

## ОТЗЫВ

официального оппонента к.б.н. Титовой Галины Евгеньевны  
на диссертацию на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук Карпуниной Полины Владимировны  
на тему: «Структурно-морфологическое разнообразие и эволюция  
цветка в критических группах порядка *Apiales*»  
по специальности 1.5.9. – ботаника.

Диссертационная работа П. В. Карпуниной посвящена выявлению закономерностей эволюционных преобразований структуры цветка у некоторых таксонов порядка *Apiales*, и в частности, его наиболее сложно устроенной части – гинецея. Как известно, одной из важных и дискуссионных проблем в этой области является морфологическая интерпретация природы гинецеев с единственной плацентой как мономерных либо псевдомономерных, а также сложный вопрос о критериях их разграничения. Гинецеи с таким строением характерны для ряда представителей порядка *Apiales*. В этом ключе, актуальность работы Карпуниной П.В., направленной на всесторонний анализ строения одногнездного гинецея у ряда таксонов порядка *Apiales* – как у таксонов его базальной грады (сем. *Pennantiaceae*, *Griselinaceae*, *Toricelliaceae*), так и некоторых продвинутых групп (сем. *Araliaceae*, род *Polyscias*), ранее не изученных или слабо изученных в этом отношении, не вызывает сомнения. Особую ценность данного исследования составляет анализ структуры гинецея во взаимосвязи со структурой других органов цветка и с использованием онтогенетического метода. Исследования такого рода далеко не всегда предпринимаются в современной ботанической практике, но именно они позволяют наметить наиболее реалистичные сценарии эволюционного преобразования гинецея и, тем самым, могут внести существенный вклад в решение проблем морфологической эволюции покрытосеменных растений.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов и списка литературы. Текст диссертации изложен на 300 страницах и содержит 106 рисунков (схемы, рисунки, таблицы оригинальных микрофотографий). Список литературы включает 278 источников, из них 251 – на иностранных языках.

**Во введении** логично обоснована актуальность темы исследования и охарактеризована степень ее разработанности. Сформулированы цель работы – выявление закономерностей структуры и развития цветков, имеющих гинецей с единственной фертильной семяпочкой, у представителей семейства *Agaliaceae* и базальной грады порядка *Apiales*, и уточнение путей эволюции гинецея в порядке, а также задачи исследования. Обозначены научная новизна, теоретическая и практическая значимость исследования, методология и методы исследования, приведены положения, выносимые на защиту. Отмечены степень достоверности результатов, полученных с применением современных ботанических методов, и их апробации.

**В Главе 1 (Обзор литературы)** обобщены имеющиеся сведения о структурном разнообразии плодолистиков и гинецея у покрытосеменных растений и их классификациях, включая критерии типизации (особенности заложения и развития плодолистиков разных типов, положения в них завязи, строения стилодия/рыльца, способы срастания плодолистиков в синкарпном гинецее, характер плацтации, и др.) (1.1.). Рассмотрены явления мономерии и псевдомономерии гинецея; подчеркнута особая сложность и спорность используемых критериев для их разграничения, особенно в случаях крайней редукции части плодолистиков синкарпного гинецея и резком изменении его меризма (васкуляризация гинецея, тип завязи, пути редукции рылец и плацент, преобразования зональности строения псевдомономерного гинецея в связи с процессом стерилизации плодолистиков); изложены различные взгляды на происхождение и природу мономерного гинецея (1.2.).

Отдельные разделы посвящены обзору данных по строению гинецея в порядке *Ariales* (1.3.), и в частности, гинецеев с единственным фертильным семязачатком, характерных для представителей базальной грады порядка *Ariales* (сем. *Pennantiaceae*, *Griselinaceae*, *Toricellaceae*) и рода *Polyscias* из сем. *Araliaceae* (1.4. – 1.7.). Данные разделы содержат сведения о систематике и морфологии цветка этой группы таксонов, взглядах разных авторов на природу их гинецея (мономерный/псевдомономерный) и их аргументации в пользу той или иной точки зрения. Подчеркнута спорность и противоречивость ряда вопросов, касающихся как систематики, так и строения цветка изучаемых таксонов (число гнезд завязи, стилодиев, рылец, характер васкуляризации цветка, наличие полового диморфизма), во многом связанные со слабой изученностью и даже полным отсутствием данных по некоторым видам, что осложняет интерпретацию природы их гинецея.

