

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

**Актуальность.** Большая работа была проделана морфологами и систематиками растений в прошлом, но оказалось, что картина эволюции таксонов, выявляемая молекулярной филогенией, во многом не подтверждает устоявшиеся представления о закономерностях эволюции признаков главного органа покрытосеменных – цветка, особенно на уровне высших таксонов. Стало ясно, что необходимо не только исследование и сравнение отдельных признаков, но и их комплексов, их связи друг с другом, в том числе в ходе морфогенеза. Цветки однодольных были недостаточно изучены, а сопоставления делались в пределах небольших групп таксонов, считавшихся близкородственными. Пересмотр филогенетических отношений сделал необходимым изучение признаков цветка однодольных в новой компоновке и в рамках новых группировок таксонов, чему и посвящена диссертация Маргариты Васильевны Ремизовой «ПАТТЕРНЫ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ЦВЕТКА У БАЗАЛЬНЫХ ОДНОДОЛЬНЫХ».

**Новизна.** Данные по строению и морфогенезу цветка впервые получены для таксонов из 7 семейств, и уточнены и дополнены для таксонов из других 7 семейств. У некоторых объектов обнаружены явления новые для данного рода (например, формирование трубки околоцветника у *Scheuchzeria* или срастание плодолистиков через вырост цветоложа у *Potamogeton*) и даже неизвестное ранее у покрытосеменных постгенитальное срастание плодолистиков в асцидиатной зоне (*Tofieldia*). Разработан и применен новый подход, заключающийся в сопоставлении особенностей заложения и

развития органов (тип примордиев, ход срастаний, последовательность формирования зон гинецея) и возникающей в результате структуры цветка и его отдельных органов. Предложены новая классификация септальных нектарников, новая гипотеза об эволюции гинецея у однодольных.

**Цель и задачи исследований** изложены четко и лаконично.

**Структура диссертации.** Диссертационная работа изложена на 320 страницах, содержит 1 таблицу, иллюстрирована 112 рисунками и состоит из введения, 9 глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 378 источников, из которых 37 на русском языке.

Обзор литературы (**Глава 1**) очень лаконичный, всего 25 страниц, и очень насыщенный. В обзоре описаны существовавшие раньше и современные представления об эволюции цветка покрытосеменных и более детально – однодольных растений. В работе со всей тщательностью изучены труды предшественников, изучавших те же или близкие таксоны. При этом, как видно из следующих глав, были внимательно рассмотрены рисунки и фотографии из старых работ и обнаружены ранее не замеченные особенности, отмечены расхождения деталей на иллюстрациях с авторскими описаниями, а также ошибки. Уже в обзоре диссертантка не только излагает воззрения других авторов, но активно спорит и критикует в тех случаях, когда она не согласна с тем или иным положением. Показана фрагментарность и неконгруэнтность данных разных авторов, а также несоответствие многих ранее выдвинутых гипотез об эволюции цветка однодольных или его частей современным представлениям о филогении однодольных.

В **Главе 2** описано происхождение изученного материала, показано положение исследованных семейств на молекулярно-филогенетическом дереве покрытосеменных построенном APG IV (хотя на рис. 1. цветом не выделено сем-во Juncaginaceae, представители которого из рода *Triglochin*

были тоже изучены в работе), описаны методы исследования с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов, а также указано, на что в первую очередь обращали внимание при изучении соцветия, цветка и гинецея.

**Глава 3** «Результаты исследования» – самая большая по объему. В работе исследованы морфологически и анатомически 52 вида из 28 родов, 17 семейств, 8 порядков, из них 17 родов из 5 порядков – базальные однодольные, а таксоны из 11 родов взяты для сравнения, это аспарагоидные и коммелиноидные однодольные. Морфогенез соцветий и цветков изучен у 31 вида, при этом у ряда двудомных видов были изучены мужские и женские цветки. Впервые морфогенез был изучен у 7 видов – 3 видов *Tofieldia*, *Posidonia oceanica*, *Xyris grandis* и 3 видов сем. *Rapateaceae*.

