

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ДИССЕРТАЦИОННОГО СОВЕТА 24.1.026.01,
СОЗДАННОГО НА БАЗЕ ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
БЮДЖЕТНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ НАУКИ ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК (МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ),
ПО ДИССЕРТАЦИИ НА
СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ КАНДИДАТА НАУК

аттестационное дело № _____

решение диссертационного совета от 11 октября 2022 г. № 8

О присуждении Махову Илье Андреевичу, гражданину Российской Федерации, ученой степени кандидата биологических наук.

Диссертация «Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Байкальского региона: анализ видового состава и создание библиотеки ДНК-баркодов» по специальности 1.5.14. Энтомология принята к защите 17 мая 2022 г. (протокол заседания № 3) диссертационным советом 24.1.026.01, созданным на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук, Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1, приказ № 105/нк от 11 апреля 2012 г.

Соискатель Махов Илья Андреевич, 29 сентября 1993 года рождения, в 2017 году окончил Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет» по направлению «Биология», специализация «Зоология, паразитология» с присвоением квалификации «Магистр». В 2021 г. окончил аспирантуру Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет» по направлению подготовки 06.06.01. Биологические науки, с присвоением квалификации «Исследователь. Преподаватель-исследователь». Работает научным сотрудником лаборатории систематики насекомых в

Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук, Министерство науки и высшего образования Российской Федерации.

Диссертация выполнена на кафедре Энтомологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет», Правительство Российской Федерации.

Научный руководитель – доктор биологических наук, Лухтанов Владимир Александрович, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук, главный научный сотрудник лаборатории систематики насекомых.

Официальные оппоненты:

Горбунов Олег Григорьевич, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, ведущий научный сотрудник Лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии,

Кириченко Наталья Ивановна, доктор биологических наук, Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук», ведущий научный сотрудник и федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Сибирский федеральный университет», старший научный сотрудник Лаборатории биогеохимии экосистем,

дали положительные отзывы на диссертацию.

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения Российской академии наук, г. Владивосток, в своем положительном отзыве, подписанном Пономаренко Маргаритой Геннадьевной, доктором биологических наук,

доцентом, ведущим научным сотрудником лаборатории энтомологии, указала, что «диссертация Ильи Андреевича написана хорошим научным языком и богато проиллюстрирована высококачественными фотографиями и оригинальными рисунками гениталий пядениц. Обращает на себя внимание незначительное количество опечаток и вообще технических огрехов, приходящееся на очень большой объем текста. Не исключено, что некоторые части текста можно было бы подать в более "отжатом" виде, а небольшая перекomпоновка некоторых разделов позволила бы избежать иногда встречающегося дублирования информации и облегчила бы восприятие текста. Тем не менее, эти редакционные рекомендации никак не влияют на общую логичную структуру диссертации. Содержание автореферата и текст самой диссертации полностью согласованы. [...] Диссертационная работа представляет собой научно-квалификационную работу, в которой содержится решение научной задачи, имеющей значение для развития теоретических и прикладных энтомологических исследований фаунистической и таксономической направленности. Она выполнена на высоком профессиональном уровне, отвечает паспорту специальности 1.5.14 и полностью соответствует критериям, установленным п. 9 «Положения о присуждении ученых степеней», утверждённым постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание учёной степени кандидата наук, а ее автор заслуживает присуждения искомой ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.14. Энтомология (биологические науки)». Тем не менее, в отзыве есть ряд замечаний. Указано, что первое защищаемое положение (о том, что составленные определительные ключи в совокупности с библиотекой ДНК-баркодов позволяют осуществлять надёжную видовую идентификацию пядениц региона) «не может быть защищено в ходе соответствующей процедуры, поскольку это прикладное приложение диссертации апробируется в процессе практического использования разработанных диагностических критериев различными пользователями». Отдельное замечание касается географической