**В Главе 2 (Материалы и методы)** перечислены объекты исследования (4 вида из родов *Pennantia*, *Griselinia*, *Melanophylla*, из сем. *Pennantiaceae*, *Griselinaceae*, *Toricellaceae*, соответственно, и 8 видов из рода *Polyscias* из сем. *Araliaceae*); приведены места сбора материала; подробно описаны методы анализа строения цветков и плодов: анатомические, сканирующая электронная микроскопия, реконструкция васкулатуры цветка, анализ корреляций между признаками размера плодолистиков и рылец в функционально женских цветках *Pennantia corymbosa* со статистической обработкой материала. Охарактеризован метод секвенирования и филогенетического анализа трех ДНК-маркеров (пластидный участок *trnL-trnF* и ядерные участки *ITS* и *ETS*), использованный для разрешения неясного вопроса о положении *Polyscias* cf. *schantzei* на филогенетическом дереве *Polyscias sensu lato*, и сравнения полученных данных с имеющимися данными по другим видам (GenBank). Использованные методы адекватны целям исследования и способствовали решению поставленных задач.

**Глава 3 (Результаты)** – наибольшая по объему. В разделе 3.1. приводятся данные по морфологии соцветий, развитию цветка и его проводящей системы у *Pennantia corymbosa* (Pennantiaceae), отличающейся половым диморфизмом (наличием особей с функционально мужскими и функционально женскими цветками). Установлены сходство строения соцветий с цветками обоих типов (монотелическая синфлоресцентная организация), а также черты сходства и различий в строении и развитии гинецея и андроцея в мужских и женских цветках. Наиболее интересные заключения по этому разделу касаются раннего появления различий в размерах тычинок и плодолистиков в женских цветках, присутствия в них синкарпного гинецея (из 3 плодолистиков) – с верхней завязью (одногнездной, с единственным семязачатком), коротким столбиком и тремя рыльцами, одно из которых (на радиусе между тычинками) меньше по размерам, а также постгенитальное зарастание гнезда в процессе развития над местом прикрепления семязачатка к плаценте с образованием трехлучевого шва. В результате анализа характера васкуляризации цветков автором показано, что гнездо завязи у *Pennantia* сформировано асцидиатной зоной фертильного плодолистика, с прикреплением семязачатка на границе асцидиатной и пликатной зон.

Раздел 3.2. включает данные по морфологии соцветий и по развитию цветка и его проводящей системы у двух видов рода *Melanophylla* – *M. alnifolia* и *M. aucubifolia* (Torricelliaceae). У этих видов также выявлена полителическая синфлоресцентная организация соцветия (с главным соцветием и кофлоресценциями в виде кистей), и в то же время, наличие обоеполых цветков с двойным пентамерным околоцветником. Установлена скрученность свободных лепестков в почкосложении (как лево-, так и правосторонняя, и коррелирующая с положением брактеол), наличие синкарпного гинецея из трех плодолистиков (с тремя стилодиями и тремя рыльцами), но с фертильностью лишь одного из них, с единственным семязачатком, прикрепляющимся в поперечной зоне, а также присутствие в

гинецею трехгнездной синасцидиатной зоны с наибольшими размерами фертильного гнезда и его расположением на радиусе лепестка, ближайшего ко второй брактеоле. В результате анализа последовательности заложения органов цветка, выявлено, что асимметрия молодых лепестков, приводящая к скрученному почкосложению, возникает после заложения примордия последнего чашелистика. Прослежено строение проводящей системы цветка, в результате чего установлено, что из 10 основных проводящих пучков, формирующихся в кольце выше уровня отхождения брактеол, 5 из них иннервируют лепестки, а остальные – чашелистики и тычинки; при этом 10 изначальных пучков принимают участие и в иннервации гинецея, но с вхождением в перегородку между стерильными гнездами и фертильную и стерильные семяпочки лишь ответвлений одного из них.

Раздел 3.3. посвящен строению соцветий и цветков у *Griselinia littoralis* (Griselinaceae) – вида, как установлено автором, также характеризующегося половым диморфизмом (наличием особей с функционально мужскими и функционально женскими цветками) и организацией соцветия в монотелическую синфлоресценцию. Подробно изучены морфология и развитие функционально женских цветков и даны их характеристики: двойной, пентамерный околоцветник, со сросшимися чашелистиками и свободными лепестками, присутствие 5 стаминодиев, наличие у большинства цветков синкарпного гинецея из 3 плодолистиков, с тремя рыльцами и нижней, одногнездной завязью с одним семязачатком, прикрепляющимся к верхней части гнезда, постгенитальное зарастание внутреннего пространства гинецея к началу цветения. Наряду с этим выявлены различные отклонения от типичного плана строения – иное число рылец (2-5), изменение характера зарастания пространства гинецея, коррелирующее с изменением места прикрепления семязачатка и размерами гетерогенных по числу и строению рылец; частичная «двугнездность» отдельных завязей (вследствие формирования в их нижней части перегородки). Характерные отклонения выявлены и при анализе развития гинецея – случаи образования от 2 до 4 плодолистиков, нередко разных по размерам и положению, что коррелировало с положением