Результаты проиллюстрированы сериями фотографий на более ста рисунках. Приведены подробные описания дефинитивной структуры цветка и соцветия. Для тех видов, у которых удалось изучить морфогенез, приведен последовательный и подробный сценарий развития цветка с указанием всех возможных деталей и предполагаемых функций того или иного изменения на том или другом этапе. Описывая цветки типичного строения, автор сообщает о наличии отклоняющихся цветков, которые у некоторых видов встречаются нередко (напр. у *Scheuchzeria palustris*), нестабильности и вариациях в структуре того или иного признака – например, подчашия у *Tofieldia*, околоцветника у *Paris*. Нередко указывается, что тот или иной признак выявлен «на нашем материале», т.е. автор всемерно старается даже описать наблюдения, а тем более делать выводы, как можно более доказательно, избегать недостаточно обоснованных обобщений.

Обсуждение состоит из 5 глав. **Глава 4** называется «Существующие данные по структуре и морфогенезу цветка у изученных родов в сравнении с данными, полученными в настоящей работе». Сравнение проводится по

каждому из взятых в исследование родов, иногда привлекаются данные из литературы не только по изученным в работе, но и по другим видам рода. В следующих **пяти главах** сравниваются данные по отдельным элементам структуры и морфогенеза цветка для всех изученных таксонов однодольных. В **главе 5**, посвященной соцветиям, большое внимание уделено филломам и их роли в формировании соцветия. Расположению органов и примордиям посвящены две отдельные главы **6 и 7**, и между ними показана теснейшая связь. В **главе 8** рассмотрено разнообразие типов плодолистиков, установлен порядок формирования зон. Самая большая **глава 9** посвящена септальным нектарникам, предложена их новая классификация по критерию расположения секреторных поверхностей в той или иной зоне плодолистика.

Впервые получены или существенно дополнены сведения почти по всем изучавшимся семействам, и не только по малоизученным. У некоторых объектов обнаружены явления новые для данного рода – формирование короткой трубки околоцветника у *Scheuchzeria palustris* (вида представляющего монотипное семейство), или срастание плодолистиков через вырост цветоложа у *Potamogeton crispus*. И это не какие-нибудь экзотические южно-американские виды, как представители рапатеевых, а вполне обычные у нас болотный и водный виды. Стоит отметить, что, получив собственные необычные данные для *Scheuchzeria*, Маргарита Васильевна внимательно рассмотрела давние публикации и нашла в них подтверждения своим данным, не замеченные или не отмеченные авторами тех публикаций. У вида из рода *Tofieldia* обнаружено постгенитальное срастание плодолистиков в асцидиатной зоне, ранее неизвестное у покрытосеменных.

По многим обсуждаемым вопросам имеющиеся в литературе данные и их интерпретации очень противоречивы. Особенно это касается родов *Maundia*, *Potamogeton*, *Posidonia*. Впервые проведенное изучение морфогенеза цветка *Posidonia* выявили новый паттерн, необычный для

---

большинства однодольных. Строение цветка *Maundia* было впервые изучено на сканирующем электронном микроскопе. Новые данные не согласовались ни с одной из предложенных ранее диаграмм цветка, но позволили получить убедительные ответы на многие важные вопросы.

Много внимания уделено гомологизации органов, показано, что асцидиатные плодолистики Alismatales и базальных покрытосеменных не гомологичны, а также продемонстрировано, как это бывает сложно установить гомологию, и не всегда возможно сделать однозначно, например, относительно природы подчашия тофилдиевых.

Аспектов рассмотрения данных так много, что нет смысла их перечислять в отзыве, их результаты чётко сформулированы в основных положениях, в заключении и выводах.

Автор диссертации уделяет заслуженно много внимания терминологии, которая очень важна в биологии и особенно в морфологии. В работе есть много предложений уточнить, дополнить или даже перестроить терминологию других авторов в применении к тому или иному признаку или таксону. Особенно это касается таких важных терминов, как септальный нектарник, общий примордий, пликатный, асцидиатный, когда несколько отличающаяся у разных авторов трактовка может дать в результате разные паттерны для одного и того же, и наоборот.

