

## Отзыв

### официального оппонента на диссертационную работу

Моллаевой Малики Зулкарныевны «Репродуктивная изоляция и фенотипическая дифференциация популяций *Pinus sylvestris* L. на Центральном Кавказе (в пределах Кабардино-Балкарии)», представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 4.1.6 – Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация, озеленение, лесная пирология и таксация

**Актуальность темы исследований.** Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) (далее – сосна) – наиболее распространенный вид хвойных на Кавказе; является эдификатором лесных ценозов субальпийского пояса Центрального Кавказа. Между тем сведения о структуре популяций сосны на Кавказе носят фрагментарный характер. Актуальность темы подтверждается отсутствием объективных данных о репродуктивной изоляции, фенотипической дифференциации, морфологическом и генетическом разнообразии *P. sylvestris* в горных условиях Центрального Кавказа.

**Научная новизна** работы состоит в проведении комплексных популяционно-генетических исследований ценопопуляций сосны обыкновенной на Центральном Кавказе, получении новых научных данных о генетическом разнообразии разновысотных ценопопуляций сосны, выявлении генетических дистанций между ними на уровне локальных популяций, определении различий в морфологической изменчивости разновысотных ценопопуляций и представлении количественной оценки степени фенотипической репродуктивной изоляции деревьев в разновысотных выборках сосны в бассейне р. Баксан.

**Теоретическая значимость** работы заключается в возможности применения результатов исследования при изучении механизмов устойчивости функционирования лесов, в том числе в условиях глобального изменения климата и возрастающего уровня антропогенного пресса в регионе, а также в исследованиях биоразнообразия с учетом сукцессионных процессов развития лесных экосистем в условиях гор Кавказа.

**Практическая ценность** результатов исследований состоит в перспективности их использования в качестве научной основы при разработке мер по лесосеменному устройству, охране лесобразующих видов Кавказа, с учетом выявленных автором морфологических и генетических различий горных популяций сосны обыкновенной.

**Достоверность результатов** исследования обусловлена достаточным объемом экспериментальных данных, собранных и проанализированных с соблюдением требований используемых в работе методов и обработанных современными методами математической статистики. Основные положения и результаты диссертации были представлены на 10 конференциях разного уровня и отражены в 26 научных публикациях, в том числе 2 – в журналах, включенных в перечень периодических научных изданий ВАК Министерства образования и науки РФ и рекомендованных по научной специальности и 5 – в изданиях, индексируемых в международных базах научного цитирования Web of Science и Scopus.

**Авторство** соискателя не вызывает сомнений. Лично автором проведены выбор пунктов отбора выборок, сбор материала и его камеральная обработка,



анализ литературных данных по исследуемой проблеме, формулировка основных положений, выводов и практических рекомендаций, статистическая обработка, анализ и интерпретация полученных данных, написание публикаций (в том числе в соавторстве), подготовка рукописи диссертации. При участии автора был выполнен изоферментный анализ хвои и вегетативных почек сосны, анализ и интерпретация результатов анализа.

**Диссертация и автореферат оформлены** в соответствии с действующими требованиями. Материалы автореферата соответствуют основным положениям и выводам диссертации.

**Структура и объём диссертации.** Диссертационная работа изложена на 132 страницах, иллюстрирована 14 рисунками и 24 таблицами, включает введение, шесть глав, выводы, 6 приложений, список использованных источников, содержащий 167 работ, в том числе 19 на иностранных языках.

Во **введении** (стр. 3-7) показана актуальность темы исследований, представлены степень разработанности темы, цель и задачи исследования, научная новизна исследования, его теоретическая и практическая значимость, методология и методы исследования. Представлены основные положения, выносимые на защиту. Отражены свидетельства достоверности и обоснованности результатов, а также апробация последних.

**Первая глава «Краткая история изученности фенотипической и генетической структуры ценопопуляций сосны на Кавказе»** (стр. 8–18) является обзорной. В первом разделе главы «Таксономический статус сосны на Кавказе» приведен краткий обзор литературы, касающейся вопросов открытия и описания разновидностей сосны на территории Кавказа. На основании комплекса биохимических, генетических и фенотипических признаков автор, вслед за многими российскими исследователями, относит сосну, произрастающую на Центральном Кавказе, к системе вида *Pinus sylvestris* L.

