

## ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

о диссертации Крицкой Татьяны Алексеевны на тему  
«ФИЛОГЕОГРАФИЯ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ КАК ОТРАЖЕНИЕ  
ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИКАСПИЯ», представленной к  
защите на соискание степени доктора биологических наук по  
специальности 1.5.9 – ботаника

**Актуальность темы.** Филогеография – относительно новое направление исследований в естествознании, сформировавшееся в конце XX столетия, предметом которого является исследование генетических аспектов внутривидовой изменчивости, потока генов между популяциями и пространственного распространения генетических линий видов. Цель подобных исследований - раскрыть связь между микроэволюционными процессами в популяциях и такими макроэволюционными событиями, как таксонообразование и генезис флор в контексте экологических изменений на планете (Avice et al., 1987; Ali, 2020<sup>1</sup>). К настоящему времени опубликованы многочисленные работы, в которых изучены микроэволюционные процессы, события расширения или сокращения популяций отдельных видов растений в ответ на изменения климата и ландшафта. Однако основная часть этих результатов касается филогеографических процессов в Западной Европе и Северной Америке. Тот факт, что ареалы части видов часто простираются в Европейскую Россию, Западную Сибирь, Малую Азию, российский Дальний Восток часто игнорируется (Ali, 2020), между тем, сами эти территории являются центрами видового разнообразия многих семейств растений. Актуальной проблемой филогеографии поэтому является, с одной стороны, необходимость расширения спектра исследуемых видов, в том числе видов отечественной флоры, а с другой стороны,

---

<sup>1</sup> Avice, J. C. et al. (1987). Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 489–522; Ali, T. (2020). A conceptual framework for designing phylogeography and landscape genetic studies. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 39(6), 457-478

расширение числа молекулярно-генетических маркеров, включенных в исследование.

**Актуальность и новизна** диссертационной работы Татьяны Алексеевны Крицкой обусловлена тем, что ею впервые проведено детальное изучение генетического и морфологического межпопуляционного и внутривидового полиморфизма большого числа видов отечественной флоры, в частности, 23 видов рода *Delphinium*, а также нескольких редких видов, таких как *Tulipa suaveolens*, *Fritillaria meleagroides*, *F. ruthenica*, *Colchicum bulbocodium*, *Globularia bisnagarica*, приуроченных к разным типам растительности. Впервые для этих видов диссертантом изучен, причем изучен на больших выборках, полиморфизм последовательностей ядерного маркера ITS1-5.8S rDNA-ITS2 и большого числа хлоропластных маркеров и найдены географические закономерности распределения их вариантов. Полученные данные рассмотрены и обсуждены в связи с историей ландшафта и климата юга Европейской России, как на уровне видов, так и популяций. Диссертантом впервые предпринята попытка связать выявленные полиморфизмы молекулярных маркеров с разными морфологическими параметрами растений, найти закономерности в распределении внутривидовых морфологических вариантов по местообитаниям с разными биоклиматическими и топографическими их характеристиками. Таким образом, научная новизна и актуальность предпринятого исследования не вызывает никаких сомнений.

#### **Теоретическая и практическая значимость работы.**

Теоретическая значимость исследования прежде всего состоит в том, что на большом фактическом материале, включающем десятки популяций и сотни особей нескольких видов из нескольких родов флоры России показано, с одной стороны, высокое сходство, вплоть до абсолютной идентичности, многих относительно изменчивых молекулярных маркеров хлоропластного генома в пределах вида и, в то же время, выявлена незначительная, но — доступная измерениям, изменчивость некоторых из них, равно как относительно высокая изменчивость при внутривидовых исследованиях ITS-последовательностей генома ядра. Результаты исследований позволили изучить связь выявленных риботипов и гаплотипов и морфологических

признаков, связать их изменчивость с историей климата и ландшафта, разработать проверяемые рабочие гипотезы об эволюции степных местообитаний, о времени и путях колонизации представителями разных видов региона Нижнего Поволжья и Предкавказья.

