

**ОТЗЫВ официального оппонента**  
**на диссертацию на соискание ученой степени**  
**кандидата биологических наук Эль Елены Сергеевны**  
**на тему: «Структура и развитие побеговых систем и репродуктивных**  
**органов у ключевых представителей порядков Nymphaeales и**  
**Ceratophyllales»**  
**по специальности 1.5.9 – «Ботаника»**

Работа **ЭЛЬ Елены Сергеевны** посвящена сравнительно-морфологическим исследованиям водных растений из базальных клад Покрытосеменных растений – порядка Nymphales и Ceratophyllales – обладающих уникальными особенностями органотаксиса и строения цветка. Эти исследования позволяют пролить свет на морфологическую эволюцию архаичных Покрытосеменных и сопоставить структурную организацию растительного организма с более продвинутыми группами цветковых растений. Исследования проведены в рамках активно развивающегося направления ботанической науки Evo-Devo, и поэтому избранную тему, цели и задачи исследования следует признать **актуальными**.

Методологической основой диссертационной работы Е.С. Эль были современные сравнительно-морфологические исследования и использованием сканирующей электронной микроскопии, дополненной методом серийных срезов на световом уровне. Особенно удачным следует признать оригинальное представление данных по органотаксису в виде диаграмм-разверток. Данные представлены в виде многочисленных фотографий и схем, подробно описаны в тексте работы, проведена статистическая обработка, что говорит о несомненной **достоверности** полученных результатов.

В работе Е.С. Эль впервые проведен подробный анализ органотаксиса и изучено развитие генеративных органов у Nymphaeaceae. Найдены случаи образования коллатеральных почек, дополнительных базальных чешуй в

основании цветоносов, что позволило автору убедительно доказать моноподиальный характер нарастания корневищ у рода *Nuphar*. Кроме того, для *Nuphar* предложена новая интерпретация расположения пяти чашелистиков у в двух кругах, а не в одном пентамерном круге. Полученные данные позволяют по-новому интерпретировать строение цветка у некоторых ископаемых объектов. Для *Nuphar pumila* впервые показана возможность образования дополнительного круга плодолистиков в гинецее. У *Ceratophyllum* на уровне сканирующей электронной микроскопии впервые изучены особенности развития вегетативных и репродуктивных органов, что позволило по-новому интерпретировать строение побеговых систем и положение завязи у *Ceratophyllum*. Таким образом, **новизна** полученных данных и выдвинутых на их основе гипотез не вызывает сомнений.

По теме диссертации опубликовано 4 статьи в ведущих рецензируемых журналах по специальности. Работа апробирована на отечественных и международных конференциях. Автореферат в полной мере отражает содержание диссертационной работы.

Диссертационная работа Е.С. Эль содержит 182 страницы и построена по традиционному принципу: после Введения (10 стр.), следуют Обзор литературы (16 стр.), Материалы и методы (3 стр.), Результаты (86 стр.), Обсуждение результатов (41 стр.), Заключение и Выводы. Каждый из разделов подразделен в соответствии с изучаемыми объектами на две части: посвященные Nymphales и Ceratophyllales. Список цитированной литературы содержит 270 источников, из них 48 на русском и 222 на иностранных языках. Рукопись включает 3 таблицы и 48 рисунков.

Исследование посвящено растениям с необычной морфологией. В частности, для Nymphaeaceae характерно расположение цветков, вписывающееся в спираль филлотаксиса корневищ, но при этом без заметных кроющих листьев. В связи с чем выдвигались гипотезы о нарушении принципа гемаксиллярной структуры для корневищ. У Nymphaeaceae сильно выражено апикальное доминирование: боковые побеги

могут развиваться в пазухах некоторых (не всех!) листьев. Даже при искусственном разрезании корневища на части не происходит снятия апикального доминирования. Для *Ceratophyllum* характерно отсутствие корневой системы, необычное строение генеративных органов и положение боковых почек в верхней части. Безусловно, исследование столь необычных растений вносит существенный вклад в наше понимание морфологии этих растений.

Для исследования характерно строгое методическое построение: начиная с общей органографии и изучения строения вегетативной сферы растения автор переходит к расположению цветков (или генеративных единиц), а затем к строению и динамике развития самого цветка. В случаях, нуждающихся в объемной реконструкции структур и их анатомического строения применен довольно трудоемкий метод серийных срезов.

Вкратце остановлюсь на наиболее интересных результатах.

В ходе исследования гемаксиллярное строение у *Nymphales* было подтверждено. Обнаружение примордиев чешуй в абаксиальном положении при основании цветоносов у *Nuphar* может быть интерпретировано как конгенитальное срастание кроющего листа и цветоножки, что подтверждает выдвинутую соискателем гипотезу о боковой природе цветка у данного таксона. Можно было бы обсуждать морфологический ряд от развитого к абортированному и в дальнейшем абластированному кроющему листу *sensu* Eichler (1875). Аналогичное явление наблюдается и у некоторых других цветковых, например, у *Amaryllidaceae*.