Далее в главе представлены основные результаты изучения внутривидовой изменчивости хвойных видов. Автором приведен обзор литературы, касающейся фенологической репродуктивной изоляции как важнейшего фактора генетической и фенотипической изменчивости древесных растений. Освещены результаты работ отечественных и зарубежных исследователей, касающихся вопросов внутривидовой фенотипической изменчивости хвойных по признакам мужских и женских генеративных структур. В подразделе, посвященном анализу результатов изучения генетической структуры природных популяций, автор показывает огромную ценность, информативность и достоверность молекулярно-генетических методов исследования при изучении генетического разнообразия, филогенеза отдельных видов, а также генетической дифференциации разновысотных популяций хвойных.

Во **второй главе «Физико-географическая характеристика района исследования»** (стр. 19-28) рассмотрены вопросы происхождения сосны обыкновенной и формирования ее ареала на Кавказе. Согласно представленным данным, сосна является эдификатором хвойных лесов Центрального Кавказа, произрастает в широком диапазоне различных экологических условий Кавказа. Верхняя граница распространения сосны на Кавказе достигает верхней границы



леса (2800 м). Приведены также данные о климате, орографии, рельефе, гидрографии, почвенных условиях, растительности Центрального Кавказа.

**В третьей главе «Материал и методы исследования»** (стр. 29-40) приведена характеристика объектов исследования и методов. Согласно представленной автором информации, исследования были проведены на 14-ти пробных площадях. Пробные площади были заложены в природных ценопопуляциях сосны обыкновенной, произрастающих вдоль Баксанского ущелья, по боковым отрогам ущелья р. Баксан, в ущельях рек Чегем, Черек и Малка. В главе приводится краткое описание всех разновысотных пробных площадей. В главе также перечислены методологические принципы и дана характеристика методов исследования гидротермического режима воздуха, репродуктивной фенологической изоляции; методов фенотипического анализа природных популяций по признакам пыльцы, шишек, семян, хвои и аллозимного анализа вегетативных тканей.

**В четвертой главе «Генетическая структура и дифференциация ценопопуляций *Pinus sylvestris* L. в градиенте высот на Центральном Кавказе»** (стр. 41-46) представлены результаты геногеографического анализа популяций сосны Центрального Кавказа. Для исследуемых ценопопуляций сосны автором был показан как избыток, так и дефицит гетерозигот вне связи с высотой местопроизрастания. По уровням генетических дистанций ценопопуляции сосны различаются между собой на уровне субпопуляций и популяций. Автором были выявлены шестнадцать «редких» аллелей, наибольшее их число отмечено для высокогорной популяции Кыртык. Установлено, что самая высокогорная выборка Терскол наиболее генетически обособлена от других, однако на примере сравнения других выборок сосны было показано, что географическая отдаленность и горно-механическая изоляция не всегда приводят к существенным генетическим различиям. Несмотря на выявленные генетические различия между выборками сосны, изолированными горными хребтами, в целом ценопопуляции сосны на Центральном Кавказе характеризуются интенсивным обменом генами и высокой общностью их генофонда, что автор объясняет возможностью анемохорного и гидрохорного расселения семян сосны по берегам основных рек.

**В пятой главе Фенологическая репродуктивная изоляция разновысотных ценопопуляций (*Pinus sylvestris* L.) Центрального Кавказа (на примере Баксанского ущелья)** (стр. 47-55) приведены результаты изучения динамики развития генеративных органов сосны обыкновенной в разновысотных ценопопуляциях сосны обыкновенной в Баксанском ущелье и факторов репродуктивной изоляции. Автором показана зависимость сроков начала и продолжительности пыления от локальных условий произрастания древостоев, обусловленных высотой местности. Другим значимым фактором, определяющим скорость развития микро- и макростробилов, по данным автора, являются погодные условия конкретного года. Результаты исследования свидетельствуют о значимом влиянии температуры и влажности воздуха на динамику сезонного развития генеративных структур.