терминологии, обсуждаемой в Главе 1. Отмечено, что представленные в работе кривые видового насыщения «использованы исключительно как иллюстрации, без анализа полученных кривых и пояснения смысла их приведения для каждого подсемейства. Кроме того, следует учитывать, что приведённые значения кривых за XIX век и за начало XX века приблизительные, поскольку приведения пядениц в публикациях тех лет во многих случаях невозможно однозначно ассоциировать с принятой здесь территорией Байкальского региона». В качестве мелкого замечания приведена ошибочность синонимии одного вида. Также есть замечания касательно терминологии морфологических структур и упущений и неудачных формулировок в описаниях гениталий нескольких видов. Отмечено, что утверждение «баркод *Rh. neocervinalis* из Байкальского региона маркирует вид в целом» некорректно. «В случае с *Hemistola veneta*, описанной из Японии, идентификация образца из Китая в BOLD этим видом не обоснована и вызывает сомнения. [...] Замечание соискателя о том, что "среди бабочек, собранных нами в Байкальском регионе, обнаруживаются экземпляры разного размера, и как следствие, длина гребней антенн у них немного варьирует", не корректно по отношению к проблеме *Hemistola intermedia*, поскольку гребни усиков у последней короче не в абсолютном отношении, а в отношении длины стрежня усика, что не зависит от размера бабочки». Отмечены недочеты на рисунках в подразделе 4.4 Главы 4: неудачные названия рисунков 20, 21 и 22, а «ареал *Alcis repandata* показан на востоке не достигающим до Енисея, тогда как известное распространение вида достигает юго-западной Якутии (Беляев, Бурнашева, 2014). Такое широкое перекрытие ареалов *Alcis repandata* и *Alcis extinctaria* в Сибири не позволяет считать их "викарирующими видами" (стр. 129)». В отношении принятой в работе унифицированной концепции вида отмечено, что «эта дефиниция является теоретической логической конструкцией, абстрагированной от конкретных свойств вида, и, в силу этого, не операциональной в практическом применении. Кроме того, рассматривая в качестве основы вида независимую эволюционную линию, эта дефиниция

может быть применена также к таксону любого ранга выше вида, так как не содержит в себе ранговой характеристики, определяемой анагенетической дистанцией», а также «обращает на себя внимание приписывание биологической концепции вида Соупе и Отг, тогда как её общепринятым авторам считается Эрнст Майр». Касательно проблемы криптических видов отмечается, что «все обсуждаемые соискателем виды можно назвать криптическими лишь условно, поскольку они могут быть надёжно диагностированы устойчивыми морфологическими признаками. Малоаметность таких признаков для нетренированного глаза не делает вид криптическим, то есть, неразличимым морфологически». Высказано замечание, что в работе отсутствует объяснение возможного механизма митохондриальной интрогрессии и не даны ссылки на соответствующие публикации, а «постулирование доступности для бабочек межвидовой гибридизации, сопровождающейся митохондриальной интрогрессией, требует пояснений». Высказывается предположение, что более вероятной гипотезой, объясняющей митохондриальный диморфизм у *Alcis deversata* *Thalera chlorosaria*, «представляется получение дополнительного гаплотипа от ещё не изученного генетически, неопisanного или вымершего вида». Отмечается, что упомянутые диссертантом 2 вида пядениц с дальневосточным ареалом не указаны в Приложении 5, а само их обнаружение в исследуемом регионе автоматически классифицирует их в долготном аспекте как сибирско-дальневосточные. Несколько замечаний касаются выводов. Во-первых, утверждение о сравнительном богатстве фауны пядениц Байкальского региона не сопровождается её оценкой по отношению к другим регионам. Во-вторых, такие формулировки как «совместное использование четырёх групп признаков ... позволяет выявить природу ... митохондриального полиморфизма» и «среди палеарктических видов *Alcis* обнаруживаются явные следы недавней митохондриальной интрогрессии» кажутся слишком сильными по отношению к реально полученным результатам и их стоило бы смягчить. И наконец, в-третьих, приведённая пара «видов-двойников» *Rheumaptera cervinalis* и *Rheumaptera*

neocervinalis «не соответствует условию их региональной симпатрии, поскольку известная граница распространения первого вида проходит значительно западнее Байкальского региона», тогда как в шестом выводе говорится об эффективности их разграничения в исследуемом регионе.

Соискатель имеет 21 опубликованную работу, в том числе по теме диссертации опубликовано 11 работ, из них в рецензируемых научных изданиях опубликовано 6 работ. В прочих изданиях опубликованы 5 научных работ. Объем работ по теме диссертации составляет 21.8 печатных листов, опубликованных в рецензируемых научных изданиях – 19.4 печатных листов. Недостоверные сведения об опубликованных соискателем ученой степени работах в диссертации отсутствуют. Авторский вклад в опубликованные в соавторстве научные работы составляет не менее 70%.

Наиболее значительные работы по теме диссертации:

Махов, И.А. К фауне *Eupithecia* Curtis, 1825 (Geometridae, Larentiinae) юга Байкальской Сибири / И.А. Махов // Евразийский энтомологический журнал – 2015. – Т. 14, Вып. 2. – С. 149–156.

