

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 ШЕХОВЦОВА СЕРГЕЯ ВИКТОРОВИЧА НА ТЕМУ «ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ РОССИИ И ЕЕ ОТРАЖЕНИЕ В МОРФОЛОГИИ, ФИЛОГЕНИИ И ФИЛОГЕОГРАФИИ» НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

аттестационное дело N _____
решение диссертационного совета от 24 октября 2023 г. № 26

О присуждении Шеховцову Сергею Викторовичу, гражданину Российской Федерации ученой степени доктора биологических наук.

Диссертация «Генетическая изменчивость дождевых червей России и ее отражение в морфологии, филогении и филогеографии» по специальностям 1.5.12 – зоология и 1.5.7 – генетика принята к защите 13 июня 2023 г., протокол №10, диссертационным советом 24.1.109.01, созданном на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции Российской академии наук Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, 119071, Москва Ленинский проспект д. 33, приказ о создании диссертационного совета №105 н/к от 11.04.2012 г, переутвержденного приказом ВАК РФ от 3 июня 2021 г. за № 561/нк.

Соискатель Шеховцов Сергей Викторович 13 августа 1983 года рождения.

В 2005 году соискатель окончил Новосибирский государственный университет, факультет естественных наук по специальности «биология», с присвоением квалификации «биолог».

В 2005 году соискатель поступил в основную очную аспирантуру при Федеральном государственном бюджетном научном учреждении Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук по специальности «генетика» и окончил ее в 2008 г.

Диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.07 - генетика «Исследование генетического разнообразия эпидемиологически значимых видов описторхид» защитил в 2010 году в диссертационном совете Д003.011.01, созданном на базе Учреждения Сибирского отделения Российской академии наук Институт цитологии и генетики (ИЦиГ СО РАН).

В настоящее время работает в должности старшего научного сотрудника сектора геногеографии Палеарктики Федерального государственного бюджетного научного учреждения Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

Диссертация выполнена в лаборатории молекулярных биотехнологий Федерального государственного бюджетного научного учреждения Федеральный исследовательский центр

Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук
Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

Научный консультант:

Берман Даниил Иосифович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории биогеоценологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук.

Официальные оппоненты:

Болотов Иван Николаевич, доктор биологических наук, член-корреспондент Российской академии наук, директор Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук Министерства науки и высшего образования Российской Федерации; Кузнецова Наталия Александровна, доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры зоологии и экологии Института биологии и химии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения Высшего образования Московский педагогический государственный университет Министерства просвещения Российской Федерации; 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 Министерства науки и высшего образования Российской Федерации дали положительные отзывы на диссертацию.

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (г. Екатеринбург) в своем положительном отзыве, составленном и подписанном Бородиным Александром Васильевичем, доктором биологических наук, главным научным сотрудником и завидующим Лабораторией филогенетики и биохронологии ИЭРиЖ УрО РАН (председатель заседания и составитель отзыва) указала, что «... диссертация «Генетическая изменчивость дождевых червей России и ее отражение в морфологии, филогении и филогеографии» Шеховцова Сергея Викторовича является законченным трудом, в котором на основании выполненных автором исследований разработаны теоретические положения, совокупность которых можно квалифицировать как крупное научное достижение, что соответствует требованиям пп 9-11, 13, 14 Постановления Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. №842 «О порядке присуждения учёных степеней», а Шеховцов Сергей Викторович заслуживает присуждения учёной степени доктора биологических наук по специальностям 1.5.12. Зоология и 1.5.7. Генетика».

Соискатель имеет 85 опубликованных работ, в том числе по теме диссертации опубликовано 46 работ, из них в рецензируемых изданиях опубликована 31 работа.