На основании рассчитанных индексов для всех сочетаний пар разновысотных выборок сосны обыкновенной автором была показана степень репродуктивной изоляции. Большой объем данных позволил автору сделать обоснованные и важные



выводы о вкладе различных факторов (высота мест произрастания, расстояние между выборками и наличие естественных механических барьеров (горных хребтов)) в репродуктивную изоляцию.

**В шестой главе «Морфологическая изменчивость генеративных и вегетативных органов сосны в высотном градиенте на Центральном Кавказе»** (стр. 56-99) представлены данные о зависимости качественных и количественных параметров генеративных и вегетативных органов сосны обыкновенной от условий мест произрастания.

Изменчивость мужской генеративной сферы автор оценивал по нескольким качественным и количественным показателям микростробилов и пыльцевых зерен. Показано преобладание желтопыльниковых особей в природных ценопопуляциях сосны обыкновенной Центрального Кавказа. Выявлена положительная корреляция доли краснопыльниковых деревьев с высотой мест их произрастания. При исследовании морфометрических параметров пыльцы сосны обыкновенной был показан разный вклад фактора высоты над уровнем моря, как совокупного комплекса факторов среды, на изменчивость показателей пыльцы желто- и краснопыльниковых форм сосны. По содержанию крахмала в пыльце и частоте аномальных пыльцевых зерен автор не выявил корреляции с высотой местности. Однако с увеличением высоты мест произрастания закономерно изменяется частота отдельных аномалий пыльцевого зерна.

Согласно представленным в диссертации данным, в разновысотных популяциях сосны обыкновенной на Центральном Кавказе доминируют особи с конусовидной формой шишек и крючковидным типом апофиза. Приведенные в тексте данные свидетельствуют о высокой степени фенотипической дифференциации выборок сосны по комплексу признаков шишек, но слабая степень фенотипической дифференциации выборок по комплексу морфологических признаков семян. Показан вклад высотного градиента, как комплекса факторов среды, в изменчивость параметров хвои и побегов. Автором определен вклад горно-механической, пространственной и фенологической изоляции в дифференциацию ценопопуляций сосны обыкновенной Баксанского ущелья.

#### **Вопросы и замечания:**

Отсутствуют названия осей на диаграммах (рис. 6.1; 6.7), размерность показателей (рис. 6.3; 6.8; 6.9) и список имен элементов данных диаграммы (показателей) (рис. 6.5; 6.9).

В тексте диссертации и во многих таблицах указан уровень  $p=0,005$ . Следует ли понимать это как опечатку и принять значение  $p$  равным (или менее)  $0,05$ , тем более что в таблице 6.15 есть прямые свидетельства этого?

При обсуждении вопроса о достоверности влияния факторов на исследуемые показатели автор приводит результаты корреляционного анализа, к примеру,  $r = 0,76$  при  $p=0,005$  (автор указывает на тесную связь) или  $r = 0,22$  при  $p=0,005$  (автор указывает на слабую корреляцию). Поясните, пожалуйста, на основании чего делается вывод о значимости или незначимости рассматриваемых вами факторов.

Не приведена статистика дискриминантного анализа (стр. 78) по комплексу фенотипических признаков шишек по высотным уровням и ущельям рек, которые

могли бы количественно характеризовать достоверность различий между выборками.

В главе о методах исследования и далее в тексте диссертации автор использует термин “пыление – «цветение»”, не поясняя его смысл. Вероятно, имеются в виду два разных процесса – вылет пыльцы и переход макростробилов в рецептивную фазу, которые в ряде случаев могут не совпадать по времени. Далее в тексте диссертации автор своими данными демонстрирует эти различия, которые могут достигать нескольких дней (рис. 5.1). Поэтому объединять эти процессы единым термином не стоило.