Заслуживает особого внимания идея диссертанта о том, что чашелистики у *Nuphar* расположены не в одном, а в двух кругах. Этому выводу предшествует подробный анализ углов дивергенции между органами цветка (рис. 8), основанный на статистически достоверных данных. Автор объективно анализирует конкурирующие гипотезы, что позволяет сделать однозначные выводы.

Интерпретация расположения тычинок в цветках *Nuphar* проведено в рамках гипотезы о спиральном органотаксисе с анализом числа контактных парастих. Более адекватным представляется анализ с точки зрения заполнения примордиями свободного морфогенетического пространства цветка. Этот подход позволил бы объяснить «удвоения» тычинок, искривление ортостих и изменение в числе контактных парастих (рис. 13 и 14). В рамках подхода свободного морфогенетического пространства расположение тычинок действительно должно оказаться полиморфным признаком, варьирующим между крайне своеобразным спиральным и циклическим органотаксисом.

Для *Ceratophyllum* было убедительно показано ложномутовчатое строение узла. Часть долей интерпретировано как части единого рассеченного листа, что подтверждается данными о расположении боковых почек и генеративных единиц.

Обнаружение дополнительного выроста на верхушке завязи в женских генеративных единицах позволило диссертанту выдвинуть гипотезу о нижней завязи и установить, что в состав женские генеративных единиц входят псевдомономерные нижние завязи. Отмечу, что при этом обнаруженное в работе расщепление дорзального выроста можно рассматривать как тенденцию к расщеплению на доли всех листьев *Ceratophyllum*.

Выводы в должной мере обоснованы и логично вытекают из полученных в диссертационной работе данных. Работа написана хорошим литературным языком, легко читается. При выполнении работы личный вклад автора следует признать весьма существенным.

Тем не менее, хотелось бы высказать отдельные замечания и вопросы к диссертационной работе.

1. В Обзоре литературы было бы целесообразным привести рисунки и схемы по морфологии обсуждаемых объектов, что облегчило бы восприятие текста этого раздела. Многие из обсуждаемых явлений

становятся понятными только после рассмотрения раздела Результаты.

2. Методы математического моделирования органотаксиса упоминаются в работе лишь вскользь, хотя интерпретация вариабельности расположения тычинок в цветках *Nuphar* было бы логично интерпретировать с помощью этих методов.
3. В работе упоминается, что спираль филлотаксиса у *Nuphar* может быть как правозакрученной, так и левозакрученной. Остается открытым вопрос, насколько этот признак представлен в естественных популяциях.
4. При описании ветвления *Ceratophyllum* не хватает данных на какой глубине происходит ветвление этого растения.
5. Положение верхней части побега *Ceratophyllum* относительно вектора силы тяжести / поверхности воды – безусловно, важная физиологическая характеристика. К сожалению, интерпретация данных по ветвлению *Ceratophyllum* выглядит несколько умозрительно без данных по положению побегов относительно поверхности воды, хотя трудно представить другую более продуктивную идею для интерпретации.

Вместе с тем, указанные замечания не умаляют значимости диссертационного исследования. Диссертация Е.С. Эль «Структура и развитие побеговых систем и репродуктивных органов у ключевых представителей порядков Nymphaeales и Ceratophyllales» отвечает требованиям, установленным Московским государственным университетом имени М.В.Ломоносова к работам подобного рода. Содержание диссертации соответствует паспорту специальности 1.5.9 – «ботаника» (по биологическим наукам), а также критериям, определенным пп. 2.1-2.5 Положения о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова, а также оформлена, согласно приложениям № 5, 6

Положения о диссертационном совете Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Таким образом, соискатель **ЭЛЬ Елена Сергеевна** заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9 – «ботаника».

Официальный оппонент:

доктор биологических наук,  
директор НОЦ – Ботанический сад Петра I биологического факультета  
ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени  
М.В.Ломоносова»

ЧУБ Владимир Викторович

*подпись*

10 мая 2023 г.

Контактные данные:

тел.: \_\_\_\_\_, e-mail: \_\_\_\_\_

Специальность, по которой официальным оппонентом  
защищена диссертация:

03.00.12 – физиология растений

03.00.05 – ботаника

Адрес места работы:

119234, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический  
факультет МГУ, НОЦ – Ботанический сад Петра I  
Тел.: +7(495)939 34 77; e-mail: info-bg.msu@yandex.ru

Подпись сотрудника .....

директора НОЦ – Ботанический сад Петра I В.В. Чуба удостоверяю:

руководитель/кадровый работник

/ \_\_\_\_\_ /

дата