

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию

Ингрид Эдвиновны Локк

«ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗАВЕРШЕНИЯ МОРФОГЕНЕЗА СОЦВЕТИЯ У
МОДЕЛЬНОГО ОБЪЕКТА *ARABIDOPSIS THALIANA* И У
НЕМОДЕЛЬНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ ПОРЯДКА
ALISMATALES»,

представленную на соискание
ученой степени кандидата биологических наук

по специальности 03.02.01 – ботаника

Актуальность темы диссертационной работы. Механизмы структурной трансформации соцветий являются одной из наиболее дискуссионных проблем эволюционной морфологии соцветий. Некоторые дополнительные возможности в разработке этих проблем появились в связи с активным изучением морфогенеза и генетики развития растений. Однако ограниченный набор модельных объектов и отсутствие в ряде случаев детального морфологического и анатомического анализа структур пока не позволяют достигнуть качественно иного уровня понимания процессов эволюции генеративных структур. Тема исследования актуальна.

Научная новизна. Впервые с использованием единого методического подхода осуществлен синтез данных о морфологии, васкулярной анатомии, морфогенезе и закономерностях развития структур, интересных с точки зрения выявления механизмов возможных переходов от открытых соцветий к закрытым. Изучен характер варьирования разных признаков и процессов развития дефинитивных терминальных структур. Он соотнесен с особенностями расположения цветков.

Получены оригинальные данные о морфологии и структурной поливариантности генеративной сферы изученных представителей порядка Alismatales. Впервые определены количественные характеристики частоты встречаемости терминальных структур в природных популяциях.

На основе комплексного анализа впервые описаны различные структуры, морфологическая интерпретация которых сопряжена с определенными трудностями. Обоснована гипотеза о наличии у мутантов *Arabidopsis thaliana* терминального цветка. Изучена специфика строения и процессов его развития. У 6 видов *Potamogeton*, *Stuckenia pectinata* (L.) Börner и *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande выявлены терминальные

цветкоподобные структуры. Впервые проведен комплексный анализ аномальных трубчатых и нитчатых структур в соцветиях представителей Alismatales и предложена их оригинальная морфологическая интерпретация. Уточнены представления о развитии андроцея у видов рода *Potamogeton*. Впервые детально описаны (морфология, морфогенез, анатомия) брактей и лопастные трубчатые структуры у *Stuckenia pectinata*, особенности васкулатуры дистальной части оси соцветия в семействе Potamogetonaceae, случаи инверсии полярности тычинок у *Ruppia maritima* L. и мутанта *Arabidopsis thaliana*. Предложены оригинальные гипотезы, объясняющие возможные механизмы возникновения выявленных структур и вариантов их строения.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Результаты исследований раскрывают преимущества сопряженного анализа морфологии, васкулярной анатомии и морфогенеза генеративных структур покрытосеменных растений. Обоснована также целесообразность сопряженного анализа цветка и характера цветорасположения при изучении внутривидовой изменчивости и механизмов морфологической эволюции. Все это определяет методическую ценность работы.

На примере соцветий представителей порядка Alismatales проиллюстрированы некоторые важные для теоретической морфологии растений положения. Обосновано существование морфологического континуума между открытыми и закрытыми соцветиями, отмечена невозможность четкого разграничения этих типов у представителей отдельных таксонов. Показано также принципиальное единство (и сложность разграничения) процессов конгенитального срастания и разделения структур. Выявленные феномены необходимо учитывать при кладистическом анализе филогенетических отношений между таксонами и при моделировании процессов эволюции соцветий.

Ряд выявленных признаков и структур, предложенные варианты их морфологической интерпретации могут представлять интерес для систематики изученных таксонов, при изучении микроэволюционных процессов и закономерностей регуляции морфогенеза.

Представленные в работе материалы можно использовать в учебном процессе.

Личный вклад соискателя.

Диссертация является результатом комплексного изучения выбранных объектов, которое проведено соискателем лично. Автором диссертации

разработана и реализована программа исследований, обработаны и проанализированы полученные данные. И.Э. Локк обобщила полученные результаты, сформулировала итоговые положения и выводы.

Общая характеристика работы

И.Э. Локк проведены оригинальные значительные по объему комплексные исследования. Диссертация затрагивает разные проблемы структурной ботаники и биологии развития. Проанализированы закономерности морфогенеза соцветия у мутантов *Arabidopsis thaliana* и некоторых представителей порядка Alismatales.

Удачно выбраны объекты исследования. Интересные материалы собраны при изучении природных популяций. Оценена частота встречаемости разных структурных вариантов. Интерпретация морфологической природы выявленных структур дана на основе комплексного анализа данных морфологии, васкулярной анатомии и морфогенетических исследований.

Работа состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 188 работ, в том числе 143 работы на иностранных языках. Общий объем диссертации – 296 страниц. В работе приведено 139 рисунков и 23 таблицы.

