

ОТЗЫВ официального оппонента
на диссертацию на соискание ученой степени
доктора биологических наук Ремизовой Маргариты Васильевны
на тему: «Паттерны строения и развития цветка у базальных
однодольных»
по специальности 1.5.9 – «ботаника»

Актуальность темы. Диссертационная работа Ремизовой Маргариты Васильевны «Паттерны строения и развития цветка у базальных однодольных» посвящена выявлению закономерностей строения и развития цветков и соцветий однодольных растений с последующим выделением структурных типов и связанных с ними паттернов развития. Познание структурного разнообразия и эволюции цветка, как одного из величайших приобретений покрытосеменных растений, всегда находилось в поле зрения ученых. Оригинальность предложенного исследования состоит в том, что основной акцент диссертант делает не на согласовании структурных признаков цветков и соцветий с молекулярно-филогенетическими данными (хотя такие данные и сопоставления используются в работе), а на выявлении функциональных и морфогенетических корреляций органов цветка и филломов соцветия, которое осуществляется через обнаружение паттернов развития. Проблема состоит в том, что обнаружение морфогенетических корреляций и изучение их распространенности у растений не стали магистральным направлением в изучении цветков, а методы компьютерного анализа, основанные на топологии молекулярно-филогенетических деревьев, не позволяют понять филогенетическую значимость морфологических признаков и закономерности морфологической эволюции. Для решения этой проблемы диссертант ставит две исследовательские задачи – выявление корреляций, например, между строением соцветия и особенностями морфогенеза цветка, между строением гинецея и особенностями его морфогенеза, и выдвижение гипотез об эволюции паттернов строения и морфогенеза репродуктивной сферы у однодольных. В

связи с этим работа Ремизовой Маргариты Васильевны является актуальной и представляет интерес как с теоретической, так и с практической стороны.

Рассматриваемая диссертационная работа изложена на 320 страницах основного текста, содержит 112 рисунков и 1 таблицу. Структурно диссертация состоит из введения, 9 глав, заключения, выводов, списка использованной литературы. Список литературы включает 377 работ, в том числе 337 – на иностранных языках.

В первой главе диссертантом приводятся современные сведения о строении, морфогенезе и эволюции цветка и септальных нектарников. Следует отметить полноту литературного обзора и глубину проведенного автором анализа, позволяющего установить пробелы в изучении выбранной темы.

Вторая глава – материалы и методы

Объектами исследования были 54 вида базальных однодольных, относящихся к 26 родам, 17 семействам и 9 порядкам. Основным методом исследования – сравнительно-морфологический. Морфологию цветков и соцветий изучали с помощью стереомикроскопов, сканирующих электронных и световых микроскопов. Большая часть материала была собрана лично автором. Следует отметить, что М.В. Ремизова виртуозно овладела методикой работы на современном оборудовании.

В третьей главе Маргарита Васильевна Ремизова излагает результаты проведённого исследования. Для всех видов по единой схеме приводятся описания строений соцветий и цветков. Для большинства видов выявлено также развитие цветков и соцветий. Описания иллюстрируются прекрасно выполненными фотографиями (более 100 штук), сделанными с помощью сканирующих и световых микроскопов.

В четвертой главе автор тщательно сопоставляет собственные данные с уже существующими, показывая, у каких видов морфогенез цветка и соцветий был исследован впервые, у каких дополнен и уточнен, или соответствовал уже имеющимся в литературе данным.

В пятой – девятой главах анализируются различные аспекты исследования.

В пятой главе обсуждаются вопросы, касающиеся влияния элементов соцветия на развитие цветка. Можно утверждать, что результаты исследования М. В. Ремизовой «заполняют пробел» в знаниях о том, как окружающие цветок филломы влияют на его развитие.

Кроме того, в пятой главе обсуждаются паттерны формирования эбрактеозных соцветий, подчеркивается роль позиционной информации в сохранении влияния морфологически неоформленной брактей на развитие цветка. Показаны два направления редукции брактей: через морфологическую супрессию и формирование «гибридной структуры».

В шестой главе было показано, что наибольшее число отклонений от типичного плана строения цветка у представителей порядков Alismatales и Pandanales связано с переходом к апокарпии, которая открывает возможность для относительно независимого изменения числа органов цветка, кругов и мерности цветка как в сторону увеличения, так и уменьшения. У растений с ценокарпным гинецеем паттерны отклонения от типичного плана менее разнообразны и, в основном, связаны с исчезновением одного круга, а также с изменениями мерности цветка.

В седьмой главе диссертантом рассматриваются и анализируются паттерны строения цветка, которые коррелируют с отклонениями от строго акропетального порядка заложения органов однодольных. Было показано, что наиболее часто такого рода отклонения у однодольных связаны с наличием общих примордиев, что приводит к одновременному заложению примордиев листочков околоцветника и тычинок. В этой главе М.В. Ремизова на примере заложения общих примордиев и порядка заложения органов цветка демонстрирует предпочитаемые и запрещенные комбинации признаков у базальных однодольных.

В восьмой главе автор, анализируя обнаруженное им разнообразие структурных типов плодолистиков, выявляет морфогенетические корреляции и

за их распространение у изучаемых групп. Установлено, что характер развития асцидиатных плодолистиков в порядке Alismatales отличается от базальных покрытосеменных. Показано, что в таксонах, у представителей которых отсутствуют септальные нектарники, наибольшее разнообразие строения гинецея характерно для семейств, занимающих в своих порядках базальное положение. И наоборот, в таксонах, у которых все или часть видов имеют септальные нектарники, – в продвинутых.

