

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ
И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное
бюджетное учреждение науки
БОТАНИЧЕСКИЙ САД
Уральского отделения**

Российской академии наук
620144 г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а
тел. (343) 210-38-59, факс (343) 210-57-54
e-mail: common@botgard.uran.ru

«Утверждаю»

Директор

Федерального государственного
бюджетного учреждения науки
Ботанический сад Уральского отделения
Российской академии наук

Гришаскова А. С. Третьякова

« 1 » *сентября* 2026 г.

М.П.

от *01.10.2026* № *332-14/01-230*
на № _____ от _____ г.

ОТЗЫВ

**ведущей организации на диссертационную работу Крицкой Татьяны Алексеевны
«Филогеография степных растений как отражение динамики растительности Прикаспия»,
представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 1.5.9. Ботаника**

Актуальность темы диссертационной работы. Диссертация посвящена интересной научной проблеме установления вероятных рефугиумов и расселения некоторых степных европейских видов в позднем плиоцене, плейстоцене и голоцене, но, прежде всего, в последние 20 тыс. лет (окончание Валдайского оледенения и голоцен). При объяснении некоторых особенностей генетического и фенетического полиморфизма, хорологии исследуемых таксонов, Т.А. Крицкая чаще всего ссылается на фактор раннехвалынской трансгрессии Каспия (13–18 тыс. лет назад) (Gelfan et al., 2024). В качестве модельных объектов выбраны: *Tulipa suaveolens*, *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*, *Delphinium puniceum* и ряд других близких видов *Delphinium* юго-востока России; *Fritillaria ruthenica*, *F. meleagroides*, *Globularia bisnagarica*. В исследовании использованы как традиционные морфологические, биометрические, фенетические, так и методы ДНК-анализа (ISSR-маркирование, таргетное секвенирование хлоропластной и ядерной ДНК (ITS), байесовский филогенетический анализ и молекулярное датирование). Представленное исследование является актуальным, прежде всего, в теоретическом отношении, для понимания процессов филогенеза, флорогенеза и социогенеза на юго-востоке Европы. В практическом смысле работа может оказаться полезной для организации охраны некоторых ценных в научном отношении популяций, при написании новых изданий региональных Красных книг.

Научная новизна. Впервые проведено молекулярно-генетическое исследование ряда аборигенных видов юго-востока европейской части России, в том числе редких, охраняемых на региональном и федеральном уровне. Сам научный подход заключается в выявлении корреляции между палеогеографическими событиями, современными особенностями хорологии и генетической изменчивости. В исследовании использованы как традиционные морфологические, биометрические и фенетические методы, так и современные методы ДНК-анализа.

Рекомендации по использованию результатов диссертационного исследования. Результаты исследований могут быть использованы в учебном процессе, прежде всего в вузах, должны учитываться при составлении Красных книг и практических мероприятиях по охране исследованных видов на федеральном и региональном уровнях.

В связи с вышеизложенным актуальность темы диссертационной работы Крицкой Татьяны Алексеевны не вызывает сомнений.

Структура и содержание диссертационной работы

Диссертация изложена на 511 страницах, включает 40 таблиц и 84 рисунка, 19 приложений, оформлена в соответствии с требованиями, предъявляемыми ВАК. Состоит из введения, 10 глав, выводов и списка литературы (590 наименований, из них 347 на иностранных языках).

Соискательницей поставлены цели: 1) методическая – использования молекулярно-генетических данных для изучения миграционных путей сосудистых растений 2) теоретическая – установить возможные рефугиумы сохранения некоторых видов во время последнего максимума оледенения (около 20 тыс. лет назад) и пути их расселения во время последующего потепления.

В соответствии с этими целями были поставлены 6 основных задач, включавших изучение: генетической структуры модельных видов на значительной части их ареалов, в том числе периферических популяций; установление вероятных рефугиумов, миграционных путей в постледниковье; оценку таких экологических факторов, как градиент континентальности и экологический барьер Причерноморских степей; исследование генетического полиморфизма в зонах интрогрессии.

Поставленная цель и задачи исследования в основном не вызывают возражений.

Можно лишь отметить, что поскольку автор предполагает, что наблюдаемые хорологические и генетические особенности изученных видов определились на временном отрезке плиоцен – голоцен, то следовало упомянуть не одно, а 4–5 основных трансгрессий Каспия (Бакинская, Раннехазарская и т.д.), установленных палеогеографией для этого периода.

Ниже приведем краткое обсуждение содержания диссертации.