Makhov, I.A. New data on Geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) of the Baikal region, Russia / I.A. Makhov, E.A. Beljaev // Far Eastern Entomologist. – 2019. – No. 391. – P. 1–23.

Makhov, I.A. Sympatric occurrence of deeply diverged mtDNA lineages in Siberian geometrid moths (Lepidoptera, Geometridae): cryptic speciation, mitochondrial introgression, secondary admixture or effect of *Wolbachia*? / I.A. Makhov, Ye.Yu. Gorodilova, V.A. Lukhtanov // Biological Journal of the Linnean Society. – 2021. – Vol. 134, No. 2. – 342–365.

Makhov, I.A. Additions to the Second Edition of the Catalogue of the Lepidoptera of Russia: East Siberian Regions. Part 1 / I.A. Makhov // Entomological Review. – 2021. – Vol. 101, No. 5. – P. 636–646.

Makhov, I.A. Geometridae (Lepidoptera) of the Baikal region: keys to species and an annotated catalogue. Part 1. Ennominae / I.A. Makhov // Zootaxa. – 2021. – Vol. 4962, No. 1. – P. 1–125. Монография.

Makhov, I.A. Geometrid moths (Lepidoptera, Geometridae) of the Baikal region: additions to the species list and results of DNA barcoding / I.A. Makhov, V.A. Lukhtanov // Entomological Review. – 2021. – Vol. 101, No. 8. – P. 1154–1172.

На диссертацию и автореферат поступили отзывы:

1) к.б.н. А.В. Свиридова, Научно-исследовательский Зоологический музей ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 2) к.б.н. А.В. Крупицкого, ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 3) к.б.н. С.В. Василенко, ФГБУН Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, 4) к.с.-х.н. А.А. Кузьмина, ФГБНУ Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский институт сои», 5) д.б.н. К.А. Ефетова, ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского», 6) к.б.н. С.Ю. Гордеева, ФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, 7) д.б.н. А.С. Замотайлова, ФГБОУ ВО «Кубанский государственный аграрный университет имени И.Т. Трубилина» и к.б.н. В.И. Щурова, ГКУ КК «Управление ООПТ Краснодарского края», 8) д.б.н. В.В. Аникина, ФГБОУ ВО «Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского», 9) к.б.н. У.В. Горобейко, ФГБУН «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН, 10) к.б.н. С.Г. Рудых, ФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, 11) к.б.н. А.Н. Стрельцова, ФГБОУ ВО «Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена», 12) д.б.н. А.Г. Татаринова и к.б.н. О.И. Кулаковой, Институт биологии Коми научного центра УрО РАН.

Всего поступило 12 отзывов из 10 организаций. Все отзывы положительные. Отзывы подписали 4 доктора и 10 кандидатов наук. Из них 6 отзывов без замечаний и 6 с замечаниями, вопросами и рекомендациями. В отзыве к.б.н. С.В. Василенко подвергается сомнению предположение о

вероятном гибриде *Idaea dohlmanni* x *I. serpentata* и спрашивается о причине не включения в генетическое исследование вида *X. elenae* Vsl., который может быть обнаружен в Иркутской области. В отзыве к.б.н. С.Ю. Гордеева высказана мысль о необходимости включить в хорологический анализ более дробный вариант географического деления: фауны Приморского и Байкальского хребтов отдельно от хребтов Хамар-Дабан, Улан-Бургасы, Баргузинского и Икатского. В отзыве к.с.-х.н. А.А. Кузьмина высказано замечание, что в разделе автореферата «Научная новизна исследования» следовало бы перечислить не только те виды, которые найдены на исследуемой территории впервые, но и упомянуть те виды, которые были исключены из фаунистического списка Байкальского региона. В отзыве д.б.н. А.Г. Татарина и к.б.н. О.И. Кулаковой отмечается, что из содержания автореферата нельзя понять, проводился ли математический анализ изменчивости генитальных структур, каковы объемы исследованных выборок указанных видов и достоверны ли статистически выявленные различия; а также, что рассмотрение ряда проблем в Главе 4 стоило представить в формате отдельной главы. В отзыве д.б.н. К.А. Ефетова указано на наличие в автореферате ряда стилистических погрешностей. В отзыве к.б.н. А.В. Свиридова высказано замечание о нарушении в автореферате статьи Кодекса зоологической номенклатуры о заключении в скобки фамилии автора с датой описания таксона; обращается внимание на то, что не были исследованы коллекционные материалы Зоологического музея МГУ; дана рекомендация вынести в заглавие автореферата содержание термина «Байкальский район»; отмечается, что постоянные препараты - менее предпочтительный вариант хранения гениталий, затрудняющий их проверку; отмечается, что букву «ё» рекомендуется записывать только в случае возможной путаницы слов. Ответы на замечания содержатся в стенограмме заседания совета.

