоит в углублении понимания процессов сетчатой эволюции, формирования генетического и клонального разнообразия, а также роли влияния геномной нестабильности и экологических факторов на эволюцию партеногенетических форм и возможности их сосуществования с родительскими видами. Применение ГИС-технологий, SDM и ENM позволили на новом качественном уровне получить данные о географическом распространении видов, а также дали возможность прогнозирования динамики ареалов. Молекулярно-генетические методы, использованные в диссертации, могут быть использованы для изучения гибридогенных видов различного происхождения и с различной эволюционной историей.

Соискатель участвовал в полевых исследованиях (уточнение координат уже известных локалитетов и поиск новых мест обитания исследуемых видов ящериц для проверки прогнозных возможностей, созданных моделей потенциального распространения), лабораторном (создание базы векторных и растровых слоев для моделирования экологических ниш) и молекулярно-генетическом анализе данных. Соискатель самостоятельно планировал и проводил анализ микросателлитных локусов (Du215, Du281, Du323, Du47G) у партеногенетического вида *D. rostombekowi* и его родительских видов *D. r. raddei* и *D. portschinskii*, выявил генотипы и составил схему взаимоотношения генотипов в популяциях исследуемого партеновида.

Выбор официальных оппонентов и ведущей организации обосновывается их высокой научной квалификацией, компетентностью в тематике рассматриваемой диссертации и наличием в течение последних пяти лет достаточного количества публикаций, рассматривающих вопросы, близкие по содержанию к проведенным соискателем исследованиям.

Диссертация охватывает основные аспекты поставленной научной проблемы и соответствует критерию внутреннего единства, что подтверждается наличием основной идейной линии, концептуальности и взаимосвязи выводов.

Диссертация соответствует требованиям, выдвигаемым для диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук Положением о присуждении ученых степеней, утвержденном постановлением Правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 г.

В ходе защиты диссертации были высказаны следующие критические замечания и заданы вопросы:

Роговин Константин Александрович, доктор биологических наук, член совета, ведущий научный сотрудник лаборатории популяционной экологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»:

1. Насколько я понял из вашего доклада, что все-таки *D. rostombekowi* обладает большей экологической пластичностью, чем родительские виды? Вы не могли бы лучше прокомментировать рисунок три? Мне кажется, что он либо очень перегружен, либо просто автоматически перенесен из тех средств, которые предоставляет программа. Потому что пункт А, который характеризует *D. rostombekowi* и пункт Б, который характеризует *D. portschinskii* – родительский, отцовский вид – они какие-то совершенно одинаковые, зачем было это на обоих этих рисунках воспроизводить, и тот, и другой вид? Где *D. rostombekowi* на рисунке А? И если мы смотрим на области родительских видов, отцовского и материнского, получается, что *D. rostombekowi* практически полностью вписывается в область распространения родительских видов. В чем тогда его большая экологическая пластичность?
2. Я согласен, что по поводу ширины ниши это немножко не о том. Но проблема в том, что у вас очень плохо комментированы и рисунки, и таблицы. Понимаете, догадаться о том, что надо обращать внимание на плотность распределения для непосвященного читателя очень трудно. И у меня еще один вопрос: в первом выводе вы пишете, что было детектировано

семь клональных линий в исследованиях северных и южной популяциях, что говорит о мультиклональной генетической структуре, в отличие от ранее существовавшей гипотезы о моноклональности. Второй вывод говорит о том, что выявлена клональная линия с высокой (57%) частотой встречаемости по сравнению с остальными клонами (2–7%), что свидетельствует о том, что все установленные минорные колониальные линии были образованы результатами микросателлитных мутаций и были гибридами основного клона. А не говорит ли это о том, что гипотеза моноклональности этим и подтверждается?

Феоктистова Наталья Юрьевна, доктор биологических наук, член совета, ученый секретарь Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»:

1. А гибридизация между этими двумя видами в лабораторных условиях сейчас возможна?
2. Все эти три вида – партеновид и два родительских вида – могут использовать урбоценозы, или только кто-то из них?

Харитонов Сергей Павлович, доктор биологических наук, член совета, ведущий научный сотрудник Центра кольцевания птиц Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»:

1. Правильно ли я понимаю происхождение этого вида: что материнский и отцовский вид образовали гибрид, который оказался в половом отношении бесплодным? Это так?
2. Вот у вас написано: ширина экологической ниши партеногенетического вида меньше, разнообразие биотопов, занимаемых видом, больше. Тут видно противоречие.
3. У вас написано в автореферате, что партеногенетические виды — это фактически зарождающиеся нормальные виды. Как в данном случае может из этого вида, который бесплоден в половом отношении, все-таки, переродиться в нормальный вид?

Ольчев Александр Валентинович, доктор биологических наук, член совета, профессор кафедры метеорологии и климатологии географического факультет Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова»:

1. На чем основывался выбор абиотических факторов, которые вы использовали?
2. То есть вы использовали это как некий «black box», без анализа биологических факторов?

Беньковская Марина Яковлевна, доктор биологических наук, член совета, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии водных сообществ и инвазий Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»:

1. Для хладнокровных животных и для растений очень важна сумма эффективных температур, как лимитирующий фактор распространения. Понятно, что все термические переменные коррелированы, но, может быть, вы пытались сравнить это с таким классическим параметром как сумма эффективных температур.
2. Вы называли *Darevskia raddei*, а там на экране буква r стоит, это значит, что подвид. Везде ли материал был определен до подвида и полностью как название?

Замолодчиков Дмитрий Геннадьевич доктор биологических наук, член совета, главный научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук»:

1. Ваш метод позволяет на карте Армении найти участки, где возможно обитание данного вида. Какова доля тех участков, где он обитает, от того, где он может обитать?
2. Но все-таки, чисто экспертно, на уровне этого порядка: какую долю возможных местообитаний она занимает?

Соискатель Осипов Ф.А. ответил на заданные ему в ходе заседания вопросы К.А. Роговина, Н.Ю. Феоктистовой, С.П. Харитоновой, А.В. Ольчева, М.Я. Беньковской, Д.Г. Замолодчикова.

Ответы К.А. Роговину:

1. Во-первых, на рисунках А, Б показана общая экологическая ниша *D. portschinskii* и

*D. rostombekowi*. То есть здесь (на рисунке А) показаны центроиды экологической ниши *D. rostombekowi* с проекцией на *D. portschinskii*, а здесь (на рисунке Б) показано, наоборот, это *D. portschinskii*. То есть они друг на друга накладывались – сначала один (рисунок А), потом другой (рисунок Б). И здесь важно, что показаны именно высокие плотности расположения точек, то есть вот эти ядра, где они двигаются, по каким предикторам они смещены, здесь показаны два компонента. И здесь центроиды сдвинуты друг к другу. То есть, *D. portschinskii* - *D. rostombekowi*, ровно, как и здесь (рисунки В,Г) *D. raddei* - *D. rostombekowi*. Здесь показана плотность *D. raddei*, и насколько она пересекается с *D. rostombekowi*. А что касается экологической пластичности, этот рисунок не показывает эту пластичность, так, как он показывает расширение стабильность и неиспользования. Есть индекс Шоннера, который считает эту экологическую пластичность. И здесь как раз он показывает, что *D. rostombekowi* используют напополам ниши *D. raddei* и *D. portschinskii*. А поскольку он не может сравнить три значения, приходится сравнивать сначала с родительским отцовским видом, потом с материнским. В итоге получается, что она гибридная – и половина ниши *D. raddei*, и половина ниши *D. portschinskii* – на том рисунке это, естественно, не показать.

2. Там есть два понятия. То, что детектировано – это семь клонов в популяциях – говорит о мультиклональности внутри вида. То есть у *D. rostombekowi* семь клональных линий выявлено. А то, что говорится о наличии мажорного или минорного клона – они все были образованы в результате одного акта гибридизации. Но это сценарий. То есть он образовался единожды, все остальное – это производные от основного клона, которые в итоге делают картину мультиклональной. Да, я согласен с тем, что второй вывод не очень корректно написан в плане формулировки, но, по сути, это так и есть. Паркер в своей статье 1989 года писал, что действительно есть виды, которые монофилилитические и полифилилитические. Вот как раз мы проверили эти положения.

Ответы Н.Ю. Феоктистовой:

1. Между родительскими видами сейчас гибридизация не обнаружена, однако происходит гибридизация между двуполовыми видами и партеновидами. И здесь гибриды подтверждены.
2. *D. rostombekowi*, как и все партеногенетики этого рода, использует нарушенные биотопы. Что же касается родительских видов, то *D. portschinskii* предпочитает лесные биотопы и не встречается в урбоценозах, а вот *D. raddei* встречается, хотя и не часто.