органов цветка. Также выявлены особенности развития плодолистиков, зарастания полости гинецея и васкулатуры цветка, указывающие на формирование гнезда завязи в псевдомономерном гинецее у *Griselinia* за счет асцидиатной зоны фертильного плодолистика, с прикреплением семязачатка на границе асцидиатной и пликатной зон фертильного плодолистика.

Разделы 3.4-3.12 содержат данные анализа строения цветков и плодов у представителей рода *Polyscias* (Araliaceae), отличающихся по строению гинецея (с единственным гнездом завязи и одним фертильным семязачатком и с полимерным гинецеем). Показано, что у всех изученных видов элементарной единицей соцветия является зонтик, цветки которого обоеполые, с двойным околоцветником, но с разным меризмом кругов, с наибольшим внутривидовым разнообразием у *P. aubrevillei* и *P. andraerum*; при этом меризм околоцветника и тычинок в одном цветке обычно совпадает, но для каждого варианта возможно разное число плодолистиков. Установлено варьирование ориентации гинецея у ряда изученных видов относительно других органов и кроющего листа в пазухе соцветия (*P. diversifolia*, *P. cf. schultzei*, *P. compacta*, *P. aubrevillei*, *P. andraerum*, *P. schultzei*). Выявлена специфика строения, развития плодолистиков и завязей у видов с одногнездной полунижней завязью (с длинной асцидиатной зоной и короткой пликатной) – по сравнению с таксонами с полимерным гинецеем. В частности, показано наличие постгенитального срастания плодолистиков у этих видов лишь выше уровня прикрепления семязачатков (до окончания видимой снаружи границы брюшного шва); отсутствие следов развития множественных плодолистиков в гинецее *P. diversifolia*, *P. cf. schultzei* и *P. compacta*. В результате анализа характера васкуляризации цветков у ряда видов (*P. diversifolia*, *P. cf. schultzei*, *P. compacta*, *P. australiana*, *P. aubrevillei*), а также димерного плода *P. schultzei* установлено, что особенностью всех изученных таксонов является наличие большого числа симметрично расположенных поводящих пучков в апикальной части завязи и столбике (или

стилодии), причем у видов с наличием подчашия цветка – с отсутствием его васкуляризации.

В разделе 3.13. изложены данные молекулярно-филогенетического анализа представителей рода *Polyscias*. В результате анализа последовательностей участков ядерного (ITS и ETS) и пластидного (trnL-trnF) геномов у *P. macranthum*, *P. royenii* и *P. cf. schultzei* и использования данных GenBank построены деревья по выровненным последовательностям ITS, ETS и trnL-trnF с использованием метода Байеса и метода максимальной экономии. Установлено, что на комбинированном дереве образцы исследуемых видов формируют единую монофилетическую группу с представителями Австрало-Малазийской клады. *P. willmottii* является сестринским по отношению к остальным представителям клады, среди которой с хорошей поддержкой выделяются группа видов с одногнездным гинецеем (ранее относимые к роду *Arthrophyllum*) и группа видов с полимерным гинецеем и изученный автором образец *P. cf. schultzei* с одногнездной завязью, причем последний наиболее близок к *P. schultzei* с двугнездной завязью, но с характерными заменами в каждом из трех изученных участков геномов.

**Глава 4 (Обсуждение результатов)** содержит интересный и разносторонний сравнительный анализ результатов проведенного исследования и их сопоставления с литературными данными. Результаты этого анализа позволили диссертанту сделать важные и интересные выводы, касающиеся особенностей строения и развития соцветий и органов цветков у видов семейств Pennantiaceae, Torricelliaceae, Griselinaceae и Araliaceae из порядка Apiales, с особым акцентом на дискуссионные вопросы о структуре и природе их гинецея. Обсуждение результатов и их интерпретация сопровождаются подробными, убедительными примерами из многочисленных литературных источников.

