

ОТЗЫВ официального оппонента
о диссертации 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»

Актуальность избранной темы. Не смотря на то, что происхождение цветковых растений находится в центре внимания ботаников в течение длительного времени, многие вопросы, как справедливо замечено диссертантом, до настоящего времени не изучены. Прежде всего это – недостаток данных по морфологии и особенностям ранних этапов развития вегетативных побегов и их систем, репродуктивных структур, комплексного анализа полученных данных, особенно у архаичных групп покрытосеменных. Поэтому изучение указанных особенностей с позиций филлотаксиса у растений двух не связанных сестринскими отношениями архаичных родов *Nuphar* и *Ceratophyllum*, вне сомнения, **актуально и своевременно.**

Основное содержание диссертации. Диссертационная работа изложена на 182 страницах, включает введение, обзор литературы, описание материалов и методов, результаты исследования и их обсуждение, заключение, выводы, список литературы: 270 источников, из них более 220 на иностранных языках.

Во введении традиционно обоснована актуальность, обозначены цель и задачи исследования, указаны научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы, методология и методы, положения, выносимые на защиту, апробация материалов и личный вклад автора.

Глава 1 содержит критический обзор литературы по теме исследования. В ней автор кратко, чётко, лаконично и осознанно критически изложила имеющиеся сведения об особенностях побеговых систем и репродуктивных

органов у представителей порядков Nymphaeales и Ceratophyllales с учётом позиций разных авторов и сложностей выполнения работ, что свидетельствует о высоких компетенциях исследователя.

В главе 2 изложена методология и методы, обозначены объекты исследования и особенности его выполнения. Используемый автором метод построения диаграмм-развёрток обеспечил визуализацию результатов.

Глава 3 посвящена результатам исследования. В первой части последовательно изложены особенности морфологии и органогенеза *Nuphar*: расположение листьев и цветков как членов единой генетической спирали; формирование несущей цветков оси и заложение его частей; специфика заложения органов на апексе побега и морфогенеза цветка у двух видов рода.

Поражают своей оригинальностью документированные данные о морфогенезе *Ceratophyllum*: от особенностей органогенеза до выяснения общего плана развития репродуктивных единиц и специфики их у 3 видов.

Материал сопровождается многочисленными (48) качественными фотографиями и рисунками, что не позволяет усомниться в достоверности и точности интерпретации полученных данных.

В главе 4 автор обсуждает результаты исследования с позиций известных данных. Обосновано представление о направлении генетической спирали филлотаксиса главного побега *Nuphar*, его сохранение при ветвлении, возможность достоверного выявления особей одного клона. Убедительно показана боковая природа репродуктивной единицы *Nuphar* и её побеговое происхождение как редуцированного до одного цветка соцветия, что не редко у водных трав.

Импонируют рассуждения о ветвлении корневищ *Nuphar*, но эти процессы интересно было бы соотнести с действием внешних факторов, а именно: возможностей расположения крупных листьев на поверхности водоёма. Может быть, редукция ветвления, как и редукция пазушных почек вторичны и возникли из-за ограниченности поверхности субстрата и конкуренции крупных корневищ в пределах одной особи и клона и

компенсирована запасом питательных веществ в них, как и формированием листьев с крупными листовыми пластинками, обеспечивающими необходимую для успешной репродукции и развития площадь ассимилирующей поверхности?

Отдельно обсуждены особенности формирования всех частей цветка *Nuphar*, роль эндогенных и экзогенных факторов в его развитии, доказана лабильность их развития, обосновано определение цветка, как циклического с нецелой мерностью.

Особая часть главы посвящена интерпретации расположения боковых побегов и репродуктивных единиц у видов *Ceratophyllum*, где обоснованы накрест-супротивный тип филлотаксиса, наличие сериальных почек и обусловленная этими особенностями специфика расположения боковых органов. Убедительно представлена трактовка гинцея роголистника как редуцированного немономерного синкарпного.

В заключение автор обсуждает единые особенности *Nuphar* и *Ceratophyllum*: кажущееся отклонение от геммаксилярности, формирование добавочных почек и коллатеральных и сериальных пазушных комплексов, морфологические преобразования комплекса «кроющий лист + пазушная почка», что вновь подтвердило адаптивность перечисленных структур у водных трав. Кроме того – границы цветка в пределах репродуктивной единицы. Убедительно показана редукция цветка в составе простого соцветия с цветорасположением в виде интеркалярного фрондозного соцветия при формировании обоих типов репродуктивных единиц: у женской, видимо, до единственного пестика, а у мужской – до одной тычинки – со специфичной последовательностью в развитии мужских и женских репродуктивных единиц при неограниченном моноподиальном нарастании оси побега и спецификой водного опыления роголистников. Определены стабильные и варьирующие признаки числа и расположения органов в репродуктивных структурах изученных родов растений.

Заключение содержит итоги работы и проблемы для будущих исследований, возникших при её выполнении.

В выводах сформулированы выявленные особенности в формировании побеговых систем и репродуктивных единиц *Nuphar* и *Ceratophyllum*.

Вышесказанное демонстрирует многогранность исследования автора, способность к проведению комплексных работ на современном уровне, умение сопоставить и интерпретировать собственные данные с известными. Цель диссертационной работы достигнута, поставленные задачи реализованы.