Глава 1. Глава посвящена обзору литературы. Проанализированы работы по регуляторным генам, связанным с функционированием апикальных меристем побега. Рассмотрены работы по морфологии, васкулатуре, морфогенезу цветков объектов исследования. В разделе 1.4. обсуждаются используемые в работе понятия и термины. Автор хорошо знает отечественные и иностранные источники.

Глава 2. Охарактеризованы объекты, материалы и методы исследований. Несомненным достоинством работы является широкий спектр современных подходов и методов. Морфологические исследования были сопряжены с анатомическими. Использованы световая и сканирующая электронная микроскопия. Проведена экспериментальная работа по выращиванию растений дикого типа и мутантов *Arabidopsis thaliana*. Морфологическая поливариантность объектов из порядка Alismatales изучена в природных популяциях.

Достоинством работы является также представление полученных данных с использованием метода обобщенных диаграмм, который существенно увеличил наглядность и информативность иллюстративного материала. Статистическая обработка данных произведена с позиции разных подходов. Использованные методы статистического анализа

применены корректно.

Глава 3. Представляет основные результаты исследований. В ней приведены детальные описания структуры и морфогенеза цветка и соцветия, охарактеризована васкулатура терминальной части типичных и нетипичных соцветий для каждого изученного объекта. Особую ценность имеют данные о частоте встречаемости разных структур.

Глава 4. Эта глава имеет особое значение для теоретической морфологии растений. В ней дана интерпретация описанных генеративных структур. Выяснение морфологической природы анализируемых генеративных структур во многих случаях было сопряжено с определенными трудностями. Методическую ценность представляет комплексный подход, который использовала И.Э. Локк для решения этой задачи. При определении топографии и статуса структур на верхушке соцветия у представителей порядка *Alismatales*, наряду с положением брактей и другими морфологическими особенностями учтены данные по морфогенезу и васкулярной анатомии. Особенно актуален такой подход при изучении различных вариантов сростаний. Эти критерии использованы и при анализе терминального цветка у мутантов *Arabidopsis thaliana*.

И.Э. Локк изучены очень интересные материалы по соцветиям нетипичного строения. Высказаны обоснованные предположения о механизмах их формирования. Заслуживают специального внимания выявленные И.Э. Локк случаи «инвертированности» латеральных тычинок. Этот вариант изменения полярности органов цветка встречается у покрытосеменных растений крайне редко.

Интересна гипотеза о сопряженности процессов увеличения объема флоральной меристемы и формированием терминальных структур, развивающихся из объединенных зачатков боковых цветков у видов *Ruppia*. Выявлена также и другие важные тенденции. Компактное расположение цветков повышает вероятность редукции числа их элементов, уменьшения стабильности их расположения, формирования «гибридных» структур в терминальном и верхнем боковом цветках на границе зоны их контакта.

Выводы и положения, выносимые на защиту. Выводы, завершающие диссертацию, полностью соответствуют поставленным задачам, достоверно отражают полученные результаты. Они корректны и обоснованы, подводят итог большой и многоплановой работе.

Положения, выносимые на защиту, логически вытекают из материалов диссертации. Они связаны с общими закономерностями организации и эволюции разнообразия открытых и закрытых соцветий, подходами к его

анализу. В качестве основополагающего принципа предложено изучение и сопоставление спектров варьирования структур. Эффективность этого подхода продемонстрирована в представленной к защите диссертации.

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, схемы строения васкулярной системы) способствовало достижению высокого уровня точности, информативности и наглядности.

Работа является достойным образцом использования системного подхода в структурной ботанике. И.Э. Локк проявила себя в качестве высококвалифицированного 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 15 работ. Среди них 4 статьи на русском и английском языках в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ. Полученные автором материалы в достаточной мере апробированы и обсуждены на региональных, всероссийских и международных конференциях.

Замечания и пожелания

1. Название работы излишне громоздкое, а само деление объектов исследования на «модельные» и «немодельные» не совсем правомерно. Объекты, названные автором «немодельными», также были подвергнуты комплексному изучению и анализу. В чем же тогда заключается их «немодельность»? Основное содержание работы вполне бы могло отразить название «Закономерности морфогенеза соцветия у *Arabidopsis thaliana* и некоторых представителей порядка *Alismatales*».

2. Названия глав в большей степени соответствуют рубрикам статьи. На мой взгляд, в диссертации формировать и называть главы лучше с учетом специфики содержания работы и обсуждаемого материала.

Материал внутри глав работы И.Э. Локк также может быть сгруппирован в соответствии с типом анализируемой структуры или модусом трансформации. В этом случае будет удобнее сопоставлять и сравнивать разные объекты. По крайней мере, при оформлении монографии целесообразно учесть возможность применения такого подхода.

3. В работе неоднократно упомянуты «гибридные» органы. В данном случае мы сталкиваемся с проявлением неполного гомеозиса. Однако в обзоре литературы это явление специально не рассматривается.

4. Изученная И.Э. Локк изменчивость генеративных структур представителей порядка Alismatales хорошо иллюстрирует проявление разных форм структурной поливариантности. Можно было бы в обсуждении акцентировать внимание на этот феномен и работы, посвященные концепции поливариантности развития и подходам к ее классификации.