Глава 1 (стр. 17–46) «Природные условия, палеогеография и история развития растительного покрова Понто-Каспия в позднем кайнозое» (с тремя подглавами) представляет собой литературный обзор. В первой подглаве приведены общие сведения о регионах исследования – Нижнего Поволжья, Предкавказья, Северного Кавказа и Крыма. Описаны географическое положение, рельеф, климат, флора и растительность. Во второй подглаве приводятся современные представления о палеогеографии на рассматриваемых территориях в плейстоцене – начале голоцена. В третьем разделе описана история развития растительного покрова Прикаспия, включая теоретические воззрения на происхождение степей. Представленная справка видится вполне исчерпывающей по данной теме.

Глава 2 (стр. 47–84) «Филогеографические реконструкции различных групп сосудистых растений в Европе и современное состояние исследований по выбранным объектам» посвящена обзору современного состояния исследований по филогеографии объектов исследования, как и ближайших родственных видов. Показано хорошее соответствие палеоботанических данных филогеографическим реконструкциям (Taberlet et al., 1998; Hewitt, 2001; Hampe et al., 2003; Willis, van Andel, 2004; Carstens et al., 2005 и др.). Обзор тщательно проработан, с привлечением большого числа источников.

Глава 3 (стр. 85–101) «Материал и методы исследования» посвящена объектам и методам исследований. Объектами исследования являлись популяции *Tulipa suaveolens* (тюльпан душистый), *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* (брандушка), *Delphinium puniceum* (дельфиниум пурпурный) и ряд других близких видов *Delphinium*; *Fritillaria ruthenica* (рябчик русский), *F. meleagroides* (рябчик малый), *Globularia bisnagarica* (глобулярия крапчатая). Из главы следует, что был собран и изучен весьма большой объем полевого материала, достаточный для решения поставленной задачи. Применялись методы секвенирования ДНК с использованием широкого набора маркеров. Для статистической обработки результатов генетических исследований использовались классические методы – главных координат, Байеса, индекс Шеннона, индекс генетического разнообразия Нея, показатели молекулярной дисперсии, тест Мантеля и другие.

Глава 4 (102–194) «Генетическая дифференциация *Tulipa suaveolens* в Европейской части ареала». Т.А. Крицкая описывает результаты исследований по генетической дифференциации тюльпана душистого в европейской части ареала. Приводятся результаты исследований в Саратовской, Волгоградской областях и в Крыму, с предварительным отбором генетически контрастных популяций. Установлено, что популяции тюльпана душистого разделяются на две большие группы. Низковариантные и в то же время наиболее обособленные по ISSR-маркерам – расположены на возвышенностях (Горный Крым, Северный Кавказ и др.); высоковарианбельные – занимают территории в понижениях рельефа с очертаниями границ Раннехвалынской трансгрессии Каспия.

Глава 5 (195–220) «Биогеографические и филогенетические закономерности изменчивости популяций *Fritillaria* юга европейской России» описывает филогеографический анализ *Fritillaria meleagroides* (рябчика малого) и *F. ruthenica* (рябчика русского). Результаты исследования, по всей видимости, свидетельствуют, что эти два вида, как и кавказские эндемичные виды рода *Fritillaria*, произошли от одного общего предка. Установлено, что популяции с низким уровнем генетического полиморфизма приурочены к понижениям рельефа, коррелирующим с границами затопления этой территории Раннехвалынской трансгрессией Каспия. Также проведён географический анализ морфологической изменчивости рябчика малого, в результате которого установлен четкий широтный градиент от популяций с преобладанием растений с более крупными цветками и более широкими листьями к популяциям с мелкоцветковыми и более узколистными особями. Для рябчика русского столь же очевидного широтного градиента морфологических признаков не выявлено, но установлена связь ряда морфологических параметров с факторами увлажнения и суточного перепада температур: на опушках растения крупнее (больше длина и ширина листьев и др.), чем на лугах и степных склонах.

Глава 6 (стр. 221–244) «Генетическая дифференциация популяций *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* европейской части России» описывает результаты исследования брандушки (безвременника разноцветного) в европейской части России.

В результате анализа последовательностей хлоропластной ДНК и рДНК (ITS) выявлено три генетически отличающихся группы популяций. Молекулярное датирование по риботипам (ITS) показало, что расхождение безвременника разноцветного от ближайших таксонов *aggr. Colchicum bulbocodium* произошло около 3.95 млн лет назад, что соответствует середине плиоцена, в период аридизации климата и замены лесных экосистем степными, в рассматриваемом регионе. Также проведён анализ морфологической изменчивости брандушки, в результате которого установлена корреляция некоторых морфологических признаков с переменными увлажнения и суточного перепада температур. С другой стороны, не удалось выявить корреляцию пространственных паттернов морфологической изменчивости с границами групп популяций, установленных по результатам генетических исследований (если и есть тренд на формирование каких-то внутривидовых таксонов брандушки, они остаются криптическими).