Девятая глава посвящена септальным нектарникам. Предложенная автором классификация нектарников с учетом их приуроченности к асцидиатной или пликатной зоне позволила выявить морфогенетические паттерны строения и развития, а также направления эволюции этих образований в контексте эволюции гинецея в целом. Одним из интереснейших результатов исследования является выдвижение новой гипотезы о возникновении апокарпии у базальных однодольных путем смещения нектарников не только на боковые, но и на брюшную сторону в асцидиатной зоне, а также на плодоножки плодолистиков, что приводит к разделению зоны конгенитального срастания на отдельные блоки.

Выводы логически обоснованы и соответствуют цели и задачам исследования.

Автореферат диссертации полностью отражает основное содержание диссертационного исследования.

Личное участие автора в получении результатов диссертации заключается в обосновании актуальности и проблемы исследований, анализе литературных источников, изучении объектов, обобщении и анализе результатов исследования. Разработка программы и подбор методов и методик исследований выполнены самостоятельно.

Степень достоверности результатов проведённых исследований определяется большим массивом собранных и проанализированных данных. Всего автором самостоятельно или в соавторстве опубликовано 84 статьи в рецензируемых журналах. Непосредственно по теме диссертации – 28 статей,

из них 17 в журналах Web of Science. Во всех совместных работах М.В. Ремизовой принадлежит приоритет в выборе объектов исследования и тематики работы.

Апробация работы. Результаты исследований и основные положения диссертации докладывались и обсуждались на 17 конференциях, из которых 11 международные.

Научная новизна полученных результатов исследования. Научная новизна результатов исследования определяется прежде всего постановкой проблемы, которая заключается в недостаточной изученности разнообразия строения и закономерностей развития цветка и соцветий, в том числе и у базальных однодольных. Проведено масштабное исследование строения и развития цветков и соцветий у базальных однодольных. Дана новая классификация септальных нектарников. Установлены морфогенетические корреляции между строением и развитием цветка и филломами соцветия, окружающих цветов, между примордиями цветков и брактеей, между разнообразием паттернов строения цветка и переходом к апокарпии, между заложением органов цветка общими примордиями и паттернами редукции андроцея и последовательностью заложения органов. Выдвинуты оригинальные гипотезы о способах эволюционной трансформации брактеей, септальных нектарников, гинецея базальных однодольных и предложены модусы таких эволюционных преобразований.

Замечания и предложения по диссертационной работе.

Несмотря на целостность и масштабность проведённого исследования, к представленной работе есть ряд замечаний, вопросов и предложений:

1. Несомненной новизной работы является то, что диссертанту удалось выявить влияние филломов соцветия, окружающих цветов, на особенности заложения органов цветка. Однако остается целый ряд вопросов, которые заслуживают дальнейшего изучения. Так, например, нет данных о формировании цветка «зажатого» между брактеей и медианно расположенным предлистом. Интересно было бы сравнить развитие терминального цветка и

пазушных цветков в пределах одного соцветия, а также развитие цветков в соцветии тирс, состоящем из монохазиев, дихазиев или цим, редуцированных до одного цветка.

2. Для соцветий мужских представителей рода *Dioscorea* указывается наличие только одной брактеолы и, следовательно, формирование только тирсов, состоящих из монохазиев, в то время как у видов этого рода могут формироваться и тирсы из дихазиев.

2. Открытым остается вопрос о происхождении второй транверзально расположенной брактеолы. Формирование у одного и того же вида или у видов одного рода монохазиев и дихазиев возвращает к дискуссии о происхождении предлиста однодольных, который, возможно, представляет собой пару сросшихся листьев. При переходе к спиральному листорасположению эти листья развиваются независимо. Просмотр большого числа растений, обычно имеющих в соцветии одну брактеолу, вероятно выявил бы и более редкие варианты соцветий с двумя брактеолами.

3. Хотя выводы полностью отражают результаты исследования, их следовало бы сгруппировать в соответствии с поставленными задачами.

Высказанные замечания и пожелания не снижают значимости диссертационной работы, поскольку в целом она содержит большой фактический материал, который серьёзно осмыслен и обобщён, полученные данные оригинальны и характеризуются научной новизной и практической значимостью, выводы обоснованы и аргументированы. Работа написана литературным языком, грамотно, стиль изложения доказательный. Данное исследование, выполненное на высоком профессиональном уровне, позволило существенно расширить представление о развитии и строении цветка базальных однодольных, в также подтвердило статус морфологии не только как раздела биологии, описывающего форму растений и ее изменение в процессе онтогенеза и адаптации к разным условиям произрастания, но и необходимого для понимания и трактовки филогенеза.

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 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 Ремизова Маргарита Васильевна заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.9 – «ботаника».

Официальный оппонент:

доктор биологических наук,

профессор кафедры ботаники

Института биологии и химии

ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет»

Костина Марина Викторовна

подпись

7.02.2023. Дата подписания

Контактные данные:

тел.:

e-mail:

Специальность, по которой  официальным оппонентом защищена диссертация: 03.02.01 – Ботаника