5. На с. 37 обсуждается работа W.S. Worsdell (1905), в которой рассматривается проблема постгенитального ращепления. Отмечено, что «случаи дихотомии и плейотомии, по мнению автора, являются реверсиями к предковому состоянию, так как такое ветвление характерно для плаунов и водорослей». В какой степени идентичны рассматриваемые явления?

Однако высказанные замечания не затрагивают сути работы и полученных результатов. Диссертация Ингрид Эдвиновны Локк «Закономерности завершения морфогенеза соцветия у модельного объекта *Arabidopsis thaliana* и у немодельных покрытосеменных растений из порядка Alismatales» выполнена высоким методическим уровне.

Значимость для науки и производства полученных результатов.

Работа вносит определенный вклад в развитие структурной ботаники. Полученные результаты представляют также интерес для эволюционной морфологии растений, разделов биологии развития, связанных с анализом морфогенеза, систематики изученных таксонов порядка Alismatales.

Они могут быть полезны при разработке концепции модульной организации, комплексного подхода к структурному анализу генеративной сферы растений. Они представляют также определенный интерес для работ, связанных с изучением структурной поливариантности и гомеозиса.

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

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диссертация Ингрид Эдвиновны Локк «ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗАВЕРШЕНИЯ МОРФОГЕНЕЗА СОЦВЕТИЯ У МОДЕЛЬНОГО ОБЪЕКТА *ARABIDOPSIS THALIANA* И У НЕМОДЕЛЬНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ ПОРЯДКА ALISMATALES», представленная на соискание ученой степени кандидата биологических наук, является завершённой научно-исследовательской работой, основанной на богатом оригинальном фактическом материале. Она вносит определённый вклад в развитие морфологии растений. Работа соответствует всем критериям, установленным в пунктах 9—11 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 г., предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата наук, а ее автор заслуживает присвоения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.01 – ботаника.

Профессор кафедры ботаники ФГБОУ ВО

«Тверской государственной университет»

доктор биологических наук

Нотов

А. Нотов
Александр Александрович

170100, г. Тверь, ул. Желябова, д. 33

Телефон 8(4822)325971

18 ноября 2015 г.

Профессор
по кафедре



Кенескулов С.А.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ А.А. НОТОВА

2010 год

1. **Андреева Е.А., Нотов А.А.** Специфика спектра аномальных вариантов цветоносов древесных и травянистых моноподиально нарастающих розоцветных // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: Материалы Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» / Под. ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. Киров: Изд. ВятГГУ, 2010. С. 297–300.
2. **Андреева Е.А., Нотов А.А.** Топологические и морфологические аспекты полиморфизма аномальных цветков представителей комплекса *Alchemilla vulgaris* L.s.l. // Биология развития: морфогенез репродуктивных структур и роль соматических, стволовых клеток в онтогенезе и эволюции: Материалы Междунар. конф. посвящ. 50-летию юбилею Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН (13–16 декабря 2010 г.). СПб.: КМК, 2010. С. 18–20.
3. **Нотов А.А.** Репродуктивные системы модульных организмов: пути и способы повышения надежности // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2010. Вып. 19, №27. С. 83–128.

2011 год

4. **Андреева Е.А., Нотов А.А.** О подходе к классификации аномалий генеративной сферы моноподиально-розеточных розоцветных // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2011. Вып. 24, №32. С. 93–104.
5. **Нотов А.А.** Пути и способы эмбрионизации в эволюции онтогенеза модульных организмов // Наук. вістник Луганськ. націонал. аграр. ун-ту. Сер. Біологічні науки. Луганськ: Элтон-2, 2011. №28. С. 44–48.
6. **Нотов А.А.** Структурные и биологические аспекты эмбрионизации онтогенеза модульных организмов // Современная биология растений: Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 65-летию основания ЮНЕСКО, 340-летию становления анатомии растений и 145-летию выхода работы основоположника генетики Г. Менделя «Опыты над растительными гибридами», 100-летию основания гербария Луганского НАУ (Украина, Луганск, 20–24 июня 2011 г.) / Ред. И.Д. Соколов. Луганск: Элтон-2, 2011. С. 86–88.
7. **Notov A.A.** Modular organization – a model for biological research // Wulfenia. 2011. Vol. 18. P. 113–131.

2012 год

8. **Нотов А.А.** Концепции фракталов и псевдоциклов как методологическая база анализа семофилеза модульных живых существ // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения: Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 95-летию кафедры ботаники Тверского гос. ун-та (г. Тверь, 21–24 нояб. 2012 г.). Тверь: ТвГУ, 2012. С. 51–53.
9. **Нотов А.А.** Разнообразие жизненных циклов модульных организмов с позиций репродуктивной биологии // Эмбриология, генетика и биотехнология: Материалы IV Междунар. школы для молодых ученых (3–9 декабря 2012 г., г. Пермь) / Под общ. ред. Л.В. Новоселовой. Пермь: Изд. ПГНИУ; Ижевск: С.А. Пермьяков, 2012. С. 92–97.
10. **Нотов А.А.** Фрактальность морфогенеза модульных организмов как результат псевдоциклического характера эволюции // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия: конф., 14–16 нояб. 2012 г.): Тезисы. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2012. С. 33–34.

