

«УТВЕРЖДАЮ»

Директор Федерального государственного  
бюджетного учреждения науки

Институт природных ресурсов, экологии и криологии  
Сибирского отделения Российской академии наук

к. г. н. И.Е. Михеев

«16» Июня 2024 г.

## ОТЗЫВ

ведущей организации

Федерального государственного бюджетного учреждения науки

Институт природных ресурсов, экологии и криологии

Сибирского отделения Российской академии наук

на диссертационную работу Аверьянова Алексея Сергеевича на тему «Особенности внутривидовой изменчивости лиственницы сибирской в различных экологических условиях Сибири» по специальности 4.1.6. – «Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация, озеленение, лесная пирология и таксация»

### Актуальность темы исследования

Исследование внутривидовой изменчивости хвойных важно для познания процессов их микроэволюции и адаптации, а также для обеспечения научных основ практической селекции, интродукции, решения природоохранных задач.

Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) – экологически пластичный вид, ареал которого простирается в Сибири от редколесий в лесотундре до островных насаждений в сухой степи. Широкая экологическая ниша вида обеспечивается значительным внутривидовым разнообразием, которое может быть диагностировано по признакам генеративных и вегетативных органов деревьев – женских шишечек, пыльцы, семян, хвои, а также сохранности и росту их семенного потомства. Особенно актуальными являются исследования внутривидового разнообразия лиственницы сибирской в связи с ухудшением ее репродуктивного потенциала вследствие изменений климата, происходящих в последние годы в Сибири.

**Научная новизна.** Впервые для лиственницы сибирской в различных условиях произрастания Сибири установлены адаптивно- и селекционно-значимые признаки внутривидовых форм, морфотипов и экотипов деревьев и выявлены специфические особенности их семенного потомства. Получены материалы о характере и закономерностях

межпопуляционной и индивидуальной изменчивости женских и мужских генеративных и вегетативных органов: а) дана оценка морфологических признаков женских шишек в связи с условиями произрастания и формовой особенностью деревьев; б) диагностированы особенности качества семян и развития семенного потомства внутривидовых форм, экотипов и морфотипов из экологически контрастных местопроизрастаний Сибири; в) исследованы морфометрические параметры пыльцы и нарушения ее развития у внутривидовых форм и морфотипов из различных экотопов Сибири; прослежено влияние условий произрастания на изменчивость признаков пыльцевых зерен; г) выявлены морфометрические параметры хвои внутривидовых форм. Даны оценка адаптивного и селекционного значения диагностированных признаков внутривидовых форм, экотипов и морфотипов лиственницы сибирской, произрастающих в различных экотопах Сибири.

#### **Наиболее существенные научные результаты, полученные лично соискателем**

В первой главе приведена систематика рода *Larix*. Приводятся ссылки на публикации, имеющие большое значение в познании рода, основных его видов, а также исследований, определявших в том или другом плане направление дальнейших работ. Рассматриваются эколого-биологические особенности лиственницы, изменчивость генеративных органов, включая развитие мужских репродуктивных структур, особенности пыльцы, окраску микростробилов. При рассмотрении особенностей морфологических признаков женских генеративных органов указываются особенности развития шишки, семеношения, морфологии шишек (длина, ширина, форма), семенных чешуй (число, форма, форма края чешуй, опущенность, цвет), а также семян (размер, качество, масса, энергия прорастания, всхожесть, полнозернистость). Даётся анализ литературы по изменчивости вегетативных органов лиственницы. В частности, показаны особенности молодых побегов, корневой системы, формы ствола, кроны (форма, протяженность, ширина), хвои (длина, число хвоинок в пучке). В заключение главы приводится информация из литературных источников по искусенному выращиванию, созданию культур лиственницы. Обзор литературы выполнен соискателем подробно и основательно, занимает значительную часть объема диссертационной работы.

Во второй главе приведены объекты и методика исследований. Объектами исследований были ценопопуляции лиственницы сибирской, произрастающие в пяти экотопах Сибири (Томская область, окрестности г. Красноярск, Республика Хакасия, Алтайский край, окрестности г. Норильск).

Лиственница из Томской области представлена двумя ценопопуляциями, произрастающими на торфяном евтрофном болоте и прилегающем к нему супесчаном

суходоле. Ценопопуляция из окрестностей г. Красноярск представляет собой искусственное насаждение.