Глава 7 (стр. 245–284) «Филогеографический анализ таксонов рода *Delphinium* юго-востока России» излагаются результаты исследования *Delphinium purpureum* (дельфиниума пурпурного) и некоторых других близких видов рода *Delphinium*. Автор доказательно обосновывает одно из трёх положений, выносимых на защиту. Расселение таксонов р. *Delphinium* на территории юго-востока Европы и в Предкавказье происходило в двух направлениях: 1) в конце плиоцена со стороны Средиземноморья на Кавказ и Предкавказье; 2) в позднем плейстоцене со стороны Средней и Центральной Азии в степную зону Восточной Европы и далее (в голоцене) на Кавказ.

Первая волна миграции синхронна с общей аридизацией климата и миграцией ксерофитных, мезоксерофитных видов одновременно с заменой лесных сообществ северными саванами, а затем степями; вторая миграционная волна – с распространением экотонных лесостепных сообществ в теплые межледниковые эпохи в конце плейстоцена, а также в климатический максимум голоцена. Паттерн морфологической изменчивости изученных таксонов рода *Delphinium* коррелирует с

паттерном распределения групп риботипов, выявленных в результате филогеографического анализа, и свидетельствует о продолжающемся процессе видообразования в рассмотренной группе близкородственных *Delphinium*.

Глава 8 (стр. 285–293) «Оценка генетического и морфологического разнообразия популяций *Globularia bisnagarica* восточно-европейского фрагмента ареала» посвящена анализу генетического и морфологического разнообразия популяций *Globularia bisnagarica* L. (= *G. punctata* Lapeyr.) – шаровницы крапчатой в восточно-европейском фрагменте ареала. В изученных локальных популяциях шаровницы крапчатой установлена практически полная генетическая однородность. Молекулярное датирование по риботипам (ITS) показало, что расхождение шаровницы крапчатой от ближайших таксонов произошло около 500 тыс. лет назад, что соответствует окончанию первого из 4 наиболее значительных ледниковых периодов плейстоцена (верхний раздел Гюнца или, в отечественной литературе, Донского оледенения). Выявлена морфологическая дифференциация популяций на правобережную и левобережную группы по отношению к среднему течению Волги, но корреляция с генетическими особенностями этих групп не подтверждена.

Глава 9 (стр. 294–301) «Отражение динамики растительного покрова Прикаспия в филогеографии степных растений» даёт обобщение результатов по всем исследованным объектам диссертации, формулируются основные положения и выводы. Показано, что пространственная структура генетического полиморфизма *Tulipa suaveolens* (тюльпана душистого) и *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* (брандушки) коррелирует с границами Раннехвалынской трансгрессии Каспия, а также указывает на существование ледниковых степных рефугиумов в позднем плейстоцене.

Глава 10 (стр. 302–314) «Вопросы охраны генетического разнообразия *in situ*, *ex situ*, *in vitro*» Указывается, что существующая в настоящее время сеть ООПТ регионального и федерального значения достаточно полно охватывает популяции изученных таксонов на юго-востоке России, во всём их генетическом и морфологическом разнообразии. С другой стороны, обоснована необходимость дополнительной охраны некоторых уникальных популяций брандушки (*Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*). В главе также показаны результаты клонального микроразмножения некоторых изученных таксонов *in vitro*, как возможного способа сохранения ценных генотипов.

На основании проведённых исследований Т.А. Крицкая делает 5 выводов. Все выводы логичны, отражают основные результаты диссертационного исследования, основываются на обширном фактическом материале.

Несмотря на общее благоприятное впечатление от работы, необходимо выделить несколько замечаний. Представленные ниже вопросы и замечания носят дискуссионный характер и не влияют на общее положительное впечатление о работе и ее итоговую оценку.

1. Использование устаревших списков Красной книги РФ.
2. Следовало обсудить наличие (или отсутствие) вероятных гибридов, например *Fritillaria ruthenica* × *F. meleagroides* или *Delphinium puniceum* × *D. sp.*
3. Не включены популяции *Fritillaria meleagroides* (рябчик малый) с Урала (особенно наиболее северные из Челябинской области) и наиболее восточные популяции *Globularia bisnagarica* из долины верхнего течения р. Белая (Бурзянский и Мелеузовский р-ны Башкортостана). Такие краеареальные местонахождения желательно включать в подобные исследования, в том числе для учёта фактора автогенетических процессов.
4. Весьма интересная группа популяций брандушки в Приволжской возвышенности и в Саратовском Заволжье, эндемичная по наличию дуплицированного фрагмента gpS16 хлДНК, на наш взгляд, нуждалась в более развёрнутом обсуждении. Каков ее возможный возраст, есть ли

корреляция с экологическими факторами, например, с распространением здесь обнажений известняка и писчего мела (адаптация к произрастанию на таких породах?).