11. **Notov A.A.** Modes of embryonization in the evolution of the ontogenesis of modular organisms // *Wulfenia*. 2012. Vol. 19. P. 15–21.

2013 год

12. **Андреева Е.А., Нотов А.А.** Аномалии генеративной сферы моноподиально-розеточных Rosaceae // Современная ботаника в России: Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (г. Тольятти, 16–21 сент. 2013 г.). Т. I: Эмбриология. Структурная ботаника. Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Палеоботаника. Биосистематика. Тольятти: Кассандра, 2013. С. 30–31.
13. **Нотов А.А.** Сложные жизненные циклы модульных организмов с позиций синергетики // Синергетика в общественных и естественных науках: Материалы Междунар. междисциплинар. науч. конф. с элементами науч. школы для молодёжи (г. Тверь, 18–21 апр. 2013 г.). Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 202–205. (Девятые Курдюмовские чтения).
14. **Нотов А.А., Андреева Е.А.** Аномалии генеративных структур у моноподиально-розеточных розоцветных (Rosaceae: Rosoideae): Монография. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2013. 198 с.
15. **Нотов А.А., Жукова Л.А.** О роли популяционно-онтогенетического подхода в развитии современной биологии и экологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32, № 31. С. 293–330.
16. **Notov A.A.** Diversity of life cycles of modular organisms and reproductive biology // *International Journal of Plant Reproductive Biology*. 2013. Vol. 5. № 1. P. 15–20.
17. **Notov A.A., Andreeva E.A.** Classification of generative structure anomalies of monopodial rosette-forming Rosaceae // *International Journal of Plant Reproductive Biology*. 2013. Vol. 5. № 2. P. 148–155.

2014 год

18. **Нотов А.А.** Гомеозисные трансформации на базе модульной организации и проблема целостности биосистем // Конференция «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия» (г. Москва, 16–18 апреля 2014 г.): Тезисы. М.: ПИН им. А.А. Борисяка РАН, 2014. С. 31–33.
19. **Нотов А.А.** Роль гомеозиса в эволюции модульных живых существ и проблема целостности биосистем // Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия. М.: ПИН РАН, 2014. С. 102–119. (Сер. Гео-биологические системы в прошлом).
20. **Нотов А.А., Жукова Л.А.** Популяционно-онтогенетический подход и фундаментальные исследования в биоморфологии // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества), 29–31 мая 2014 г. Киров: Радуга-ПРЕСС, 2014. С. 208–217.
21. **Notov A.A., Andreeva E.A.** Homeosis variants of reproductive structure anomalies of *Geum rivale* L. (Rosaceae) // *International Journal of Plant Reproductive Biology*. 2014. Vol. 6. № 1. P. 45–53. DOI 10.14787/ijprb. 2014.6.1.45–53.
22. **Notov A.A., Andreeva E.A.** Morphological analysis of anomalous flowers of *Alchemilla monticola* Opiz (Rosaceae) // *International Journal of Plant Reproductive Biology*. 2014. Vol. 6. № 2. P. 165–173. DOI 10.14787/ijprb. 2014.6.2.165–173.

23. **Нотов А.А.** Гомеозис и надежность репродуктивных систем модульных организмов // Известия РАН. Сер. биол. 2015. № 3. С. 248–257. DOI: 10.7868/S0002332915030078.
24. **Нотов А.А.** Дифференциация и специализация структур в эволюции некоторых групп высших растений // Успехи современного естествознания. 2015. № 2. С. 146–150.
25. **Нотов А.А.** Концепция модульной организации как методическая основа анализа различных аспектов биоразнообразия // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы VI Всерос. науч. конф. с междунар. участием (11–14 марта 2015 г.). Йошкар-Ола, 2015. С. 93–95.
26. **Нотов А.А.** Специфика морфогенеза и онтогенеза модульных организмов как основа псевдоциклического характера их структурной эволюции // Конференция «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабельность» (Москва, 21–23 апреля 2015 г.): Тезисы. М.: ПИН РАН, 2015. С. 49–50.
27. **Нотов А.А.** Псевдоциклические преобразования в эволюции модульных организмов и проблема целостности биосистем // Морфогенез: устойчивость и вариабельность. М.: ПИН РАН, 2015. С. 1–18.
28. **Notov A.A.** Homeosis and evolution of modular organisms // Paleontological Journal. 2015. Vol. 49, № 14. P. 1–10. DOI: 10.1134/S0031030115140117.
29. **Notov A.A.** Homeosis and reliability of reproductive systems in modular organisms // Biology Bulletin. 2015. Vol. 42, № 3. P. 196–205. DOI: 10.1134/S1062359015030073.
30. **Notov A.A., Andreeva E.A.** The location of anomalous flowers on flower-bearing stems of *Alchemilla monticola* Opiz (Rosaceae) // International Journal of Plant Reproductive Biology. 2015. Vol. 7. № 1. P. 32–38. DOI 10.14787/ijprb. 2015.7.1.32–38.
31. **Notov A.A., Andreeva E.A.** Analysis of anomalous flowers of *Alchemilla micans* Buser (Rosaceae) // International Journal of Plant Reproductive Biology. 2015. Vol. 7. № 2. P. 113–119. DOI 10.14787/ijprb. 2015.7.2.113–119.