**В заключении** автор подводит итог проведенному исследованию, акцентируя внимание на данных, дополняющих или уточняющих имеющиеся

сведения по развитию соцветий, цветка и гинецея у представителей рода *Polyscias* (Araliaceae) и трех семейств базальной грады Ariales. Подчеркнуты полученные им новые данные, а также обозначены перспективы дальнейших исследований, и в частности, выяснение причин многократного возникновения мономерного гинецея в роде *Polyscias*, и его отсутствия в пределах других родов в семействе Araliaceae.

**Положения, выносимые на защиту**, отражают полученные автором результаты, согласуются с основными выводами и являются вполне обоснованными. Первое положение касается псевдомономерной природы гинецея у изученных представителей семейств Pennantiaceae, Torricelliaceae и Griselinaceae и единого плана их строения (из трех плодолистиков, с прикреплением семязачатков к поперечной зоне фертильного плодолистика), а также отсутствия доказательств в их сравнительно-анатомо-морфологических характеристиках независимого возникновения псевдомомерии в каждом из семейств базальной грады. Второе положение касается истинной мономерности одногнездных гинецеев у изученных представителей рода *Polyscias* из сам. Araliaceae (при резком уменьшении меризма в синкарпном гинецее) и ее неоднократном возникновении в пределах данного рода. Оба положения хорошо доказаны полученным фактическим материалом и тщательным анализом литературных данных.

**Выводы**, основанные на результатах проведенного исследования, четко сформулированы, обоснованы, корректны и полностью соответствуют поставленным задачам. Их научная новизна, а также достоверность не вызывает сомнений (данные получены различными методами современной микроскопии и четко документированы большим объемом прекрасных микрофотографий, рисунков и схем высокого качества).

**Автореферат** полностью отражает содержание диссертации.

В целом следует отметить, что диссертационная работа Карпуниной Полины Владимировны представляет собой полноценное законченное научное исследование, выполненное в лучших традициях Московской



научной школы по морфологии растений. Оно отличается тщательностью и продуманностью. Автором проделана большая, кропотливая работа с использованием современных методов морфолого-анатомического анализа, а также молекулярно-генетических методов. Полученные результаты отличаются новизной и имеют как теоретическое, так и практическое значение, внося существенный вклад в решение важных проблем современной морфологии растений (природа и разграничение мономерных и псевдомономерных гинееев). Данные результаты представлены на ряде научных конференций (10), опубликованы в ведущих международных и отечественных журналах (4, в том числе, 3 – в высокорейтинговых изданиях) и одной главой в коллективной монографии. Результаты работы широко обсуждаются как в отечественной, так и зарубежной литературе. Цель и задачи, поставленные автором, выполнены в полном объеме.

В качестве небольших замечаний к работе можно отметить следующее:

1. Использование некоторых не совсем точных и не всегда понятных формулировок. На стр. 45 Диссертации написано: «Растения каждый сезон производят новые половые структуры и имеют множественные, а не единичные наборы репродуктивных структур». Не совсем понятно, что автор понимает под «половыми структурами»? На стр. 50 диссертации отмечается, что стилодии в гинеее видов рода *Melanophylla* на изображениях цветка выглядят скрученными; далее в главе Результаты описывается скрученность лепестков в почкосложении, или скрученность почкосложения.

2. В работе (как в Диссертации, так и в автореферате) имеются небольшие опечатки.

3. В обширном Списке литературе, в целом оформленном по правилам, в ряде источников не приведены номера страниц (п.п. 248, 266).

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 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 требованиям Положения о совете по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Таким образом, соискатель Карпунина Полина Владимировна заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1. 5. 9 – Ботаника.

Официальный оппонент:  
кандидат биологических наук,  
ведущий научный сотрудник с  
возложением обязанностей заведующей  
лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии  
Федерального государственного бюджетного  
учреждения науки Ботанический институт  
им. В.Л. Комарова Российской академии наук (БИН РАН)  
Титова Галина Евгеньевна

01.11.2023

Контактные данные:

тел.: \_\_\_\_\_, e-mail: \_\_\_\_\_  
Специальность, по которой официальным оппонентом  
защищена диссертация: 03.02.01 – Ботаника (1988).

Адрес места работы:  
197022, г. Санкт-Петербург, вн. тер. г. муниципальный округ  
Аптекарский остров, ул. Профессора Попова, д. 2, литера В  
Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки Ботанический институт  
им. В.Л. Комарова Российской академии наук (БИН РАН)  
Тел.: \_\_\_\_\_; e-mail: \_\_\_\_\_

Подпись сотрудника  
Федерального государственного бюджетного  
учреждения науки Ботанический институт  
им. В.Л. Комарова Российской академии наук (БИН РАН)  
Титовой Г.Е. удостоверяю: