

ОТЗЫВ
официального оппонента на диссертацию
РЕМИЗОВОЙ МАРГАРИТЫ ВАСИЛЬЕВНЫ
«ПАТТЕРНЫ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ЦВЕТКА У БАЗАЛЬНЫХ
ОДНОДОЛЬНЫХ»,
представленную на соискание
ученой степени доктора биологических наук
по специальности 1.5.9 – «ботаника»

Актуальность темы диссертационной работы. Интерпретация путей морфогенеза и модусов структурной трансформации цветка – одна из наиболее дискуссионных проблем эволюционной морфологии. Некоторые дополнительные возможности ее решения появились в настоящее время благодаря прогрессу сканирующей электронной микроскопии активному формированию генетики развития растений. Однако отсутствие данных о морфогенезе цветка для многих таксонов однодольных, занимающих базальное положение в молекулярно-филогенетических деревьях, а также общее уменьшение интереса к детальным структурным исследованиям пока не позволяют достигнуть качественно иного уровня понимания процессов эволюции генеративных структур у покрытосеменных. Многие ранее выдвинутые гипотезы об эволюции цветка однодольных противоречат современным представлениям о филогении этой группы. Тема диссертации актуальна и значима для укрепления позиций эволюционной морфологии растений.

Научная новизна. Впервые с использованием единого подхода осуществлен детальный структурный анализ цветков у представителей 28 родов однодольных из 17 семейств и 8 порядков, занимающих базальное положение в молекулярно-филогенетических деревьях, и синтез данных о морфологии, анатомии, морфогенезе и закономерностях развития.

Выдвинуты оригинальные гипотезы о способах эволюционной трансформации брактей и модусах перехода к эбрактеозному соцветию. Выявлены основные модусы и механизмы эволюционной трансформации плана строения цветка однодольных и проанализирован феномен общих примордиев.

Впервые дана корректная интерпретация основных вариантов строения цветка однодольных и его элементов, обоснована гомология с асцидиатными плодолистиками базальных таксонов покрытосеменных, выяснена роль конгенитальных постгенитальных срастаний в формировании гинецея. Разработана оригинальная классификация с учетом расположения секреторных поверхностей в той или иной зоне

плодолистика.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследований раскрывают преимущества детального изучения морфологии, анатомии и морфогенеза генеративных структур покрытосеменных растений. Обоснована целесообразность сопряженного анализа цветка и характера цветорасположения при выяснении механизмов морфологической эволюции. Все это определяет методическую ценность работы.

На примере представителей основных таксонов однодольных, занимающих базальное положение в молекулярно-филогенетических деревьях, проиллюстрированы важные для теоретической морфологии растений положения. Выявленные паттерны строения и морфогенеза цветка дают возможность использовать новые модельные объекты и тем самым избежать недостаточно обоснованных экстраполяций результатов изучения традиционных объектов генетики и физиологии развития.

Результаты исследований отражены в справочной системе Angiosperm PhylogenyWeb (Stevens, 2022), монографиях по систематике растений (Takhtajan, 2009; Jaklitsch et al., 2016) и в фундаментальной сводке по диаграммам цветка покрытосеменных (Ronse De Craene, 2010, 2022).

Материалы диссертации могут быть использованы при чтении лекций и проведении практических занятий в ВУЗах, а также в сводках по морфологии, анатомии и систематике растений.

Полученные сведения об особенностях морфогенеза имеют большое значение и для прикладных аспектов репродуктивной биологии растений.

В результате полевых исследований пополнены коллекции живых растений открытого и закрытого грунта ботанического сада МГУ и ГБС РАН.

Личный вклад соискателя и степень достоверности. Диссертация является результатом комплексного изучения выбранных модельных объектов, которое проведено соискателем лично. Автором диссертации разработана и реализована масштабная программа исследований, обработаны и проанализированы полученные данные. М.В. Ремизова обобщила полученные результаты, сформулировала итоговые положения и выводы.

Достоверность результатов и обоснованность защищаемых положений подтверждены большим массивом собранных и проанализированных данных. Результаты исследований были представлены на многочисленных научных мероприятиях – конференциях, съездах, совещаниях и симпозиумах – включая международные, а также опубликованы в трудах конференций, симпозиумов, совещаний, в виде рецензируемых статей.

Общая характеристика работы

М.В. Ремизовой проведены оригинальные значительные по объему комплексные исследования. Диссертация затрагивает разные проблемы структурной ботаники и биологии развития. Детально изучены особенности морфогенеза цветка и соцветий у представителей 28 родов однодольных из 17 семейств и 8 порядков.

Удачно подобраны модельные таксоны, их выбор обоснован. Оценена частота встречаемости разных структурных вариантов. Интерпретация морфологической природы структур дана на основе комплексного анализа данных морфологии, анатомии и морфогенетических исследований.

Работа состоит из введения, 9 глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 377 наименований, в том числе 337 работы на иностранных языках. Общий объем диссертации – 320 страниц. Она содержит 112 рисунков и 1 таблицу.

Глава 1. Глава посвящена обзору литературы. Проанализированы представления о паттернах строения цветка и их эволюционных взаимосвязях применительно к однодольным растениям. Рассмотрены закономерности и паттерны морфогенеза цветка. Проведен анализ представлений о морфогенезе и эволюции септалных нектарников. Автор хорошо знает отечественные работы и критически оценил огромный массив иностранных источников.

Глава 2. Охарактеризованы объекты, материалы и методы исследований. Несомненным достоинством работы является широкое использование сканирующей электронной микроскопии.

Представление полученных данных с использованием обобщенных диаграмм существенно увеличили наглядность и информативность иллюстративного материала.

Глава 3. Описаны основные результаты исследований. Дана детальная характеристика строения и морфогенеза цветка и соцветия для каждого модельного объекта. Материалы этой главы представляют полный обзор разнообразия генеративных структур в базальных таксонах однодольных. Этот обзор имеет самостоятельную ценность и представляет значительный интерес для систематики, структурной ботаники, эволюционной морфологии растений, репродуктивной биологии и других научных дисциплин.

Глава 4. Дана интерпретация строения и морфогенеза описанных генеративных структур. Для каждого модельного объекта отмечена новизна полученных данных, сделаны уточнения и дополнения к имеющимся сведениям у других авторов. Методическую ценность представляет комплексный подход, который использовала М.В. Ремизова для решения этой задачи.

Глава 5. Глава посвящена описанию структурного разнообразия соцветий модельных видов. Большой интерес представляют данные о влиянии филломов соцветия на морфогенез цветка и материалы о феномене одновременного заложения брактеей и цветков в их пазухе. М.В. Ремизовой убедительно показано, что характер расположения цветков в соцветии позволяет прогнозировать последовательность заложения структурных компонентов цветка.

Полученные М.В. Ремизовой данные существенно дополняют материалы о феномене исчезновения брактеей. Выявлены механизмы образования эбрacteозных соцветий, а также высказано предположение о возможном адаптивном смысле утраты брактеей.

Глава 6. В главе представлен обзор разнообразия цветков однодольных нетипичного строения. Заслуживают особого внимания представления о вторичности апокарпии у однодольных и неоднократных переходах к гинецею со свободными плодолистиками в разных группах однодольных.

Глава 7. Оценена роль гетерохроний в развитии и преобразовании цветка. Уточняется понятие «общие примордии». Оно имеет ключевое значение для понимания механизмов морфогенеза цветка.

Глава 8. В главе приведен анализ распространения структурных типов плодолистиков по наличию пликатной, асцидиатной зон и плацент. М.В. Ремизовой убедительно показано, что тип заложения плодолистика и порядок возникновения зон консервативны и стабильны на уровне рода. Заслуживает внимания отмеченная тенденция к увеличению разнообразия в строении гинецея в таксонах с септальными нектарниками и в группах, занимающих базальное положение в пределах порядков.

Глава 9. Ключевым эволюционным приобретением однодольных являются септальные нектарники. Результаты исследований М.В. Ремизовой существенно уточняют последовательность развития гинецея с разными типами септальных нектарников. Выявлена сопряженность эволюционной трансформации гинецея и септальных нектарников. При утрате септальных нектарников способ срастания плодолистиков менялся на конгенитальный в той зоне, где были расположены нектарники. В линиях эволюции с септальными нектарниками происходили разнообразные преобразования, связанные со смещением нектарных поверхностей в базальном или дистальном направлениях, со способом интернализации и положением завязи.

Выводы и положения, выносимые на защиту. Выводы, завершающие диссертацию, полностью соответствуют поставленным задачам, достоверно отражают полученные результаты. Они связаны с общими закономерностями морфогенеза и эволюции структурного разнообразия цветков и соцветий

однодольных. Выводы корректны и обоснованы, подводят итог большой и многоплановой работе, свидетельствуют о новизне высокой методической ценности диссертации.

Положения, выносимые на защиту, логически вытекают из материалов диссертации. Они связаны с общими закономерностями распространения паттернов строения и развития цветка и соцветия у однодольных, характером взаимосвязи различных структурных признаков. Признана важная роль морфогенетических корреляций и запретов, позволяющих прогнозировать особенности развития цветка и соцветия на основе строения дефинитивной структуры.

Значимость для науки и производства полученных результатов. Работа вносит определенный вклад в развитие структурной ботаники и эволюционной морфологии растений. Полученные результаты представляют также интерес для систематики, разделов биологии развития, связанных с анализом морфогенеза, репродуктивной биологии.