Отзыв официального оппонента

на диссертационную работу Локк Ингрид Эдвиновны «Закономерности завершения морфогенеза соцветия у модельного объекта *Arabidopsis thaliana* и у немодельных покрытосеменных растений из порядка *Alismatales*», представленную на соискание учёной степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.01 — ботаника.

Диссертационная работа соискателя посвящена изучению закономерностей завершения морфогенеза соцветия у мутантов *tfl1* и *tfl2* модельного объекта *Arabidopsis thaliana* и в природных популяциях некоторых представителей порядка *Alismatales* (*Potamogeton*, *Stuckenia*, *Ruppia*, *Triglochin*), а также сравнению спектров варьирования, способов образования и морфологической природы структур, расположенных на верхушке соцветия. Представляет собой хороший пример сопряжённого изучения варьирования плана строения цветка и характера цветорасположения у покрытосеменных растений при рассмотрении внутривидовой изменчивости и анализе морфологической эволюции.

Ингрид Эдвиновна изучила по единой методической схеме характер варьирования дефинитивной терминальной структуры, васкулатуры и процессов морфогенеза в верхушечной части соцветия модельных мутантов *tfl1* и *tfl2* *Arabidopsis thaliana* и некоторых видов порядка *Alismatales* из родов *Potamogeton*, *Stuckenia*, *Ruppia*, *Triglochin*, для которых установлен или предполагается переход от открытых к закрытым соцветиям. Подробно рассмотрен характер расположения цветков в сопряжении с варьированием плана строения цветка. На модельном объекте *Arabidopsis thaliana* проверена гипотеза о наличии терминального цветка у нескольких мутантов по гену *TFL1* и мутанта *tfl2-1* на основе комплексного изучения общей морфологии, васкулатуры и характера морфогенеза верхушек соцветия. В результате показано, что все соцветия этих мутантов завершаются истинными цветками, хотя и отличными по плану строения от боковых цветков. В ходе морфогенеза терминальных цветков у мутантов по генам *TFL1* и *TFL2* отсутствует стадия закрытого бутона, а у боковых цветков этих мутантов её образование происходит позже, чем у растений дикого типа экотипа *Columbia*. У изученных мутантов заложение первых органов терминального цветка происходит по спирали, продолжающей единую спираль расположения органов на оси соцветия. Характер варьирования васкулатуры оси соцветия у мутантов по гену *TFL1* и мутанта *tfl2-1* различается.

Автором подробно изучены терминальные структуры соцветий представителей *Alismatales*. Для 4 видов (*Potamogeton lucens*, *P. natans*, *Ruppia cirrhosa*, *R. maritima*) впервые получены количественные данные о частоте встречаемости терминальных структур в природных популяциях, причём у рдестов она со-

ставила не менее 17%, а в среднем около 25%. Для 6 видов *Potamogeton* (*P. alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. crispus*, *P. gramineus*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*), *Stuckenia pectinata* и *Ruppia cirrhosa* впервые отмечено наличие терминальных цветкоподобных структур. Изучены морфогенез и анатомическое строение аномальных трубчатых и нитчатых структур в соцветиях *Alismatales* на примере видов рода *Potamogeton* и предложена их морфологическая интерпретация как единственного листочка околоцветника сильно редуцированных стерильных цветков. Эта гипотеза вполне согласуется с отсутствием трубчатых и нитчатых структур у видов *Ruppia*, не имеющих околоцветника. Показано принципиальное сходство характера морфогенеза тычинок в терминальных структурах и латеральных цветках *Potamogeton*, а в латеральных цветках — у тычинок в трансверзальном и медианном положении, что уточняет ранее имевшиеся представления о развитии андроцея у видов рода.

У *Stuckenia pectinata* автор впервые обнаружила хорошо развитые брактей, а также лопастную трубчатую структуру на верхушке соцветия, образованную сросшимися брактейми, и детально описала их морфологию, морфогенез и анатомию.

Для всех 10 изученных видов сем. *Potamogetonaceae* (*Groenlandia densa*, *P. alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. crispus*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*, *Stuckenia pectinata*) Ингрид Эдвиновна впервые показала характерные особенности васкулатуры дистальной части оси соцветия. Также было выявлено 2 принципиально разных типа иннервации латеральных цветков у представителей сем. *Potamogetonaceae*, предложена и обоснована гипотеза о неоднократном возникновении одного из этих типов в связи с уменьшением числа цветков в соцветии и диаметра главной оси. Обнаружены случаи разделения проводящих пучков в радиальной (а не тангентальной) плоскости в дистальной части оси соцветия в роде *Potamogeton*, выдвинута гипотеза, объясняющая этот необычный для семенных растений феномен.

Детальное изучение соцветий позволили автору впервые описать случаи инверсии полярности органов (тычинок) у *Ruppia maritima* и мутанта *tfl1 Arabidopsis thaliana*, возникающие при срастании или тесном расположении цветков, соответственно.

Резюмируя, можно сказать, что Ингрид Эдвиновна тщательно подошла к изучению вопроса морфогенеза представителей порядка *Alismatales*. Очень удачно выбрала в качестве модельного объекта *Arabidopsis thaliana*, не только потому, что это первое растение, геном которого был полностью секвенирован в 2000 г., но и потому, что характер генетической регуляции морфогенеза верхушки соцветия, основанный на анализе мутантов, лучше всего изучен именно у этого вида.

Несомненным достоинством работы является применение полученных данных при анализе морфологической эволюции и рассмотрении внутривидовой изменчивости, непрерывной связи между открытыми и закрытыми соцветиями, анализа филогенетических отношений между таксонами и моделирова-

ния эволюции цветорасположения. Полученные данные о регуляции морфогенеза цветка и поддержания стабильности ориентации его органов вызывают особенный интерес.

Отдельно отметим высокую грамотность и хороший русский язык диссертации, богатый иллюстративный материал и качественное оформление работы.

В целом актуальность работы, её новизна несомненны, цели и задачи исследования, защищаемые положения, выдвинутые Ингрид Эдвиновной в рукописи диссертации и автореферате выполнены полностью и успешно рассмотрены в соответствующих главах и разделах. В практическом плане результаты работы могут быть использованы для решения вопросов морфологии, анатомии, морфогенеза и филогении высших растений, а также при чтении специализированных курсов лекций и при проведении соответствующих учебных практических занятий в ВУЗах страны.

Остановимся на характеристике непосредственно работы и её разделов.

Структура диссертации. Работа состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы (188 источников) и приложения (23 таблицы). Изложена на 296 с., проиллюстрирована 139 рисунками. Диссертация объёмна, текст очень насыщен информацией, хорошо и грамотно проиллюстрирован, процитированы все важнейшие публикации по теме, начиная от первоисточников, заканчивая новейшими работами.

Введение. Включает все необходимые разделы для диссертации. *Актуальность исследования* даёт в достаточно развёрнутом виде и очень информативно постановку проблемы и выбор объектов исследования. *Цели и задачи исследования* сформулированы, исходя из поставленной проблемы и выбранных объектов, они чёткие и понятные. *Научная новизна* в полной мере содержит сведения, что нового было открыто и обнаружено в ходе данного исследования. В разделе *Научная и практическая значимость работы* описывается возможное использование полученных результатов в соответствующих исследованиях по морфологии, анатомии, морфогенезу и филогении высших растений, решении вопросов по систематике и эволюции рассмотренных групп *Alismatales*, а также их включение в учебный процесс по ботанике в ВУЗах страны. *Положения, выносимые на защиту* хорошо сформулированы и отражают понимание основных проблем эволюционной морфологии. В *Апробации работы* приведён внушительный список всероссийских и международных специализированных конференций самого высокого уровня, что не оставляет сомнений в качестве представленных материалов. В разделе *Публикации* приводится, что по теме диссертации опубликовано 4 статьи в профильных российских и международных журналах и множество тезисов и материалов конференций, что соответствует требованиям к кандидатским диссертациям. Далее описывается *Структу-*

ра и объём диссертации и приводятся *Благодарности* всем помогавшим при подготовке диссертации.

Глава 1. Обзор литературы. Здесь приводится очень подробный анализ литературных данных, разделённый на тематические разделы, посвящённые: генетическим аспектам регуляции; особенностям строения модельных растений *Arabidopsis thaliana* дикого типа и мутантов; филогенетическому положению, характеристике экологии и строения, морфогенеза репродуктивных структур, изученных представителей *Alismatales*; понятию «фасциация». Особо отметим очень удачный анализ литературы, касающийся феномена и объёма понятия «фасциация». В качестве небольшого замечания, отметим, что в части «Морфогенез цветка и особенности строения флоральных органов у растений» раздела 1.2.1 при описании морфогенеза цветка *Arabidopsis thaliana* дикого типа, сделанного D. R. Smyth et al. (1990), хорошо было бы привести рисунок или схему этого процесса для лучшего понимания особенностей.

Глава 2. Материалы и методы. В разделе детально изложены сведения с какими объектами проведена работа и какие методы были использованы при морфологическом и анатомическом изучении, а также при дальнейшей обработке данных. Представленный раздел в полной мере показывает, что работа выполнена на самом высоком методическом уровне. Особенно впечатляет графическая обработка и анализ. Замечаний нет.