Выбор официальных оппонентов и ведущей организации обосновывается тем, что оппоненты и сотрудники ведущей организации – известные российские ученые-энтомологи, специализирующиеся на

проблемах фауногенеза, систематики, филогении, морфологии и биологии насекомых, имеющие научные труды по указанной проблематике в рецензируемых научных изданиях (оппонент д.б.н. О.Г. Горбунов – специалист по фауне и систематике бабочек-стекляниц; оппонент д.б.н. Н.И. Кириченко – специалист по фауне, систематике, биологии и экологии минирующих молей-пестрянок). Ведущая организация является крупнейшим исследовательским центром в области изучения биологии наземных экосистем, в том числе насекомых, Дальнего Востока и сопредельных территорий Азии и Тихоокеанского бассейна. Сотрудник, подписавший отзыв ведущей организации: д.б.н. М.Г. Пономаренко – признанный отечественный и мировой специалист по дитридным чешуекрылым (Lepidoptera).

Диссертационный совет отмечает, что на основании выполненных соискателем исследований:

установлено, что семейство пядениц насчитывает в фауне Байкальского региона 360 видов из 143 родов и 5 подсемейств; 1 вид – новый для науки, 2 вида впервые указываются для фауны страны, 6 видов впервые отмечены в фауне Байкальского региона, 25 видов впервые зарегистрированы в Иркутской области и 10 видов – в Бурятии; **разработаны** оригинальные и подробно иллюстрированные определительные таблицы для всех родов и видов пядениц Байкальского региона; **предложено** объяснение богатства фауны пядениц Байкальского региона его расположением на границе распространения евро-сибирской и сибирско-дальневосточной лепидоптерофаун, а также сложной орографической структурой территории; **доказано**, что совместное использование четырёх групп признаков: (1) морфологии гениталий, (2) изменчивости молекулярных митохондриальных маркеров, (3) изменчивости молекулярных ядерных маркеров и (4) наличия/отсутствия инфицированности внутриклеточным паразитом *Wolbachia* при анализе симпатричных групп морфологически сходных особей, резко дифференцированных по ДНК-баркодам, позволяет выявить

природу такого митохондриального полиморфизма; **введен** в практику изучения региональной фауны пядениц метод разграничения видов-двойников с использованием ДНК-баркодинга.

Теоретическая значимость исследования обоснована тем, что:
доказано, что выявленная глубокая дифференциация митохондриальной ДНК у детально исследованных сибирских видов *Alcis deversata* и *Thalera chlorosaria* не отражает наличия криптических видов; эндосимбионт *Wolbachia* в их популяциях не ассоциирован с конкретными митохондриальными гаплогруппами, а сильное расхождение митогенома у обоих видов, скорее всего, связано со вторичным контактом популяций, длительное время эволюционировавших в аллопатрии; **применительно к проблематике диссертации результативно (эффективно, то есть с получением обладающих новизной результатов) использован комплексный подход к диагностике пядениц (классические морфологические методы в сочетании с анализом ДНК-баркодов), проанализирован обширный материал из крупнейших музеев России (включая типовой), изложены результаты тестирования основных гипотез, объясняющих глубокую дивергенцию симпатричных митохондриальных линий сибирских пядениц; раскрыта и обоснована новая синонимия для 1 родового названия, а также приняты 2 новых комбинации *Hypoxystis reticulata* (Sterneck, 1928), comb.nov. и *Nebula korschunovi* (Viidalepp, 1976), comb.nov.; изучены особенности распространения всех зарегистрированных в Байкальском регионе видов пядениц, для которых установлено 16 долготных и 13 широтно-высотных групп ареалов; **проведена модернизация** коллекции пядениц Зоологического института РАН.**

Значение полученных соискателем результатов исследования для практики подтверждается тем, что:
разработаны оригинальные определительные ключи с подробными фотоиллюстрациями для всех рассматриваемых таксонов (опубликованы для подсемейства Ennominae), позволяющие осуществлять более надежную диагностику родов и видов изучаемой группы; **определены**

морфологические признаки, наиболее значимые для делимитации отдельных таксономически сложных групп, а также пределы их внутривидовой изменчивости; созданы обширная библиотека ДНК-баркодов, которая позволяет существенно повысить надёжность идентификации прибайкальских пядениц, делает возможным определение преимагинальных стадий и их ассоциацию с кормовыми растениями, а также полезна для будущих популяционных исследований и таксономических ревизий; **подготовлены** наиболее полный аннотированный каталог пядениц Байкальского региона и справочная коллекция по большей части выявленных в регионе видов (в составе фондовой коллекции Зоологического института РАН); **представлены** рекомендации по перспективам дальнейшего изучения пядениц фауны Сибири.