Ответы С.П. Харитонову:

1. Частично так, но не бесплодным оказался в половом отношении, а партеногенетическим. То есть это оказались самки, которые воспроизводят яйца без оплодотворения.
2. Ширина ниши считается не только по разнообразию биотопов, а по совокупности различных факторов. Это и температура, и влажность, и осадки и т.д. По количеству биотопов, если посмотреть индекс Шеннона, то разнообразие *D. rostombekowi* не сильно больше разнообразия биотопов, используемых материнским видом - *D. raddei*. То есть индекс 1,06 против 0,92. Поэтому количество использованных биотопов – это не отражение ширины экологической ниши. Экологическая ниша считается еще по множеству других параметров, по которым идет оценка.
3. Механизм таких взаимоотношений достаточно сложный, но, конечно, прежде всего, путем гибридизации. Происходит скрещивание двуполых видов и партеногенетиков, образуются триплоидные гибриды, которые в дальнейшем могут гибридизоваться с двуполовыми диплоидными особями и затем восстановить диплоидность. Это сложный механизм, описанный как сетчатая эволюция, который связан с цитогенетическими особенностями ящериц. В итоге есть гипотетическая возможность переродиться в «нормальный» вид через гибридизацию.



Ответ А.В. Ольчеву:

1. Выбор абиотических факторов основывается на критериях перестановочной важности и проценте вклада. Этот механизм заложен в MaxEnt и известен как «метод складного ножа», который выбрасывает определенные факторы, смотрит их значимость, перераспределяет их, затем опять смотрит их значимость. Эти проценты вклада определяют наиболее приемлемые места обитаний. Эти алгоритмы MaxEnt широко используются в различных исследованиях, особенно важны для видов, которые представлены локально и в небольших популяциях.

2. Во многих публикациях упоминается, что MaxEnt это некий «black box», в которой исследователи забрасывают данные и получают некие потенциальные распространения видов. Однако у нас был комплексный подход, мы внимательно относились к сбору входных данных. Проверили валидность всех точек, чтобы при моделировании не использовались ложные точки находок. Мы большое внимание оказывали подготовке данных, проверяли с помощью дополнительных скриптов их качество, перед тем как заводить их в MaxEnt и, более того, мы проверяли параметры самого MaxEnt с помощью отдельного пакета. В 2018 мы сделали модели, а в 2019 поехали по предполагаемым местам обитания на территории Армении и нашли три новые, ранее не описанные, популяции ящериц. Конечно, MaxEnt это черный ящик, но мы старались проверять наши данные и модели в полевых условиях.

Ответы М.Я. Беньковской:

1. Мы показываем, что есть определенный биоклиматический предиктор – например, средняя температура самой сухой четверти года – когда ящерицы активны, потому что зимой в холодное время года они лежат в спячке. Факторы связаны друг с другом, но мы пытаемся выделить наиболее важные связи. По поводу эффективных температур можно отметить, что мы, к сожалению, не смотрели, потому что в стандартный набор биоклиматических предикторов эта переменная не входит.

2. Я так говорил для сокращения времени доклада, да это *Darevskia raddei raddei*, она является видовым комплексом, включающих четыре подвида «*raddei*», «*nairensis*», «*vanensis*» и «*chaldoranensis*». Что касается *Darevskia raddei raddei* и *Darevskia nairensis*, то там определены SNP маркеры, которые позволили их разделить, а в природе различить их довольно сложно, поэтому разделение на подвиды было сделано на основе микросателлитного генотипирования.

Ответы Д.Г. Замолотчикову:

1. По данным картам это сделать нельзя, но долю можно показать при помощи оценки ширины экологической ниши, а она не имеет географической привязки. Можно, конечно, рассчитать с помощью ArcGis, но мы этого не делали.

2. Порядка 80%. Перспектив расширения ареала *D. rostrombekowi* мало, а вот регресс численности у данного вида установлен.

При проведении дискуссии были высказаны следующие мнения:

Чабовский Андрей Всеволодович, доктор биологических наук, член совета, заведующий лабораторией популяционной экологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук: поскольку запоминается последнее, то я начну с критики. Надо проверять текст не три раза, а до тех пор, пока не будет ошибок. Это как рис промывать, до тех пор, пока он не станет чистым. Не удивительны эти большие многочисленные замечания по поводу неряшливости. Я не читал диссертацию, но я слушал доклад, и доклад тоже страдал неаккуратностью. С моей точки зрения, это очень важно, потому что работа очень интересная, очень разноплановая, и она была очень насыщена иллюстрациями, по 10 картинок на одном слайде, и с ними со всеми хотелось разобраться. Возможности такой не было. Поэтому, в общем-то, приходилось верить на слово, и это просто неаккуратность. Ведь все-таки презентация она для слушателей. А теперь суть. Прекрасная работа. Автор мне раскрылся не во время доклада. То есть, что работа большая, интересная я понял во время

доклада, но во время ответов на вопросы было видно, что автор абсолютно компетентный специалист высокого класса, в разных областях уверенно себя чувствующий. И, как сказал Варос Гарегиневич – настоящий ученый, увлеченный. Это сразу видно. Так что я поздравляю. Отличная работа. И спасибо большое.