В Республике Хакасия исследованы три ценопопуляции: естественные, сухой степи и предгорий восточного макросклона Кузнецкого Алатау. Исследованиями охвачены 4 происхождения лиственницы: редкостойный лиственничник кустарниково-разнотравный на оstepненных склонах юго-западной экспозиции, редкостойный лиственничник злаково-разнотравный на предгорной равнине восточного макросклона Кузнецкого Алатау, редкостойный лиственничник кустарниково-разнотравный на первой надпойменной террасе р. Тунгужуль и елово-лиственничное редколесье разнотравно-кустарничково-зеленошное на криогенном торфянике в пойме р. Тунгужуль.

Ключевые участки отобраны в соответствии с их эколого-климатической контрастностью и подразделяются на подтаежный (Академгородок), степной, предгорные и предгорный болотный.

В Алтайском крае, в предгорном районе, исследована лесостепная ценопопуляция лиственницы сибирской. В окрестностях г. Норильск исследована ценопопуляции редколесий тундрового типа.

Далее в главе приводятся методы исследований морфологии женских шишек, массы, энергии прорастания и лабораторной всхожести семян, грунтовой всхожести семян, сохранности и роста сеянцев, использования сеянцев в озеленительных посадках г. Красноярск, а также методика изучения морфологии пыльцевых зерен и аномалии пыльцы, изменчивости морфологических признаков хвои, статистической обработки данных.

В ходе отбора для исследования морфологии женских шишек были сформированы следующие выборки: общепопуляционные – Алтайская лесостепная ценопопуляция (Республика Алтай, Чемальский район); степные ценопопуляции склонов Кузнецкого Алатау в Хакасии (Ширинский район); индивидуальные, включающие внутривидовые формы деревьев – красношишечную, розовошишечную и зеленошишечную (искусственные насаждения в черте г. Красноярск, микрорайон Академгородок). Для сравнения использовались данные, полученные ранее другими авторами по шишкам суходольных и прилегающих к ним болотным ценопопуляциям южно-таежной подзоны Западной Сибири (Томская область, Томский район). Исследование массы, энергии прорастания и лабораторной всхожести семян проводили по образцам семян форм лиственницы сибирской из естественной ценопопуляции лесостепных предгорий Кузнецкого Алатау на территории Республики Хакасия. Было сформировано 15 выборок семян: одна общепопуляционная и 14 индивидуальных. Последние включали как типичные по морфологии деревья, так и редкие или аномальные формы деревьев, отличающиеся по

габитусу и строению женских шишек. Полученные данные были сопоставлены с качеством исследованных ранее другими авторами семян лесоболотного и лесотундрового происхождений, участвовавших в посевном эксперименте.

Грунтовая всхожесть семян, семян лиственницы сибирской из экологически контрастных происхождений Сибири, сохранность и рост сеянцев исследованы на опытном участке ИЛ СО РАН в Академгородке г. Красноярск в течение 4 лет. Всего было сформировано 12 выборок семян: 5 экотипических популяционных, 7 морфотипических индивидуальных, тичной формы; четырех форм, отличающихся морфологическими особенностями шишек.

Сбор образцов пыльцы проводился в искусственных посадках в городской черте г. Красноярск, в степной ценопопуляции Ширинской степи и лесостепных предгорий Кузнецкого Алатау. Ключевые участки (происхождения) отобраны в соответствии с их эколого-климатической контрастностью, подразделяясь на подтаежный, степной, предгорные и предгорный болотный. При сборе образцов пыльцы лиственницы были сформированы выборки: деревья типичной формы; внутривидовые формы деревьев, дифференцированные по окраске кроющих чешуй молодых женских шишек, формы, выделенные по размерам шишек – мелкошишечная, крупношишечная.

Для определения внутриформовой изменчивости длины хвои и числа хвоинок в пучке были отобраны образцы с трех форм деревьев с разной окраской молодых шишек. Отбор проводился в искусственные насаждения лиственницы сибирской, в городской черте г. Красноярск.

*В третьей главе* приведены результаты исследований по изменчивости морфологических признаков шишек и семенных чешуй. Установлено, что экотипы лиственницы (степной, лесостепной, болотный, суходольный) имеют достоверные различия размера шишек, ширины и числа семенных чешуй. Минимальные показатели размера шишек, ширины и числа семенных чешуй – у деревьев степного экотипа (Хакасия), промежуточные – у лесостепного экотипа (Алтай). В южно-таежной подзоне Западной Сибири сформировались насаждения лиственницы сибирской (болотный и суходольный экотипы) с преобладанием крупношишечных и крупночешуйных деревьев в структуре ценопопуляций. Увеличение размеров шишек у деревьев, произрастающих в южно-таежной подзоне Томской области с большей долей вероятности объясняется возможными гибридизационными процессами лиственниц сибирской и Сукачева, происходящими в этом районе ареала. В то же время, форма края семенной чешуи лиственницы наименее зависит от экологических условий. Во всех ценопопуляциях доминируют деревья с округлой формой семенной чешуи.