Новизна исследования и результатов. Благодаря современным методам исследования органогенеза побегов и репродуктивных структур автором 1) документально подтверждено моноподиальное нарастание корневищ и моноподиальная розеточная модель побегообразования, латеральная природа репродуктивных единиц *Nuphar*; 2) установлено наличие коллатеральных у *Nuphar* и сериальных у *Ceratophyllum* почек, типичных для многих видов водных и прибрежно-водных трав; 3) получены новые доказательства отсутствия пентамерии в цветках древнейших покрытосеменных. Полученные документированные данные о структуре репродуктивных органов: образование второго круга плодолистиков в гинецее *Nuphar* и нижней завязи у *Ceratophyllum* – подтверждают теоретические представления об эволюционных изменениях цветка в ходе эволюции от спирального к круговому, от верхней завязи к нижней.

Достоверность и степень обоснованности научных положений, выводов и рекомендаций автора.

Исследование проводилось с 2009 г. и поэтапно включало изучение побеговых систем на макроморфологическом уровне и далее путём сканирующей электронной микроскопии. Анатомическое строение цветков изучено на сериях микротомных срезов. Количественные данные обработаны. Для анализа расположения частей цветка у *Nuphar* и боковых структур у побегов *Ceratophyllum* использован оригинальный метод построения

диаграмм-развёрток. В работе присутствуют многочисленные фотографии и схемы, документально подтверждающие полученные данные.

Результаты диссертационной работы доложены на 5 научных конференциях и заседаниях; опубликованы в 4 статьях рецензируемых журналов, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности 1.5.9 – Ботаника, а также тезисы докладов трёх конференций. Вышесказанное свидетельствует о *достоверности и обоснованности научных рекомендаций, положений и выводов диссертанта.*

Теоретическое значение и практическая значимость результатов диссертационной работы. Полученные данные важны, прежде всего, в теоретических исследованиях: 1) по реконструкции исходных форм и строения цветка предка покрытосеменных; 2) в моделировании развития цветка у базальных покрытосеменных; 3) в обосновании путей и способов эволюции репродуктивных структур у цветковых растений. Результаты исследования убедительно аргументируют моноподиальное нарастание корневищ и побеговую природу несущего цветков бокового органа у *Nuphar*, неограниченное нарастание побеговых систем *Ceratophyllum* с разделением функций ассимиляции и репродукции у целостного побега и образованием по сути нескольких фрондозных интеркалярных соцветий в течение вегетационного сезона, оригинальный способ обеспечения необходимой ассимилирующей поверхности за счёт формирования листовидных органов прилистникового происхождения. Сказанное и многое другое при обсуждении с учётом структур целостного организма позволит выявить особенности адаптаций водных трав на новом уровне. Особенно востребованы новые материалы должны быть также палеоботаниками, поскольку автором получены дополнительные документальные сведения о развитии всех элементов цветка у *Nuphar* и репродуктивных органов у *Ceratophyllum*. Вне сомнения результаты работы будут использованы в учебном процессе, при ведении Красных книг.

Соответствие содержания автореферата диссертации. В автореферате отражены основные результаты и положения диссертации.

При прочтении диссертации возникли **предложения и вопросы.**

Предложения

В будущем соотнести полученные результаты, особенно специфику органогенеза и деятельность апикальных меристем, со строением и формированием побеговых систем, особенностями биологии и экологии объектов исследования с позиций адаптаций на уровне целостного организма. В этом случае станет очевидна роль начальных этапов морфогенеза, роль добавочных почек при формировании коллатеральных и сериальных пазушных комплексов, нарушений геммаксилярности и др. в развитии побеговых систем и формировании специфических репродуктивных единиц при освоении водной среды у древних покрытосеменных и, может быть, сохранение их признаков у современных видов, а также единые тенденции в изменениях побеговых структур в ходе эволюции.

Заключения по родам в главах 3 и 4 улучшило бы восприятие текста .

Вопросы

1. На осях каких порядков ветвления побеговых систем проводили исследование, особенно у *Ceratophyllum*? В какое время вегетационного сезона? Изучали структуру турионов? Учитывали относительный возраст побеговых систем?

2. Как можно оценить полученные данные как адаптации к условиям среды с позиций целостного растения на примере одного из видов?

Вместе с тем, указанные замечания не умаляют значимости диссертационного исследования. Диссертация 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 учёных 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 учёной степени кандидат биологических наук по специальности 1.5.9 – «Ботаника».

Официальный оппонент:

доктор биологических наук,

профессор кафедры биологии и методики обучения биологии

Института биологии и биотехнологии

ФГБОУ ВО «Вятский государственный университет»

Савиных Наталья Павловна

05 мая 2023 г.

Контактные данные:

тел.: , e-mail:

Специальность, по которой официальным оппонентом защищена диссертация:

03.00.05 – Ботаника

Адрес места работы:

610000, г. Киров, ул. Московская, д. 36,

ФГБОУ ВО «Вятский государственный университет»

Институт биологии и биотехнологии,

кафедра биологии и методики обучения биологии

Тел.: 8 (833) 234-22-16 ; e-mail: info@vyatsu.ru

Подпись профессора ФГБОУ ВО «Вятский государственный университет»

Н.П.Савиных удостоверяю:

05.05.2023 г.