Оценка достоверности результатов исследования выявила:

для экспериментальных работ: результаты молекулярно-генетического исследования получены на сертифицированном оборудовании и показана верифицируемость полученных данных; описание автором морфологии пядениц сопровождается подробными схемами и фотоиллюстрациями; весь использованный материал хранится в фондовой коллекции Зоологического института РАН и в ряде других крупных музеев России и доступен для переисследования; **теория** построена на проверяемых данных и полностью согласуется с опубликованными материалами по теме диссертации; **идеи** соискателя **базируются** на исследовании обширного материала (включая типовой), насчитывающего более 6500 экземпляров пядениц, собранных в различных локалитетах Байкальского региона и в ряде сопредельных регионов; соискателем **использованы** оригинальные материалы, полученные в ходе собственных исследований, и проведено их сравнение с материалами справочных коллекций, определенных экспертами по изучаемой группе, а также использованы имеющиеся литературные данные, от оригинальных описаний пядениц XIX века до самых современных ревизий и обзоров; **установлено** качественное совпадение результатов, полученных автором, с современными данными, представленными в

независимых источниках по Сибирской фауне пядениц; соискателем **использованы** современные методики обработки материала, включая молекулярно-генетические методы.

Личный вклад соискателя состоит в его непосредственном участии во всех этапах исследований: сборе материала, его первичной и камеральной обработке, видовой диагностике, изготовлении микропрепаратов гениталий пядениц и их фотографий. Соискателем самостоятельно выполнялась основная часть процедур по ДНК-баркодированию: выделение ДНК из образцов, пре-ПЦР подготовка проб, амплификация целевых локусов, гель-электрофорез продуктов амплификации и их очистка; обработка первичных сиквенсов. Подготовка публикаций осуществлялась как самостоятельно, так и в соавторстве с коллегами; при этом во всех публикациях соискатель является первым автором, и ему принадлежит ведущая роль как при проведении исследований, так и в подготовке рукописей.

В ходе защиты диссертации были заданы уточняющие вопросы о ландшафтном распределении пядениц Байкальского региона, об одной из предложенных соискателем гипотез, объясняющих глубокую дивергенцию симпатричных митохондриальных линий сибирских пядениц, и о кормовой специализации, как возможной причине этой дивергенции, об актуальности использования формы гениталий в качестве диагностического признака при определении видов бабочек, и о том, не пытался ли соискатель вычислить рефугиумы пядениц используя данные о распространении ледников. Критических замечаний соискателю высказано не было.

Соискатель Махов И.А. ответил на заданные ему в ходе заседания вопросы и пояснил, что гипотезу о ключевой роли вольбахии в митохондриальной дивергенции популяций в прошлом проверить не представляется возможным ввиду того, что распределение эндосимбионтов в популяциях фиксировалось только на настоящий момент. Соискатель ответил, что большинство видов пядениц приурочено к хвойным лесам, их кормовая специализация все еще слабо изучена, что не позволяет использовать ее в качестве рабочей гипотезы для объяснения

митохондриальной дивергенции. Соискатель согласился с тем, что морфологические признаки строения гениталий по-прежнему широко используются для диагностики видов, но комплексный подход с использованием ДНК-баркодинга позволяет осуществлять более надежную идентификацию морфологически сходных видов.

На заседании 11 октября 2022 г. диссертационный совет принял решение – за решение научной задачи, имеющей значение для развития энтомологии, присудить Махову И.А. ученую степень кандидата биологических наук.

При проведении тайного голосования диссертационный совет в количестве 16 человек, из них 6 докторов наук по специальности 1.5.14. Энтомология, участвовавших в заседании, из 21 человека, входящих в состав совета, дополнительно введены на разовую защиту – нет, проголосовали: за – 16, против – нет, недействительных бюллетеней – нет.

Председатель
диссертационного совета

Пугачев Олег Николаевич

Ученый секретарь
диссертационного совета

Ахметова Лилия Агдасовна

12 октября 2022 г.