Установлено также, что минимальные показатели размера шишек и числа семенных чешуй выявлены у деревьев зеленошишечной формы; промежуточные показатели – у деревьев розовошишечной формы, и наибольшие показатели – у деревьев красношишечной формы.

В четвертой главе рассматривается внутривидовая изменчивость массы и посевных качеств семян лиственницы. Установлено, что масса, энергия прорастания и всхожесть семян у различных экотипов лиственницы варьируют в широком диапазоне значений. Эти же показатели у различных форм и морфотипов степной ценопопуляции лиственницы свидетельствуют о высокой индивидуальной изменчивости качества семян деревьев. Максимально высокие показатели массы семян, их энергии прорастания и всхожести отмечены у деревьев, входящих в группу типичных форм. Низкими показателями и их высокой вариабельностью в основном характеризуются редкие и аномальные формы деревьев. Минимальные показатели качества семян характерны для среднепопуляционной выборки семян. Масса и посевные качества семян оказались существенно ниже у степного экотипа Хакасии и лесотундрового экотипа г. Норильск по сравнению с суходольным и болотным экотипами из Томской области. Объясняется это возможной разницей экологических условий произрастания степных и южнотаежных ценопопуляций лиственницы сибирской, а также фактором гибридизации с лиственицей Сукачева в Западной Сибири.

В пятой главе изложен материал исследований по грунтовой всхожести, сохранности и росту сеянцев в экспериментальных посевах. Установлено, что основные закономерности внутривидовой изменчивости качества семян проявляются в первые два года посевного эксперимента. Из семян лесотундрового происхождения формируются единичные ослабленные сеянцы, которые погибают в 1-й год эксперимента. Семена лесоболотного происхождения характеризовались постепенным увеличением числа всходов и более высокой сохранностью сеянцев в течение всего 1-го года роста, с относительно плавным их отпадом на протяжении последующих лет. Семенам лесостепного происхождения в 1-й год эксперимента были свойственны ускоренное прорастание и высокий начальный прирост сеянцев, при их низкой итоговой сохранности. Грунтовая всхожесть семян, динамика прироста сеянцев и их итоговая сохранность характеризуются более высокими значениями у типичной формы деревьев по сравнению с внутривидовыми формами с особенностями морфологии шишек (крупношишечной, с нераскрывающимися шишками) и габитуса (кустовидной). Динамика прироста и сохранность сеянцев соответствуют показателям грунтовой и лабораторной всхожести семян и их массы. Максимальные значения их параметров выявлены в происхождениях

растений из более оптимальных суходольного и лесостепного экотопов, а также у типичной формы деревьев.

*В шестой главе* рассматриваются морфометрические параметры пыльцевых зерен и нарушения пыльцы лиственницы. Установлено, что у красношишечных форм деревьев формируются достоверно более крупные пыльцевые зерна и образуется меньшее количество нарушенной пыльцы, чем у зеленошишечной формы. Специфика крупношишечных форм деревьев лиственницы проявляется в продуцировании достоверно более крупной пыльцы по сравнению с особями с мелкими по размеру шишками. У крупношишечных и мелкошишечных форм деревьев пыльцевые зерна с нарушениями развития встречаются чаще, чем у типичных особей. Молодые 30-летние деревья лиственницы сибирской характеризуются достоверно более мелкой пыльцой, чем особи старших возрастов. У заселенных лиственничной почковой галлицей деревьев выявлено изменение соотношения классов формы пыльцы. На морфометрические показатели пыльцы лиственницы влияют эколого-климатические условия места произрастания. Неблагоприятный температурный режим корнеобитаемого слоя торфяных креозолов в болотном экотопе, по всей вероятности, оказывает влияние на уменьшение размера пыльцы лиственницы и существенное возрастание числа нарушений ее развития. В степном экотопе условия засушливого климата и значительные колебания сезонных и суточных температур могут обуславливать увеличение количества нарушенной пыльцы.

*В седьмой главе* дана информация по изменчивости признаков вегетативных органов лиственницы сибирской на территории г. Красноярск. Установлены достоверные различия по количеству хвои и длине хвои у зелено-, красно- и розовошишечных форм лиственницы сибирской. Уровень изменчивости количества хвоинок в пучке и длины хвои достоверно варьирует по годам от среднего до повышенного уровня. Наблюдалась устойчивая тенденция красношишечной формы к продуцированию меньшего количества хвоинок в пучке, а также их меньшая изменчивость по данному признаку, в сравнении с другими формами. Также красношишечная форма имела достоверно наименьшие значения среднегодичной длины хвоинок и количества хвоинок в пучке.