Глава 3. Результаты. Здесь последовательно изложены результаты изучения морфологии соцветий с особым вниманием к терминальным структурам, морфогенеза соцветий и цветков, проводящей системы соцветий у представителей *Alismatales* (сем. *Potamogetonaceae*, *Triglochin maritima*, *Ruppia maritima* и *R. cirrhosa*) и различных форм *Arabidopsis thaliana*. Отдельно отметим статистический анализ различий в морфологии растений, структуре соцветий, строения цветков, васкулатуре у мутантов *Arabidopsis thaliana* по разным генам, который очень наглядно показал специфику различных мутантов и позволил проследить особенности их морфогенеза. Замечательно, что автор применила три критерия для выяснения терминальных цветкоподобных структур, а именно внешнюю морфологию, морфогенез и васкулатуру соцветия. Соискатель фактически нашла новый систематический признак у вида *Stuckenia pectinata*, а именно наличие трубчатой лопастной структуры на верхушке соцветия и хорошо развитых брактеей. Текст главы богато иллюстрирован диаграммами расположения цветков в соцветии, различных структур в соцветии, индивидуальными диаграммами цветков, обычными и СЭМ фотографиями цветков, соцветий и структур, микрофотографиями поперечных срезов в различных частях соцветия, детальными схемами васкулатуры соцветия и цветков. Весь представленный иллюстративный материал приведён к месту, он самого высокого качества и высочайшей информативности. Глава написана настолько детально

и настолько насыщена информацией, что понимание текста даётся с трудом при первом прочтении, только внимательное и неоднократное к нему обращение позволяет вникнуть в суть изложения.

В качестве замечания можно высказать лишь порядок подачи информации. В предыдущих главах везде автор начинал с рассмотрения модельного вида *Arabidopsis thaliana*, потом только видов *Alismatales*. Здесь же сначала идут *Alismatales*, затем *Arabidopsis thaliana*. Несколько непоследовательно.

Глава 4. Обсуждение. В этой части приводится анализ вышеизложенных результатов. Обсуждены вариации филлотаксиса, морфология, морфогенез соцветий и цветков, васкулатура типичных и нетипичных соцветий, с краткими выводами о терминальных цветкоподобных структурах и их природе у видов *Alismatales* (сем. *Potamogetonaceae*, *Ruppia* spp., *Triglochin maritima*) и различных форм *Arabidopsis thaliana*. Показано, что терминальные структуры у *Alismatales* произошли в результате конгенитального срастания боковых цветков с потерей их индивидуальности у *Potamogetonaceae* и *Ruppia* spp., а редкие полимерные терминальные цветкоподобные структуры у *Triglochin maritima* произошли в результате фасциации, т.е. увеличения числа терминальных цветков. У некоторых мутантов *Arabidopsis thaliana* на верхушке соцветия образуется терминальный цветок, иногда с тесно приближенными к нему боковыми, без потери их индивидуальности. Он имеет спиральный околоцветник, продолжающий спираль филлотаксиса оси соцветия; для него и приближенных к нему боковых цветков характерна редукция числа органов. Очень интересен анализ «гибридных органов» в строении верхних боковых цветков и терминального цветка *Arabidopsis thaliana*, возникающих при плотном расположении цветков на границе зон органов разного типа. Согласно АВС-модели экспрессии гомеозисных генов, когда экспрессия генов класса А отвечает за формирование чашелистиков, А и В — лепестков, В и С — тычинок, С — плодолистиков, и модели определения типа органов, зоны экспрессии генов имеют форму кольца для генов класса А и В и круга для класса С. Однако автор показала, что в реальности зачатки лепестков в развитии боковых цветков очень малы. На этом основании, ею выдвигается гипотеза, что зона экспрессии генов класса В имеет неправильную форму: её верхняя граница — окружность, а нижняя граница — волнистая. Нижняя граница идет по линии, разделяющей зоны экспрессии генов классов А и С и лишь небольшими участками (в местах формирования будущих лепестков) заходит в зону экспрессии гена А. Таким образом, возникает дополнительная граница областей расположения разного типа органов между чашелистиками и тычинками, и как следствие — время от времени возникают «гибридные» органы между чашелистиком и тычинкой. *Обсуждение* заканчивается *Заключением*, где резюмируется все полученные данные о морфологии, терминальных структурах, васкулатуре соцветий у рассмотренных видов растений, анализируется сходство и различие этих особенностей, их таксономическое и эволюционное значение.

В качестве замечания можно высказать лишь также последовательность изложения (см. выше).

Выводы. Представленные 6 выводов кратко и предельно чётко подводят итог исследования и информации, изложенной в 4 главах рукописи.

Литература. Список использованной литературы включает 188 работ, 143 из них на иностранных языках. В нём представлены все важнейшие публикации по теме, начиная от первоисточников, заканчивая новейшими работами.