В своих работах соискатель анализировал генетическую изменчивость различных видов дождевых червей с территории России: *Eisenia nordenskioldi* (Shekhovtsov et al., 2013, 2016, 2018, 2020a; Шеховцов с соавт., 2015), *Octolasion tyrtaeum* (Shekhovtsov et al., 2014), *Aporrectodea caliginosa* (Shekhovtsov et al., 2016, 2021), *A. rosea* (Shekhovtsov et al., 2020b), *Dendrobaena schmidtii* (Шеховцов с соавт., 2020), *Drawida ghilarovi* (Shekhovtsov et al., 2022),

Dendrodrilus rubidus (Ermolov et al., 2023). В результате удалось сформулировать основные закономерности внутривидовой генетической изменчивости у дождевых червей России. Соискатель успешно использовал современные молекулярно-генетические методы для получения наборов данных для построения филогенетических деревьев и при их помощи реконструировал филогению нескольких видов дождевых червей (Shekhovtsov et al., 2019, 2020с, 2022). Для ряда видов были исследована филогеография, проведена оценка времени дивергенции между филогенетическими линиями, предложены гипотезы о путях расселения видов и о степени изменения генетической изменчивости при этом. Кроме того, соискатель оценил предельно переносимые температуры различных филогенетических линий *E. nordenskioldi* и использовал метод ядерного магнитного резонанса для поиска основных криопротекторов, используемых дождевыми червями. Недостоверные сведения об опубликованных работах в диссертации отсутствуют.

Наиболее значимые работы соискателя по теме диссертации следующие:

1. Shekhovtsov S.V., Golovanova E.V., Peltek S.E. Cryptic diversity within the Nordenskiöld's earthworm, *Eisenia nordenskioldi subsp. nordenskioldi* (Lumbricidae, Annelida) // European Journal of Soil Biology 2013. V. 58 P. 13–18.

2. Shekhovtsov S.V., Golovanova E.V., Peltek S.E. Genetic diversity of the earthworm *Octolasion tyrtaeum* (Lumbricidae, Annelida) // Pedobiologia 2014. V.57 P. 245–250.

3. Shekhovtsov S.V., Berman D.I., Bazarova N.E., Bulakhova N.A., Porco D., Peltek S.E. Cryptic genetic lineages in *Eisenia nordenskioldi pallida* (Oligochaeta, Lumbricidae) // European Journal of Soil Biology 2016 V. 75 P. 151–156.

4. Shekhovtsov S.V., Golovanova E.V., Peltek S.E., Different dispersal histories of lineages of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Lumbricidae, Annelida) in the Palearctic // Biological Invasions 2016 V. 18 P. 751–761.

5. Shekhovtsov S.V., Berman D.I., Bulakhova N.A., Vinokurov N.N., Peltek S.E. Phylogeography of *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Lumbricidae, Oligochaeta) from the north of Asia // Polar Biology. 2018. V. 41. I. 2. P. 237–247.

6. Shekhovtsov S.V., Ershov N.I., Vasiliev G.N., Peltek S.E. Transcriptomic analysis confirms differences among nuclear genomes of cryptic earthworm lineages living in sympatry // BMC Evolutionary Biology. 2019. V. 19(S1). P. 50.

7. Shekhovtsov S.V., Golovanova E.V., Ershov N.I., Poluboyarova T.V., Berman D.I., Bulakhova N.A., Szederjesi T., Peltek S.E. Phylogeny of the *Eisenia nordenskioldi* complex based on mitochondrial genomes // European Journal of Soil Biology. 2020. V. 96. P. 103137.

8. Shekhovtsov S.V., Derzhinsky Ye.A., Poluboyarova T.V., Golovanova E.V., Ershov N.I., Berman D.I., Bulakhova N.A., Szederjesi T., Peltek S.E. Phylogeography and genetic lineages of *Aporrectodea rosea* (Lumbricidae, Annelida) // European Journal of Soil Biology. 2020. V. 99. P. 103191

9. Shekhovtsov S.V., Shipova A.A., Poluboyarova T.V., Vasiliev G.V., Golovanova E.V., Geraskina A.P., Bulakhova N.A., Szederjesi T., Peltek S. E. Species delimitation of the *Eisenia nordenskioldi* complex (Oligochaeta, Lumbricidae) using transcriptomic data // Frontiers in Genetics. 2020. V. 11. P. 1508.

10. Shekhovtsov S.V., Shipova A.A., Bulakhova N.A., Berman D.I. Differentiation within the *Drawida ghilarovi* complex (Moniligastridae: Annelida) revealed by multigene transcriptomic dataset analysis // European Journal of Soil Biology. 2022. V. 111. P. 103411.

На диссертацию и автореферат поступило 11 отзывов. Из них 6 не содержат замечаний

и 5 с вопросами и замечаниями.