В конце диссертации представлены выводы, которые соответствуют полученным результатам исследований.

**Обоснованность и достоверность научных положений, выводов и рекомендаций соискателя, сформулированных в диссертации.**

Диссертация Аверьянова А.С. является законченным научным исследованием. Тема диссертации, её содержание, цель, задачи логически увязаны между собой. Содержание пунктов научной новизны соответствует заявленной специальности. Научные положения,

выводы и рекомендации, сформулированные в диссертации, обоснованы теоретическими решениями и экспериментальными данными, полученными в работе, базируются на строго доказанных выводах и прошли апробацию.

Материалы работы докладывались на ряде всеросийских и международных конференций. Доклады автора отмечались грамотой и награждались дипломом. Обоснованность положений и выводов доказывается объемом источников в списке литературы (244 позиции, в том числе статьи с участием соискателя). По материалам исследования опубликовано 18 работ, в том числе 2 статьи в журналах из списка, рекомендованного ВАК РФ для кандидатских диссертаций (третья статья принята в печать и будет помещена в I номер «Сибирского лесного журнала» за 2024 г.). Работа выполнена в Институте леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН. Все исследования по теме диссертации осуществлялись автором или при его непосредственном участии, в том числе сбор данных, их анализ, обобщение и интерпретация.

**Теоретическое и практическое значение.** Результаты проведенных исследований могут быть использованы для дальнейшего уточнения внутривидовой систематики рода *Larix*. Полученные данные могут применяться при разработке программ экологического мониторинга, охраны природных популяций лиственницы, выделения их в качестве генетических резерватов (включая редкие и аномальные формы деревьев) в различных регионах Сибири. Данные по экотопической и формовой дифференциации, качеству семян лиственницы сибирской могут использоваться при составлении рекомендаций по проведению селекционных, лесоводственных и лесокультурных мероприятий. Сеянцы экотипов лиственницы сибирской, полученные в ходе посевного эксперимента, после его завершения были использованы для озеленения территории микрорайона Академгородка г. Красноярск и дальнейшего наблюдения за их ростом.

#### **Замечания по содержанию и оформлению работы.**

1. Материал второй главы «Объекты и методы исследований» воспринимается с трудом. Нет объяснения, почему выбраны те или иные насаждения, также непонятно, зачем для исследования выбраны искусственные посадки лиственницы, тем более, с неясным из приведенной работы происхождением.
2. Описанные во второй главе виды исследований проводились на разных объектах, что затрудняет восприятие материала главы. Если бы текст по видам и объектам исследований был также организован и в табличной форме, то это облегчило бы восприятие и понимание последующего экспериментального материала.
3. Главы работы с экспериментальными данными хорошо иллюстрированы и проанализированы, однако в главе 5 сложно оценить роль соискателя в выполнении

исследований. Приводятся ссылки на статьи, в которых участие автора не прослеживается.

4. В пятой главе представлены интересные выводы. Однако они, на наш взгляд, достоверны для экспериментального участка в Академгородке. При испытании сеянцев в местах происхождения семян, результаты для местных климатипов могут оказаться иными. Соответственно, здесь желательна оговорка.
5. В пятой главе имеются ссылки на литературные источники, которые в списке литературы не представлены, например, Владимирова, Дмитриева, 2000.

Высказанные замечания имеют частный характер и не умаляют достоинств диссертации, не снижают общей научной и практической значимости предоставленной работы.

#### **Соответствие работы требованиям, предъявляемым к диссертации**

Диссертационная работа А.С. Аверьянова соответствует требованиям п. 9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата наук, а ее автор заслуживает присуждения искомой ученой степени.

Отзыв утвержден на заседании Ученого совета

Протокол № 4 от « 06 » июня 2024 г.

С. н. с. лаборатории географии  
и регионального природопользования  
ФГБУН «Институт природных ресурсов,  
экологии и криологии СО РАН»

к.б.н. В.П. Макаров

672014, Забайкальский край, г. Чита, ул. Недорезова, 16а

Тел.: 8 (3022) 20-61-97

E-mail: inrec.sbras@mail.ru

Подпись Макарова Владимира Петровича удостоверяю:

Ведущий специалист ОК ИПРЭК СО РАН

« 06 » июня 2024 г.

Бусев С. Г.