В Заклучении сформулированы главные положения, выведенные на основе сопоставления изученных признаков и их комплексов собственно цветков с наличием и особенностями окружающих структур, предположения о их влиянии на флоральную меристему, ход морфогенеза и в конечном счёте на дефинитивную структуру цветка и соцветия.

Работа очень цельная, в списке публикаций нет ни одной, прямо не относящейся к теме, а в тексте практически нет общих рассуждений, всё

непосредственно связано с данными, их интерпретацией и обобщением. Я считаю полученные данные, сделанные заключения и выводы абсолютно достоверными, а положения – несомненно доказанными.

Мне показалось, что в диссертации очень мало сведений об изученных таксонах, даже не сказано, что многие из них – водные и болотные виды, что, возможно, тоже влияет на их морфологию. Хотя в соответствующих публикациях много информации, не вошедшей в диссертацию. Маловато информации о таксономической истории исследованных семейств. Но, возможно, автор посчитала эту информацию излишней, так как выявленные паттерны строения и развития цветка и соцветия оказались не связаны с систематическим положением.

Хотя большая часть публикаций по диссертации – на английском языке, сама диссертация написана безукоризненным русским языком и хорошо отредактирована, буквально несколько опечаток на всю работу.

Содержание автореферата соответствует содержанию диссертации, хотя его объем – 24 страницы – гораздо меньше, чем обычно бывают авторефераты докторских диссертаций. Достигнуто это за счёт того, что для обеспечения свёрнутого изложения большого материала он представлен в 5 таблицах и 6 рисунках-схемах. Возможно, эти таблицы стоило привести и в тексте диссертации. Одно небольшое замечание по автореферату. В Таблице 1, если какой-либо признак есть только у одного вида, дано видовое название, если он есть у нескольких видов – только указано «виды» (ssp.) или название рода. Было бы информативнее, если бы и во втором случае было указано число изученных видов.

В морфологии цветка происходит смена парадигм, и исследования Маргариты Васильевны вносят немалый вклад в это. Понять особенности базальных однодольных нельзя без знаний двудольных, поскольку положение однодольных по новой филогении – среди двудольных. В

---

диссертации о них говорится редко и кратко, но по публикациям видно, что автор является высоко квалифицированным специалистом по морфологии всех покрытосеменных, а диссертация – существенный вклад в фундаментальную биологию.

Практическое значение работы не только в том, что результаты должны войти в учебники. Выявлены предпочитаемые комбинации признаков, позволяющие предсказать характер развития цветка по дефинитивной структуре, что может помочь выбору модельных объектов для изучения генетических основ морфогенеза. Они сейчас наиболее детально изучены у модельного вида – двудольного *Arabidopsis thaliana*. Результаты показали, что в регуляции цветения задействованы сотни генов, кодирующих белки FT, регулирующие цветение, факторы транскрипции WOX, определяющие функционирование меристем, сигнальные пептидные фитогормоны и другие. Но арабидопсис имеет ряд необычных черт в строении и развитии, что ограничивает возможность экстраполяции результатов на другие объекты, тем более однодольные, нужны новые модельные виды. Исследование, предпринятое Маргаритой Васильевной, закладывает хорошую основу как по набору таксонов, так и по характеру анализа данных.

Высказанные мелкие 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 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,  
ведущий научный сотрудник  
лаборатории биосистематики и цитологии  
ФГБУН «Ботанический институт имени В.Л. Комарова Российской академии наук»

Шнеер Виктория Семеновна

*подпись*

09.02.2023

Дата подписания

Контактные данные:

тел.: , e-mail:

Специальность, по которой официальным оппонентом  
защищена диссертация:

03.02.01 – Ботаника

Адрес места работы:

197022, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2,  
Ботанический институт имени В.Л. Комарова Российской академии наук  
(БИН РАН), лаборатория биосистематики и цитологии  
Тел.: e-mail: :