5. На рисунке 8.1 «Современный ареал *G. bisnagarica* и местоположение точек исследования» совершенно излишне показаны границы Раннехвалынской трансгрессии Каспия, поскольку все популяции шаровницы размещаются на возвышенностях – вне зоны затопления, а возникновение, затем распространение на восток шаровницы крапчатой, согласно данным самой Т.А. Крицкой, происходило на 400–500 тыс. лет раньше этой трансгрессии.

6. Следовало обсудить и объяснить, почему при распространении на освобождающиеся после Новохвалынской трансгрессии новые популяции тюльпана душистого приобрели большую полиморфность, тогда как у рябчика малого низинные популяции генетически обеднены.

7. Рекомендованная для охраны популяция брандушки близ станицы Сергиевская Даниловского района Волгоградской области находится в зоне очень интенсивной хозяйственной деятельности (вплотную примыкает к станице). Непонятно, как практически организовать её защиту.

8. Для оценки времени дивергенции в работе использованы программы BEAST и MEGA X с калибровкой по внешним группам. В работе не обсуждается выбор модели молекулярных часов (строгие или расслабленные), а также нет обоснования калибровочных точек. Разные модели часов могут давать существенно различающиеся оценки возраста. Кроме того, для ITS-региона (ядерная ДНК) скорость эволюции может отличаться от таковой для хлоропластных маркеров, что не всегда учитывается.

9. Результаты AMOVA показали высокую внутрипопуляционную изменчивость (74% у *T. suaveolens*), что типично для перекрёстноопыляемых видов. Однако интерпретация этих результатов в контексте палеогеографических событий требует осторожности: высокая внутрипопуляционная изменчивость может быть следствием не только исторических процессов, но и современного потока генов.

Также есть технические замечания:

1. В диссертации название брандушки используется автором непоследовательно. В тексте приводится и *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*, и *Colchicum bulbocodium*, и *C. bulbocodium*. Это затрудняет понимание того, о каком именно таксоне идёт речь в каждом конкретном случае.

2. Кроме того, сокращение родового названия до одной буквы (С., Т., F., D., G.) используется не всегда единообразно и не всегда после первого полного упоминания, что также затрудняет чтение.

3. В диссертации часть диаграмм рассеяния, кладограмм и дендрограмм очень мелкие, не читаемые.

В целом следует отметить высокий уровень диссертационной работы Крицкой Татьяны Алексеевны, которая выполнена на хорошем научно-теоретическом уровне, является целостной, тщательно продуманной и логически законченной работой. Диссертационная работа выполнена на большом фактическом материале, собранном лично автором. Статистическая обработка данных выполнена корректно. Автор успешно справилась с поставленными задачами и выполнила назначенную цель.

Автореферат отражает структуру и содержание диссертации. В списке работ автореферата приводятся: 53 публикации, в том числе 11 статей в журналах, индексируемых в международных базах «Web of Science» и «Scopus», 8 статей в журналах, включённых в список ВАК РФ, а также монографии и учебно-методическое пособие. Результаты исследования обсуждались на всероссийских и авторитетных международных научных конференциях.

Заключение. Диссертационная работа «Филогеография степных растений как отражение динамики растительности Прикаспия» является законченным научным исследованием, соответствует требованиям «Положения о присуждении учёных степеней» (пп. 9–14), утверждённого постановлением Правительства РФ от 24.09.2013 № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание учёной степени доктора биологических наук, а её автор – Татьяна Алексеевна Крицкая – заслуживает присуждения ей учёной степени доктора биологических наук по специальности 1.5.9. Ботаника.

Отзыв составили:

заведующий лабораторией экспериментальной экологии и акклиматизации растений Ботанического сада УрО РАН, доктор биологических наук (по специальности 1.5.9 – Ботаника)



Михаил Сергеевич Князев

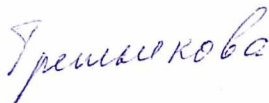
заведующая лабораторией биотехнологии и популяционной генетики Ботанического сада УрО РАН, кандидат биологических наук (по специальности 4.1.6 - Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация, озеленение, лесная пирология и таксация)



Ольга Евгеньевна Черепанова

Отзыв рассмотрен и утвержден на заседании Ученого Совета Ботанического сада УрО РАН «30» сентября 2026 г., протокол № 5.

Председатель Ученого Совета Ботанического сада УрО РАН, доктор биологических наук (03.02.08 – Экология (биологические науки), 03.02.01 – Ботаника), доцент



Алена Сергеевна Третьякова