Диссертантом инсерированы в международной базе данных GenBank сведения о более чем 700 маркерных последовательностях ДНК охраняемых и ценных видов растений флоры РФ, которые могут использоваться для определения видовой принадлежности образцов растительного сырья и определения их происхождения, что актуально в практической судебной экспертизе. На основании исследований диссертанта разработана научно-обоснованная стратегия сохранения в генетических банках *in vitro* и живых коллекциях растений из генетически своеобразных и наиболее генетически разнообразных популяций редких и исчезающих видов растений Саратовской области. При участии диссертанта апробированы протоколы клонального микроразмножения *T. suaveolens*, *F. meleagroides* и *F. ruthenica in vitro* и получены жизнеспособные растения-регенеранты. Материалы диссертационной работы Татьяны Алексеевны Крицкой диссертации были использованы при составлении третьего издания Красной книги Саратовской области (2021).

**Структура и объем диссертации.** Диссертация Т.А. Крицкой построена по традиционному плану, состоит из Введения, 10 глав, выводов, списка литературы и приложений. К традиционному рд для диссертаций разделу Обзор литературы можно отнести главу, описывающую природные условия, палеогеографию и история развития растительного покрова Понто-Каспия в позднем кайнозое и главу, в которой даются сведения по систематике и таксономии основных объектов исследования. В главе «Материалы и методы» и главах 6-10 представлен основной экспериментальный материал, его обработка и обсуждения. После раздела «Выводы» и списка литературы в диссертации помещены 19 Приложений (стр. 388-511). В диссертационной работе 84 рисунка, 40 таблиц. Список литературы включает 590 работ, в том числе не менее 243 работ отечественных авторов.

Очень интересен и важен для понимания квалификационного уровня диссертации и диссертанта раздел **Материал и методы**. Прежде всего, обратим внимание на некоторые количественные показатели проведенного Т.А. Крицкой исследования геогеографии редких и ценных видов флоры РФ. Диссертантом исследованы методом ISSR и секвенированы маркерные последовательности и проведено всестороннее морфологическое исследование тюльпанов Шренка (в диссертации: *Tulipa suaveolens*) из 65 локальных популяций всего ареала этого вида. Виды *Fritillaria meleagroides* и *F. ruthenica* были представлены растениями из 10 и 17 локальных популяций, соответственно. Исследование особенностей морфологии и внутривидового полиморфизма *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* проведено на растениях из 35 локальных популяций. Секвенированы маркерные последовательности и изучен морфологический полиморфизм *Globularia bisnagarica* из 25 локальных популяций. Внутривидовой и межвидовой полиморфизм морфологии и геномов *Delphinium* изучен на растениях, представляющих 23 вида и 79 локальных популяций. Следует подчеркнуть, что глубина исследования внутривидового и межпопуляционного полиморфизма молекулярных маркеров в рецензируемой диссертации (десятки образцов каждого изучаемого вида из многих разных точек ареала) вызывает восхищение. При разработке стандартов ДНК-штрихкодирования рекомендовалось, по возможности, секвенировать ДНК-маркер у 5-10 особей вида, желательно из разных популяций (Шнеер, 2009<sup>2</sup>). Однако на практике в большинстве работ, даже при исследовании видов с широкими или разорванными ареалами, при ДНК-штрихкодировании редко исследуются больше 2-3 образцов каждого вида. Показательно, что в международных базах данных ДНК-штрихкодов такой популярный маркер как *rbcL* секвенирован в среднем менее чем у трех образцов каждого вида (точнее, в среднем у 2,4). Об уровне внутривидовой изменчивости района *trnL-trnF* у представителей разных семейств вряд

---

<sup>2</sup> Шнеер В.С. (2009) ДНК-штрихкодирование видов животных и растений – способ их молекулярной идентификации и изучения биоразнообразия. Журнал общей биологии. Т. 70. №4. С. 296-315.

ли сейчас вообще можно судить – в базах данных ДНК-штрихкодов в среднем этот район секвенирован менее чем у двух образцов каждого вида (точнее - 1.6) (Kolter, Gemeinholzer, 2021<sup>3</sup>).

В основе рецензируемой работы два популярных метода современной молекулярной биологии, используемых при изучении генетического разнообразия – анализ полиморфизма микросателлитов (ISSR) и секвенирование по Сэнгеру изменчивых маркеров. Приступая к изучению каждого нового рода, диссертант первоначально тестировал большое число разных изменчивых районов хлоропластного генома (8 маркеров при изучении *Fritillaria*, 6 при изучении *Colchicum*, 10 при изучении видов рода *Delphinium*, три при изучении внутривидового полиморфизма *Globularia*), отбирая наиболее информативные из них. В работе с видами рода *Delphinium* диссертант столкнулся и преодолел неожиданную трудность – район ITS-последовательностей у этих объектов не амплифицировался с использованием стандартных праймеров.

Диссертант уверенно и умело использует при анализе материала современные статистические программы, несколько современных программ построения молекулярно-филогенетических гипотез и сетей гаплотипов и риботипов.

В целом раздел Материал и Методы показывает высокий профессиональный уровень диссертанта в области молекулярно-филогенетических и анатомо-морфологических исследований.

**Обоснованность и достоверность научных положений и выводов.** Выводы и положения, вынесенные на защиту, обоснованы представленным материалом, глубоко продуманы и корректно сформулированы. Обоснованность и достоверность полученных результатов обусловлена грамотно поставленными целями и задачами исследования, очень большим числом образцов из широкого круга популяций, в большинстве случаев адекватно отражающих ареал вида в РФ, применением в исследовании надежных методов секвенирования ДНК, современного и разнообразного биоинформационного

---

<sup>3</sup> Kolter, A., Gemeinholzer, B. (2021). Plant DNA barcoding necessitates marker-specific efforts to establish more comprehensive reference databases. *Genome*, 64(3), 265-298.

программного обеспечения, использованного при обработке полученных результатов, достаточно строгим, с привлечением всех необходимых источников, обсуждением полученных выводов. Результаты диссертационной работы докладывались и обсуждались на многочисленных конференциях и научных семинарах, исчерпывающе представлены в 24 научных статьях и двух монографиях.

Автореферат адекватно отражает содержание работы.

**Замечания и вопросы, возникшие при чтении текста диссертации:**

Прежде всего, общий вопрос, касающийся всего представленного материала:

Диссертантом проведено детальное исследование внутривидового и межвидового полиморфизма района ITS1-5.8S rDNA-ITS2 нескольких видов и культиваров тюльпанов, двух видов *Fritillaria*, 35 популяций *Colchicum bulbocodium*. В каждом случае показано, что для вида характерно несколько риботипов, во многих локальных популяциях есть растения с разными риботипами, однако в диссертации ни разу не упоминаются гибридные особи у которых присутствуют в ядре два или более разных риботипов. Например, на стр. 252-254 описывается высокий полиморфизм риботипов *Colchicum bulbocodium* на территории Калачской возвышенности. А гибриды между растениями с разными риботипами, у которых в ядре были бы два разных риботипа в этом случае не обнаружены? Почему?

Если произойдет гибридизация между двумя растениями с разными риботипами в гомологичных хромосомах, как будет выглядеть и как будет интерпретирована полученная при секвенировании методом Сэнгера хроматограмма такого гибрида?

Сколько ядерных организаторов у каждого из основных объектов исследования? – Этот вопрос не обсуждается в диссертации, а от этого параметра зависят особенности наследования риботипов.

В работе описан случай, когда диссертант предполагает возможность появления нового варианта риботипа как следствие гибридизации. На стр. 218, при обсуждении происхождения

уникального риботипа *Fritillaria meleagroides*, найденного у образца из Китая (в диссертации назван риботипом №7), диссертант пишет: «Риботип 7 является производным гипотетического отсутствующего риботипа, полученного в результате рекомбинации или гибридизации гаплотипов (так в диссертации, надо - риботипов) 5 и 6».

Гипотетический риботип gct<sup>4</sup>, давший начало риботипу китайского образца act, действительно может возникнуть после кроссинговера (рекомбинации) между риботипами 5 (gcc) и 6 (gtt) при условии, что новообразованная кроссоверная конструкция gct мультиплицируется и заместит в геноме гибрида все родительские варианты (сценарий событий, именуемый «рождение-и-смерть»<sup>5</sup>). Но что имеет в виду диссертант, говоря о «гибридизации риботипов» («...рекомбинации или гибридизации гаплотипов»), мне не понятно.

На стр. 182 диссертант пишет: «Наши результаты анализа пластидной и ядерной ДНК указывают на то, что вероятными источниками образцов для ранней селекции культурного тюльпана [*T. × gesneriana*] являются Горный Крым и прилегающие к востоку от Горного Крыма территории в акватории Чёрного моря. Вероятность того, что в раннюю селекцию *T. × gesneriana* были вовлечены образцы *T. suaveolens* с других регионов исследованного нами ареала мала».

Несомненно, это интересный и важный результат, полученный диссертантом. Из обсуждения этого факта на стр. 163 остается неясным, полагают ли диссертант и соавторы, что европейские селекционеры при создании *T. × gesneriana* работали непосредственно с природными образцами *T. suaveolens*, или все же в работу были вовлечены турецкие садовые сорта тюльпанов, полученные на основе крымских тюльпанов *T. suaveolens*? Контакты между садоводами двух соседних стран - крупнейшей европейской державы XV-XVI вв. Оттоманской империи, северные границы которой в это время у стен Вены, и садоводами Священной Римской империи более чем вероятны,

---

<sup>4</sup> Здесь и далее в этом абзаце указаны только нуклеотиды, располагающиеся в позициях 104, 127 и 204 выравнивания диссертанта - см. Приложение Ж диссертации.

<sup>5</sup> Eirín-López, J. M. et al. (2012). The birth-and-death evolution of multigene families revisited. *Repetitive DNA*, 7, 170-196.

а вот представить себе миссию европейских коллекторов в степях Крымского ханства в 1500-х-1600-х годах трудно.

На стр. 59 диссертант пишет: «Но по результатам исследования размера генома и ряда морфологических признаков *T. schrenkii* и *T. suaveolens* оказались идентичными (Zonneveld, 2009), поэтому в зарубежной литературе в настоящее время название *T. suaveolens* считается приоритетным с признанием в качестве синонимичного названия *T. schrenkii* (Christenhusz et al., 2013; Everett, 2013)».

Из сказанного можно заключить, что Зоннефельд, на основании полученных им данных о сходстве размеров генома и морфологических признаков этих двух видов, пришел к выводу о их тождественности – но мнение его совершенно противоположное. Зоннефельд предлагает различать эти виды: I propose here that *T. suaveolens* Roth, originally described from the red and yellow cultivar T. ‘Duc van Tol’ and indistinguishable from it, be applied to the cultivated ‘Duc van Tol’ tulips only. The multicolored *T. schrenkii* Regel <....> likely one of its [*T. suaveolens*] wild progenitor<sup>6</sup>.

На стр. 214 диссертант пишет: «Выявленная топология сети фактически полностью конгруэнтна филогенетическому дереву, построенному методом Байеса (рис. 3.2). Последовательности *F. meleagroides* образовали на полученном дереве монофилетическую группу со 100% бутстреп поддержкой». Вопрос: При построениях филогенетических гипотез методом Байеса рассчитывается апостериорная вероятность каждого узла. Здесь и в других аналогичных случаях (напр. стр. 244) у Вас действительно указан специально рассчитанный бутстрэп-индекс, а не апостериорная вероятность?

Работа в целом прекрасно иллюстрирована. Рисунки и графики красивы, информативны и выполнены на высоком уровне. За одним исключением – см. рис. 4.22. Карта точек отбора проб и барьеров между группами популяций *Tulipa suaveolens*, определенных SAMOVA (стр. 168). Здесь неудачен и сам рисунок полигона распределения, и не

---

<sup>6</sup> Zonneveld, B. J. (2009). The systematic value of nuclear genome size for “all” species of *Tulipa* L. (Liliaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 281(1), 217-245.

все ясно с описанием его (стр. 167). Рисунок получен в программе SAMOVA. Эта полезная программа предназначена разделить популяции на группы максимально дифференцированных друг от друга популяций, что можно рассматривать как индикатор репродуктивных барьеров между ними. Диссертант пишет, что «С наибольшей достоверностью выборка разделилась программой на две достаточно обособленные генетические группы». Но на рисунке мы видим не две, а три или четыре группы популяций, в разной степени удаленных друг от друга. Состав групп читатель определить не может, так как все подписи налагаются друг на друга. С трудом удастся разобрать, что слева внизу обособленная группа популяций Крыма, а саратовские и ростовские популяции и популяции Казахстана - в составе основной (самой массовой) группы популяций этого вида.

#### **Несколько замечаний редакторского плана.**

Прежде всего, о написании названий видов. В ботанических работах принято давать авторов видов при первом упоминании вида в тексте и, кроме того, в разделе Материалы и методы. В диссертации авторы названий видов-основных объектов исследований, впервые названы только на стр. 59-80, причем автор вида *Tulipa gesneriana* L. первый и единственный раз упомянут лишь в подписи к рисунку на стр. 63. Названия иных видов, по той или иной причине упоминаемых в тексте диссертации, обычно написаны без автора, впрочем, на некоторых страницах диссертант вдруг отходит от этого правила, и некоторые названия видов дает с авторами, другие без (см., напр., стр. 266-268).

На стр. 43-44 автор упоминает термины, используемые в геологии, и пишет о раннехазарском (~ 300 тыс. лет) и позднехазарском времени (~ 140-85 тыс. лет). При описании наблюдений в геологии и ботанике часто разный масштаб хронологической шкалы. Может быть, в этом случае лучше говорить более конкретно: не о времени, а о времени раннехазарской и позднехазарской трансгрессии Каспийского моря? В мире растений многие события происходят не только сотни тысяч лет назад, но и десятки и сотни лет назад. Поскольку в отечественной истории раннехазарским временем в Днепро-Донском


междуречье принято называть VII-VIII вв., у читателя диссертации может возникнуть неверное представление о хронологии описываемых событий.

Приведенные замечания носят дискуссионный или редакционный характер.

В целом, диссертация Крицкой Татьяны Алексеевны на тему: «ФИЛОГЕОГРАФИЯ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ КАК ОТРАЖЕНИЕ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИКАСПИЯ» полностью соответствуют требованиям «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. №842, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора биологических наук, а ее автор заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.9. «Ботаника».

Официальный оппонент:

Доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией биосистематики и цитологии ФГБУН «Ботанический институт имени В.Л. Комарова Российской академии наук»



РОДИОНОВ Александр Викентьевич  
14 мая 2026 г.

Контактные данные:

тел.: 7(921)7740792, e-mail: [avrodionov@binran.ru](mailto:avrodionov@binran.ru)

Специальность, по которой официальным оппонентом защищена диссертация: 03.00.15 – генетика, 03.00.25 – гистология, цитология, клеточная биология.

Адрес места работы:

197022, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, Ботанический институт имени В.Л. Комарова Российской академии наук (БИН РАН), лаборатория биосистематики и цитологии

Подпись руки

ЗАВЕРЯЮ

ОТДЕЛ КАДРОВ

Ботанического института

им. В.Л. Комарова

Российской академии наук