К.А. Роговин: Я не случайно задавал разнообразные вопросы, потому что работа, безусловно, очень интересная, и я, безусловно, буду голосовать «за» и всех призываю к этому. Но, к сожалению, она оставляет ощущение того, что впереди надо сделать гораздо больше и сделать, главное, по-другому. Потому, что основное ощущение, которое складывается при чтении работы, автореферата и прослушивания сегодняшнего доклада, а мы ее представляли в защите, так что моя ответственность здесь достаточно высокая, вот это ощущение состоит в том, что каждого биологического вида, вот этих родительских видов и вот этих замечательных клональных форм, в общем-то, не видно. То есть все сыграно очень по правилам, все сыграно очень хорошо на современном уровне, который сейчас принят. Но возникает вопрос: а почему, собственно, автор, который ездил в поле, имеет возможность различать все эти формы, потому что они морфологические различаются, почему не было сделано попытки, например, оценить более детально их микро-социальное распределение или какие-то предпочтения их к микро-условиям обитания, что, наверное, гораздо больше нам бы объяснило сходство и различие экологических ниш родительских форм и гибридных потомков. И это скорее пожелание на будущее. Но мне кажется, что такого рода работах очень важно все-таки стараться отталкиваться от экологических особенности и от натуралистического знания самих видов и их производных, а не от того набора климатических или иных показателей, которые можно считать с карт, либо где-то найти в базах данных в Интернете. И мне кажется, что к этому нужно, вообще говоря, стремиться, и результаты такого анализа могли бы существенно отличаться от того, что получилось сегодня в этой работе. И еще, и это не имеет касательства к моему очень позитивному отношению, меня расстроила не столько небрежность, а некоторая непродуманность при оформлении работы. И я не случайно задал вопрос по поводу, на мой взгляд, очень противоречиво звучащих первого и второго вывода. И если посмотреть на шестой вывод диссертации тоже, то он сформулирован довольно странно. Статистически значимые различия экологических условий обитания *D. rostombekowi* в северных и южной популяциях, а также выявленные уникальные генотипы в этих группах популяций отражают адаптацию клонов к разным условиям окружающей среды. Ну, может быть, отражают, но не на основе этих различий экологических условий и отличий генотипов возникают эти экологические различия, а в работе, как об этом сказано, они показаны, потому что и термобиология этих форм различна, и они, и это было экспериментально показано, что есть разные предпочтения к температурным условиям. И именно поэтому эти различия географические отражают адаптивность. Это как пожелание на будущее, наверное, надо еще тоже серьезно подумать и как-то редактировать заключение, потому что в нем тоже прослеживаются такие, я бы сказал, небрежности. Но в целом, конечно, сегодня это большое удовольствие присутствовать на этой защите.

М.В. Холодова, доктор биологических наук, член совета, заведующая кабинетом методов молекулярной диагностики Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук: насколько интересна работа, можно судить по числу вопросов, которые были заданы. Это очень важно. Это говорит о том, что работа перспективная и есть куда идти дальше. Очевидно, что у соискателя есть и потенциал, и желание дальше изучать эту потрясающую форму. Не назову видом, но форма потрясающая. В Институте Биологии Гена очень глубоко изучают с точки зрения генетики, генетических характеристик. А вот здесь моделирование и генетика, мне немножко не хватило зверька. Плодовитость, как они зимуют? Но, тем не менее, это все впереди, да? Я, конечно, поддерживаю эту работу.

На заседании 24 января 2023 г. диссертационный совет принял решение за постановку и выполнение научной задачи, имеющей значение для развития научных представлений в биологических науках об особенностях экологии и клонального разнообразия партеногенетических скальных ящериц присудить Осипову Ф.А. ученую степень кандидата биологических наук.

При проведении тайного голосования диссертационный совет в количестве 31 человек, (28 человек, входящих в состав совета 24.1.109.01, и 3 человека, введенных для проведения разовой защиты), присутствовавших на заседании, из них 8 докторов наук по специальности 1.5.15 – экология (биологические науки) и 3 доктора наук по специальности 1.5.7 – генетика (биологические науки), из 34 человек, входящих в состав совета при проведении разовой защиты (31 член утвержденного состава совета 24.1.109.01 и 3 дополнительно введенных члена совета), проголосовали: «за» 31, «против» 0, недействительных бюллетеней 0.

Председатель  
диссертационного совета  
академик РАН

Рожнов Вячеслав Владимирович

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
к.б.н.

Кацман Елена Александровна

24 января 2023 г.

МП