В тексте (стр. 49) имеется, вероятно, опечатка. «В 2016 г. на высоте 1500 м сроки сдвинулись на 10 дней, но пыление зафиксировано при более низкой температуре  $-8^{\circ}\text{C}$ ». Пыление сосны происходит при положительных среднесуточных температурах.

На рис. 6.2 приведены микрофотографии пыльцевых зерен. Отсутствие окрашивания пыльцы, отсутствие шкалы на микрофотографиях и несоблюдение масштаба при представлении рисунков не позволяют оценить размеры пыльцевого зерна, а также убедиться в том, что на рис. 4 изображена клетка с редукцией тела, а на рис. 7 – клетка с «гигантским» телом.

Вызывают сомнения результаты измерения размеров элементов пыльцевого зерна сосны (табл. 6.1, 6.2) – несколько выше таковых, характерных для вида в разных частях ее ареала. Поясните, пожалуйста, ваши результаты.

На рис. 6.3 приведены результаты определения качества пыльцы. На рисунке отсутствует нумерация представленных диаграмм; указаны некорректные названия оси ординат всех диаграмм. В тексте диссертации представлены три категории пыльцевых зерен: фертильные (тело заполнено крахмалом), условно фертильные (тело заполнено на  $1/3$ – $2/3$ ), стерильные («пустые»). Следовательно, по сумме они должны составить 100%. Между тем, суммируя данные диаграмм, например, для выборки 4 получаем примерно 64% ( $30+26+8$ ). Что представляют собой остальные 36% пыльцевые зерна?

В главе 6 автор делает вывод «наблюдаемое в выборках увеличение числа воздушных мешков пыльцы ... способствует улучшению ее летательной способности (“парусности”», как адаптивной реакции *P. sylvestris* на условия произрастания» и, далее, «Присутствие в высокогорных ценопопуляциях (Адыр-Су, Джантуган, Чегет и Терскол) “гигантского тела” пыльцевого зерна, вероятно, обусловлено адаптацией сосны к экстремальным условиям и необходимостью увеличения объема питательных веществ клетки» (с. 67). Указанные автором грубые нарушения строения пыльцы сосны с высокой вероятностью являются проявлениями генетических нарушений, возникших в период микроспорогенеза или даже ранее, и вряд ли могут считаться адаптациями.

#### **Общее заключение по диссертации**

Диссертация Моллаевой М.З. представляет собой законченное цельное научное исследование. Указанные в отзыве замечания не снижают теоретической и практической значимости диссертационной работы.

Работа базируется на большом объеме данных. Обработка результатов исследования проведена с применением адекватных статистических методов.



Диссертация написана грамотным понятным языком. По теме диссертации автором опубликовано 26 научных публикаций, в том числе 2 – в журналах, рекомендованных ВАК, и 5 – в изданиях, индексируемых в международных базах научного цитирования Web of Science и Scopus. В опубликованных работах достаточно полно отражено содержание диссертации. Основные результаты исследования прошли апробацию также на научных и научно-практических конференциях разного уровня. Автореферат соответствует содержанию диссертации. Выполненная работа в полной мере соответствует заявленной научной специальности.

Актуальность научной темы, степень ее проработки, объем материала, теоретическая и практическая значимость выполненных исследований свидетельствуют о соответствии диссертационной работы «Репродуктивная изоляция и фенотипическая дифференциация популяций *Pinus sylvestris* L. на Центральном Кавказе (в пределах Кабардино-Балкарии)» требованиям пунктов 9-14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации № 842 от 24.09.2013. Автор работы Моллаева Малика Зулкарныевна заслуживает присуждения ей ученой степени кандидата биологических наук по научной специальности – 4.1.6 Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация, озеленение, лесная пирология и таксация.

Официальный оппонент:

Кандидат биологических наук по специальности 03.00.16 – экология, доцент, старший научный сотрудник лаборатории экологии техногенных растительных сообществ

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

Адрес организации: 620144 г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202а. Тел.: 8 343 210-38-59. E-mail: [common@botgard.uran.ru](mailto:common@botgard.uran.ru)

Махнева Светлана Георгиевна

05.09.2023