Они могут быть полезны при разработке комплексного подхода к структурному анализу генеративной сферы растений. Некоторые материалы значимы для работ, связанных с изучением структурной поливариантности.

Рекомендации по использованию результатов и выводов. Результаты работы и выводы представляют интерес для морфологии и анатомии растений, морфогенетических исследований. Их целесообразно использовать также при организации учебного процесса в вузах по направлениям «биология».

Общее впечатление о работе. В рамках диссертации осуществлен синтез подходов классической структурной ботаники и области биологии развития, связанной с изучением закономерностей морфогенеза. Анализ исследованных структур выполнен на высоком методическом уровне. Применение современных способов представления данных о строении структур разного уровня (метод обобщенных диаграмм, микрофотографии стадий морфогенеза) способствовало достижению высокого уровня точности, информативности и наглядности.

Работа является достойным образцом использования системного подхода в структурной ботанике и существенно укрепляет позиции эволюционной морфологии растений. М.В. Ремизова проявила себя в качестве высококвалифицированного увлеченного специалиста. Диссертация аккуратно оформлена и хорошо проиллюстрирована. Целесообразна публикация работы в качестве монографии.

Автореферат, публикации и апробация. Основные результаты диссертации отражены в автореферате и публикациях. Текст автореферата соответствует тексту диссертации, материалы изложены логично, доступно.

В общей сложности по теме диссертации опубликовано 28 статей, из них 5 статей в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 17 в журналах, индексируемых в базах Web of Science. Полученные автором материалы в достаточной мере апробированы на конференциях, съездах, совещаниях, симпозиумах, включая международные, а также опубликованы в трудах конференций,

Замечания и пожелания

1. Есть некоторые комментарии по оглавлению и общей структуре диссертации. Названия некоторых глав очень общие – «Обзор литературы», «Результаты исследования». Такое оформление работы в большей степени соответствует рубрикации частей статьи. На мой взгляд, в диссертации лучше называть главы с учетом специфики их содержания. Название главы 4 «Существующие данные по структуре и морфогенезу цветка у изученных родов в сравнении с данными, полученными в настоящей работе» очень громоздкое, а заголовки разделов главы 7 частично дублируют название этой главы. Материалы главы 7 можно было бы озаглавить как «Последовательность заложения органов цветка», а ее разделов как «Общие примордии» и «Гетерохронии». В целом объем глав 6, 7, 8, 9 небольшой, и их лучше объединить в одну главу «Особенности строения и морфогенеза цветка» с разделами «Расположение элементов», «Последовательность заложения», «Структурные типы плодолистиков», «Септальные нектарники». По крайней мере, при подготовке монографии на основе представленной диссертации желательно еще раз посмотреть оглавление. По-видимому, в названии работы лучше отметить, что имеются в виду базальные таксономические группы – «Паттерны строения и развития цветка в базальных таксонах однодольных».

2. Крайне интересны данные о внутривидовой изменчивости структуры гинецея *Chamaelirium japonicum* в главе 3. Было бы интересно более подробно прокомментировать все полученные результаты с точки зрения степени стабильности и лабильности особенностей строения и морфогенеза различных структур цветка и элементов соцветия в изученных таксонах. Есть ли в литературе сведения о поливариантности строения и морфогенеза элементов цветка однодольных? Можно было бы в обсуждении акцентировать внимание на этот феномен и соответствующие работы.

3. Большое значение для понимания механизмов морфогенеза и способов структурной трансформации цветка имеют данные о гетерохрониях, приведенные в 7 главе. Что известно о гетеротопиях в цветках однодольных? Какие варианты гомеозисных структур у них отмечали?

Высказанные замечания и вопросы не затрагивают сути работы и

полученных результатов. Диссертация Ремизовой Маргариты Васильевны «Паттерны строения и развития цветка у базальных однодольных» выполнена на высоком методическом уровне, является завершенной научно-исследовательской работой, основанной на богатом оригинальном фактическом материале. Она вносит существенный вклад в развитие структурной ботаники и эволюционной морфологии растений.

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 по специальности 03.02.01 – Ботаника
профессор
профессор кафедры ботаники
ФГБОУ ВО «Тверской государственной университет»
Нотов Александр Александрович

2 февраля 2023 г.

Контактные данные:

тел.: _____, e-mail: _____

Адрес места работы:

170002, г. Тверь, ул. Чайковского, д. 70, к. 5

Тверской государственной университет, биологический факультет

Тел.: рабочий телефон _____; e-mail: _____

Подпись профессора кафедры ботаники ФГБОУ ВО «Тверской государственной университет» А.А. Нотова удостоверяю
проректор по научной и инновационной деятельности ТвГУ

А.В. Зиновьев

2 февраля 2023 г.