Отзывы без замечаний прислали:

1. Новоселов Александр Павлович доктор биологических наук, директор Института социально-экономических и биоресурсных исследований Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук и Беспалая Юлия Владимировна кандидат биологических наук, директор Института биогеографии и генетических ресурсов Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук.

2. Дуйсебаева Татьяна Николаевна кандидат биологических наук ведущий научный сотрудник лаборатории орнитологии и герпетологии, Институт зоологии Комитета науки Министерства науки и высшего образования Республики Казахстан.

3. Булгакова (Богданова) Вера Сергеевна, доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории генетики и эволюции бобовых растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Российской академии наук.

4. Рапопорт Ирина Борисовна, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией экологии видов и сообществ беспозвоночных животных, старший научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова Российской академии наук.

5. Лелей Аркадий Степанович доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией энтомологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения Российской академии наук и Стороженко Сергей Юрьевич доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории энтомологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук.

6. Дитц Алла Анатольевна, кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник отдела экологии животных Института биологии Федерального исследовательского центра Коми Научного центра Уральского отделения Российской академии наук.

Отзывы с замечаниями и вопросами прислали:

1. Голованова Елена Васильевна кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Научно-исследовательской лаборатории систематики и экологии беспозвоночных Омского государственного педагогического университета: «В качестве замечаний необходимо отметить, что в описании актуальности проблемы не используется ссылка на новейшую сводку по дождевым червям мира, где указано количество видов дождевых червей (Misirlioglu et al., 2023), указаны устаревшие данные о количестве видов в России, используется неактуальное название рода *Dendrodrilus* вместо *Bimastos*. Впрочем, оставляю за автором право не признавать чужих достижений».

2. Новгородова Татьяна Александровна заведующая лабораторией экологии беспозвоночных животных Федерального государственного бюджетного учреждения науки

Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук: «Однако следует отметить несоответствие текста о значительном уменьшении концентрации аланина (стр. 40) данным, представленным в таблице 3, где наблюдается существенное увеличение этого параметра при замораживании. Высказанное замечание не умаляет значимости представленной работы».

3. Деренко Мирослава Васильевна главный научный сотрудник лаборатории генетики Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук: «В положении 2, выносимом на защиту (стр. 8), говорится «в нативных ареалах оседлым и перелетным видам дождевых червей свойственна сложная филогеографическая структура со значительными генетическими и геномными различиями между популяциями». Не совсем понятно, что автор подразумевает под генетическими различиями, отдельно их выделяя? Ведь геномные различия также являются генетическими. В разделе «филогения комплекса *E. nordenskioldi*, реконструируемая на основании геномных данных, автор противопоставляет деревья, построенные на основе митохондриальных геномов, филогеномным данным. Что имеется в виду под филогеномными данными?».

4. Гераськина Анна Петровна, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем Федерального государственного бюджетного учреждения науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук: «Некоторые пожелания к представлению материала в автореферате. 1. Не всегда четко прописан объем материала: сколько всего проанализировано образцов, из какого числа географических точек (каких экосистем), сколько получено сиквенсов митохондриального и ядерного генома, и т.д. Данная информация могла бы быть представлена в разделе Материалы и методы. В данной работе эти сведения можно найти в соответствующих главах по изучению генетического разнообразия видов, но они не всегда полные. 2. Произошла опечатка в нумерации глав (дважды указана глава 3, далее следует глава 5). 3. Среди задач работы не выделено отдельно изучение механизмов метаболических адаптаций при замораживании (на примере двух видов *D. octaedra* и *E. nordenskioldi*), тем не менее результаты решения этих вопросов послужили основой для двух представленных в работе выводов (5 и 6).

5. Ситникова Татьяна Яковлевна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории биологии водных беспозвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки лимнологический институт сибирского отделения Российской академии наук: «Хотелось бы, чтобы автор высказал предположение, является ли «мелкая» линия результатом неотении, или другого процесса, приведшего к формированию пигмеев».

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 на основании выполненных соискателем исследований при помощи широкого спектра молекулярно-генетических, экологических и метаболомных методов разработан и успешно применен комплексный подход к изучению

филогенетических линий у дождевых червей.

Предложена и обоснована оригинальная научная концепция, раскрывающая сущность феномена внутривидовой изменчивости у дождевых червей: традиционно выделяемые виды представляют собой совокупность нескольких филогенетических линий, частично репродуктивно изолированных, имеющих сложную филогеографическую структуру и могущих рассматриваться как отдельные виды.

Установлено постоянство обитания автохтонных видов дождевых червей на севере Сибири в течение плейстоцена, расширено представление о биохимических основах адаптаций дождевых червей к низким температурам.

Теоретическая значимость исследования состоит в том, что:

расширены представления о структуре внутривидовой изменчивости у дождевых червей; на примере различных видов фауны России, доказан феномен наличия внутривидовых филогенетических линий и исследованы закономерности их пространственного распределения;

показана перспективность использования дождевых червей в качестве модельного объекта филогеографии и реконструкции климатических колебаний в позднем плейстоцене;

установлены экологические различия между филогенетическими линиями и их способностью переносить отрицательные температуры; исследованы биохимические основы устойчивости дождевых червей к замерзанию;

предложены гипотезы о происхождении автохтонной фауны дождевых червей Сибири;

полученные представления могут быть экстраполированы на другие группы аннелид, а также на иные таксоны почвенной фауны.

Практическая значимость полученных результатов состоит в том, что перекрестные виды дождевых червей, играющие ключевую роль в функционировании почв, а также автохтонный для Северной Евразии вид *Eisenia nordenskioldi* продолжают свое расселение по территории России, значительно расширив свои ареалы за последние десятилетия;

уточнен состав фаун и ареалы отдельных видов дождевых червей в России;

полученные последовательности ДНК включают обширный набор референсных данных для определения видовой принадлежности и источника происхождения биологических образцов дождевых червей путем генотипирования.

Оценка достоверности результатов исследования выявила:

научную обоснованность и достоверность положений и выводов работы, которые подтверждаются обработкой обширных сборов с территории России и сопредельных стран и большого массива экспериментальных данных, включая данные секвенирования; использованием современных методов молекулярно-генетических и метаболомных исследований; статистической оценкой результатов; всесторонним анализом и критической оценкой полученных результатов.

Положения и выводы диссертационной работы базируются на обобщении данных о наиболее значимых по численности, размерам ареалов и размахе морфологической изменчивости видах дождевых червей фауны России и верифицированы с использованием представителей иных видов и семейств. Использован широкий спектр молекулярно-генетических методов, позволяющих всесторонне охарактеризовать изменчивость митохондриального и ядерного геномов модельной группы.

Личный вклад соискателя состоит в непосредственном участии на всех этапах процесса подготовки диссертации, а именно: планирование исследований, сбор

биологического материала, получение исходных экспериментальных данных, анализ и интерпретация результатов, написание публикаций по результатам выполненной работы.

Диссертация раскрывает основные аспекты поставленных научных задач (проблем) и демонстрирует наличие общих закономерностей генетической изменчивости различных видов дождевых червей. Диссертация соответствует критерию внутреннего единства, что подтверждается наличием основной идейной линии, концептуальности и взаимосвязи выводов.

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

Аркадий Борисович Савинецкий д.б.н., заведующий лабораторией исторической экологии Федерального государственного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, член совета: 1. Есть ли *E. nordenskioldi* в Северной Америке? 2. Удивительно, что этот вид начал распространяться со среднего плейстоцена и обитал в Берингии, но не смог перейти ни в Северную Америку, ни на Сахалин, прошу объяснить этот момент. 3. Вполне вероятно, что это было очень позднее появление на всей этой большой территории. Он мог появиться где-нибудь в среднем плейстоцене где-нибудь в Прибайкалье, а дальнейшее расселение шло в последние двести лет.

Лавренченко Леонид Александрович д.б.н., заведующий лабораторией микроэволюции млекопитающих Федерального государственного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, член совета: 1. Я бы хотел спросить про филогенетические линии, выявленные вами. Как вы говорите, возможно, они заслуживают статуса самостоятельных видов. В то же время вы не привели никаких результатов многочисленных формальных тестов по делимитации видов. Вы проводили такие тесты? 2. Нет, я спросил совсем про другое. Проводили ли вы automatic species delimitation на основе ваших собственных данных? 3. Тогда, собственно, не совсем понятно, почему упоминания об этих тестах отсутствуют в автореферате. Это как-то странно, про это вы можете сказать? 4. То есть вы эти анализы делали? Просто без упоминания про это, ваше утверждение, что эти линии заслуживают статуса видов, необоснованно.

Суров Алексей Васильевич д.б.н., чл.-корр. РАН, заведующий лабораторией сравнительной этологии и коммуникации, заместитель директора по науке Федерального государственного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, заместитель председателя совета: 1. Не могли бы вы уточнить, где проходит граница между перелетными и оседлыми видами, жесткая ли она? 2. И второе, если эта граница есть, вы можете назвать биологические особенности. Вы сказали, что этого не знаете, но, может быть, есть какие-то предположения, на которых основано это разделение?

Чесунов Алексей Валерьевич, д.б.н, профессор кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова: 1 Как вы пришли к такому выводу о частичной репродуктивной изоляции между филогенетическими линиями, на основе числа хромосом? Вы ведь не проводили эксперименты по скрещиванию?

Чабовский Андрей Всеволодович д.б.н., заведующий лабораторией популяционной экологии Федерального государственного учреждения науки Институт проблем экологии и

эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, член совета: 1. Как расселяются дождевые черви, при помощи человека – это недавно? 2. Насколько помню, у одной линии было непрерывное распределение, а у другой скачкообразное, то есть, вот такое скачкообразное расселение, скорее всего антропогенного пути, но у другой линии постепенное расселение? 3. Мне показалось очень интересным, что генетическое разнообразие снижается, но не очень сильно. И это говорит о том, что это растянутое во времени событие, не разовое, а продолжающееся. Так это или не так? То есть это смешение гаплотипов, процесс многоразовый, и можно ожидать не уменьшения разнообразия, а иногда даже и увеличения.

Лукина Наталья Васильевна д.б.н., чл.-корр. РАН, директор Федерального государственного бюджетного учреждения науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук, член совета: 1. Скажите, это разнообразие филогенетических линий связано с типами биомов, с типами экосистем, кто-нибудь это изучал?

Харитонов Сергей Павлович д.б.н., главный научный сотрудник Научно-информационного центра кольцевания птиц Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, член совета: 1. Видя, что у некоторых видов такое сильное перемешивание и видя изменчивость хромосомных наборов, возникает вопрос, насколько выдерживаются линии в ходе поколений. Например, дедушка был одной линии, а праправнук оказался уже другой. Такое есть или они постоянно выдерживаются?

Щипанов Николай Александрович д.б.н., главный научный сотрудник лаборатории популяционной экологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, член совета: 1. Возвращаясь к вопросу о репродуктивной изоляции. Вы ее определяли на основе того, что у них нет совпадения общих генов. А вы попытались оценить, насколько достоверно это, хватает ли выборки? 2. Хорошо, если вы нашли гибрид и говорите о репродуктивной изоляции?

Чайка Станислав Юрьевич д.б.н., профессор кафедры энтомологии Биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова: 1. Поскольку вид сегодня доминировал, это естественно, то все остальное: разновидности, филогенетические линии, подвиды, как вы рассматриваете, как недовиды, или как вечную форму существования вида, и тогда ему легче завоевывать другие пространства, чем быть конкретным видом, который хорошо определяется?

Соискатель С.В. Шеховцов ответил на задаваемые ему в ходе заседания вопросы и замечания:

В ответ на вопросы А.Б. Савинецкого: 1. Нет, несмотря на интенсивные поиски ее там не нашли. 2. Удивительно, что этот вид начал распространяться со среднего плейстоцена и обитал в Берингии, но не смог перейти ни в Северную Америку, ни на Сахалин. Мне это кажется удивительным, прошу объяснить этот момент. 3. Что касается *E. nordenskioldi*: если посмотреть на ареал, изображенный на карте, видно, что даже самый краешек Чукотки незакрашен, т.е. там этот вид не найден. Хотя на картах ареал вида отображен как сплошной, обитают они в очень узких биотопах: на большей части обсуждаемой территории кислые почвы, а дождевые черви при таком рН жить не могут и встретить их можно только на

небольших участках с подходящими условиями, например, на аллювиальных почвах. И расселиться через Берингию он не смог по этим причинам. Но, возможно, роль в этом играют и другие факторы. Генетическое разнообразие, показанное на карте, вот такую структуру, хорошо структурированную, красивую, довольно редко можно найти. Обычно бывает, что или везде одно и то же, или есть европейская и дальневосточная линии, которые вышли, соответственно, откуда-то с юга Европы и с юга Азии. Но в нашем случае, если мы берем колымскую группу, мы не находим ее гаплотипов ни далеко на юге, ни на территории, где есть соседние группы. Магаданская группа вообще занимает крайне ограниченную территорию и не выходит отсюда. Если бы они пришли недавно с юга, мы бы также неизбежно находили эти гаплотипы и на юге, на западе, на востоке. Но их нигде нет, только на этой небольшой территории. Поэтому можно заключить, что они образовались уже здесь. Филогеографические картины известны для многих видов, и, если они расселялись недавно, то и шлейф гаплотипов идет по пути расселения.

В ответ на вопросы Л.А. Лавренченко: 1. Да, мы это делали. Я часть, которую я не внес в доклад, потому что она более узкая. Из *E. nordenskioldi* было выделено два близкородственных вида. По диагностическим признакам смещение начала пояса на сегмент-полсегмента, конца пояса, пубертатных валиков, очень небольшие различия. Но на самом деле, когда мы начинаем изучать одну только линию 9, как я показывал, у ней настолько огромный размах морфологической изменчивости, она перекрывает и эти виды, и некоторые другие. То есть у ней настолько большой размах морфологической изменчивости, внутри одной-единственной линии, что хорошо разграничить линии между собой не получается. И еще дело в чем. У них поясок, главный диагностический признак, и пубертатные валики, они расположены примерно на одном и том же месте с небольшим смещением. Это такой признак, который может часто варьировать. 2. Вы имеете в виду автоматические тесты? Да, делали. Их получается много, десятки видов. 3. Я, если позволите, чуть более расширенно отвечу, это важный вопрос, который мне часто задают. Почему я не занимался таксономией, почему я не выделял виды. Дело том, что в случае дождевых червей это, по-моему, неуместно, потому что ими занимаются очень многие, и если бы я выделил молекулярные виды, то почвенные зоологи, работающие с червями, не смогут с ними работать. Молекулярные виды будут всех запутывать и только нанесут вред. Поэтому если бы я написал, что есть 20 молекулярных видов, я бы с этим все равно ничего делать не стал. Поэтому я это не стал выносить на передний план, хотя это есть в моих статьях и в тексте диссертации. 4. Да, для ряда образцов я эти анализы делал.

В ответ на вопросы А.В. Сурова: 1. Этот такой феномен, который всех волнует, но такие вещи сложно доказать, есть просто разные предположения. Что касается перигринных видов, мне кажется дело в том, что, например, наш *E. nordenskioldi* медленно размножается по сравнению с ними, он нуждается в диапаузе. А они размножаются очень быстро, и когда условия стали более мягкими в голоцене, они смогли распространяться и вытеснить нативные виды, которые там были. 2. Другой вопрос, почему из сотен южноевропейских видов только около десятка смогли стать перигринными и расселились. Точно это также неизвестно, но я предполагаю, что это высокая скорость размножения, приуроченность к увлажненным местообитаниям, и также из-за этого они смогли, когда условия на севере стали для них приемлемыми, быстро расселиться и быстро размножиться и заселить эти территории.

В ответ на вопрос А.В. Чесунова: 1. Во-первых, между ними очень глубокие генетические расстояния, как на уровне митохондриальных, так и на уровне ядерных

геномов. Во-вторых, мы делали анализ GBS для разных линий, а в случае, если бы между ними проходил перенос аллелей, то аллели от одной линии обнаруживались бы в другой линии. Как я сказал, мы наблюдаем предполагаемый гибрид первого поколения, но примесей аллелей в других образцах между линиями мы не обнаруживаем.

В ответ на вопросы А.В. Чабовского: 1. Это сложный вопрос, не совсем понятно, каким образом, но предположения очевидны: при помощи человека, при помощи воды, при помощи ветра, возможно, иногда при помощи животных, например, на копытах .2. Сейчас я покажу этот рисунок. Вы знаете, у нас было такое предположение. Когда мы изучали, видите, довольно много точек, а линии три нет, хотя там много образцов сотни образцов. При этом этот вид, *A. caliginosa*, расселяется активно и в настоящее время. И мы предположили, что это, скорее всего, по железной дороге. Если бы это было при помощи человека или естественным способом, третья линия шла бы в сплошную. А здесь мы видим расселение откуда-то с запада. Возможно, это связано со строительством Транссиба. 3. Что касается и *A. caliginosa*, и других видов это постоянно происходит. Более того, для некоторых видов, которые показаны вот здесь, Всеволодова-Перель 25 лет назад писала, что их в Сибири нет. Сейчас они в Сибири повсеместно. То есть этот процесс происходит и сейчас, и некоторые говорят, что эти виды можно назвать инвазивными. Но без генетических исследований этого нельзя было утверждать.

В ответ на вопрос Н.В. Лукиной: Я непосредственно это не изучал, я могу только интерпретировать изучаемые данные. Вот, например, что касается линий 1 и 3, они прекрасно живут от юга Сибири до тундры, то есть самые разные биомы пригодны для их жизни. Какие-то другие, возможно, более ограничены. Я предполагаю, что те, что живут в Южной Корее, не смогут жить у нас.

В ответ на вопрос С.П. Харитонов: 1. Чисто по определению, линии – это потомки одного предка. Или иногда определяют как предка вместе с потомками. Но смысл как раз в преемственности поколений. Перемешивания между ними точно нет. Есть ли поток генов? Я думаю, что есть, но не слишком большой, то есть они не размываются.

В ответ на вопросы Н.А. Щипанова: 1. К большому сожалению, образцов немного, это связано с дороговизной метода. Но если уж мы нашли один предполагаемый гибрид, то это значит, мы можем предполагать, что линии гибридизуются, но насколько часто, этого не получается оценить. 2. Я говорю о частичной репродуктивной изоляции. То есть, если бы этот гибрид далее с кем-то еще гибридизовался, то между линиями была бы примесь аллелей от одной линии к другой линии, а тут мы этого не наблюдаем.

В ответ на вопрос С.Ю. Чайки: Если позволите, выскажу свои мысли на этот счет. Дело в том, что не все любят название «линии», так как в западной литературе не дают определение. Линию переводят словами «родословная, генеалогия», то есть некая преемственность от предка к потомку. Но линии всегда определяют как клады наивысшего уровня, то есть в данном случае синоним клады. Почему такая терминологическая беда? Потому что для самых разных групп животных берут хороший вид и выявляют эти линии. И не знают, как их правильно называть, потому что по Майровскому определению подвиды географически изолированы и подвидами их называть некрасиво. И потому общепринятого консенсуса нет, кто-то называет их видами, молекулярными видами, латинскими терминами типа cf., в общем, есть разнобой. Но смысл в том, что подвидовая структура, невидимая глазом, но видимая молекулярными методами, есть у всех, и мы сейчас находимся на такой стадии, что их и как виды разделять не всегда практично, но и знать про них надо.

На заседании 24 октября 2023 г. диссертационный совет пришел к выводу о том, что диссертация представляет собой научно-квалификационную работу, которая соответствует критериям для диссертаций на соискание ученой степени доктора наук, установленным Положением о порядке присуждения ученых степеней, утвержденным постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842 и принял решение за постановку и выполнение научной задачи, вносящей вклад в понимание фундаментальной проблемы видообразования в таксономической группе, в которой в равной степени распространены амфимиксис и партеногенез, присудить Шеховцову С.В. ученую степень доктора биологических наук.

При проведении тайного голосования диссертационный совет в количестве 26 человек (22 человека, входящих в состав совет 24.1.109.01, при утвержденной численности совета 30 человек, и 4 человека, введенных для проведения разовой защиты, и того полный состав совета для разовой защиты – 34 человека), присутствовавших на заседании, из них 9 докторов наук по специальности защищаемой диссертации «зоология» – 1.5.12 и 4 доктора наук по специальности защищаемой диссертации «генетика» - 1.5.7, проголосовали: «за» присуждение учёной степени – 26 человек, «против» присуждения учёной степени – 0 , действительных бюллетеней нет.

Председатель
диссертационного совета
академик РАН

Рожнов Вячеслав Владимирович

Ученый секретарь
диссертационного совета
к.б.н.

Кацман Елена Александровна

24 октября 2023 г.
М П