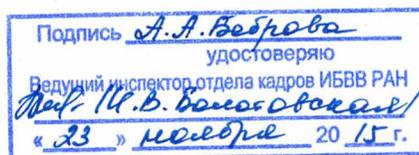
Результаты диссертации очень интересны, проработаны на собственном материале с привлечением самых передовых идей, оригинально и убедительно интерпретированы диссертантом. Актуальность и качество работы, достаточный объём первичного материала, высочайший уровень его обработки и анализа, знакомство автора с широким спектром литературы, апробация результатов на конференциях, освещение основных положений в публикациях, в том числе в 4 статьях в изданиях, рекомендуемых ВАК РФ, свидетельствуют о диссертации, как о состоявшемся и очень перспективном исследовании, которое может послужить образцом для последующих работ по эволюционной морфологии. Стоит порекомендовать автору продолжить публикацию её интереснейших результатов.

Содержание автореферата полностью соответствует тексту диссертационной работы.

Считаем, что диссертационная работа «Закономерности завершения морфогенеза соцветия у модельного объекта *Arabidopsis thaliana* и у немодельных покрытосеменных растений из порядка *Alismatales*» выполнена в соответствии с критериями, установленными в пунктах 9—11 «Положения о порядке присуждения учёных степеней», утверждённого Постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание учёной степени кандидата наук, а её автор, Ингрид Эдвиновна Локк, бесспорно заслуживает присвоения учёной степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.01 — ботаника.

Бобров Александр Андреевич
кандидат биологических наук, и. о. заведующего
лабораторией систематики и географии водных растений
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
Российской академии наук;
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, 109;
8 48547 24 042; adm@ibiw.yaroslavl.ru; www.ibiw.ru

А. Бобров
23.11.2015



Бобров Александр Андреевич
кандидат биологических наук, специальность 03.02.01 — ботаника;
и. о. заведующего лабораторией систематики и географии водных растений
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
Российской академии наук;
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, 109;
8 48547 24 042; adm@ibiw.yaroslavl.ru; www.ibiw.ru

Список основных работ за последние 5 лет (2011—2015 гг.)

Бобров А. А., Чемерис Е. В. Речная растительность бассейна Ветлуги (Костромская область) // **Бюл. МОИП. Отд. биол.** 2011. Т. 116. Вып. 2. С. 44—62.

Бобров А. А., Волкова П. А. О находках *Potamogeton strictifolius* A. Benn. и *P. × nitens* Web. (*Potamogetonaceae*) в Якутии // **Бюл. МОИП. Отд. биол.** 2011. Т. 116. Вып. 3. С. 76—77.

Бобров А. А., Чемерис Е. В. Растительный покров малой южнотаёжной реки и его изменение при зарегулировании стока (на примере реки Куекша, Костромская область) // **Тр. КарНЦ РАН. Биогеография. Вып. 13.** 2012. № 1. С. 33—47.

Бобров А. А., Филиппов Д. А. *Myriophyllum sibiricum* (*Haloragaceae*) в Вологодской области // **Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биол.** 2012. Вып. 3. С. 25—30.

Бобров А. А., Чемерис Е. В. Малоизвестные сообщества речных макрофитов на севере европейской России // **Изв. Самарск. НЦ РАН.** 2012. Т. 14. № 1 (4). С. 971—973.

Шарапов А. В., Чемерис Е. В., Бобров А. А. Запасы надземной фитомассы речных макрофитов Верхнего Поволжья и её сезонная динамика // **Раст. ресурсы.** 2013. Т. 49. Вып. 1. С. 48—56.

Бобров А. А., Чемерис Е. В., Филиппов Д. А. Материалы к флоре Вологодской области // **Тр. КарНЦ РАН. Биогеография. Вып. 14.** 2013. № 2. С. 39—45.

Бобров А. А., Мочалова О. А. Заметки о водных сосудистых растениях Магаданской области // **Бот. журн.** 2013. Т. 98. № 10. С. 1287—1299.

Bobrov A. A., Zalewska-Gałosz J., Chemeris E. V. *Potamogeton × clandestinus* (*P. crispus × P. natans*, *Potamogetonaceae*), a new natural pondweed hybrid discovered in Europe // **Phytotaxa.** 2013. Vol. 149. № 1. P. 31—49.

Бобров А. А., Мовергоз Е. А. Экологические и фитоценоотические особенности *Batrachium circinatum*, *B. trichophyllum* и *B. kauffmannii* (*Ranunculaceae*) // **Бот. журн.** 2014. Т. 99. № 3. С. 325—340.

Бобров А. А., Мочалова О. А., Чемерис Е. В. Заметки о водных и прибрежно-водных сосудистых растениях Камчатки // **Бот. журн.** 2014. Т. 99. № 9. С. 1025—1043.

Мочалова О. А., Чемерис Е. В., Бобров А. А. Флора водных макрофитов озера Чистое (Магаданская область) // **Вестн. ДВО РАН.** 2014. № 3. С. 20—26.

Бобров А. А., Мочалова О. А., Чемерис Е. В. *Schoenoplectus acutus* (*Cyperaceae*) — новый для флоры России североамериканский вид на Камчатке // **Бот. журн.** 2014. Т. 99. № 10. С. 1133—1138.

Бобров А. А., Мочалова О. А. Заметки о водных сосудистых растениях Якутии по материалам якутских гербариев // **Нов. сист. высш. раст.** 2014. Т. 45. С. 122—144 + табл. I, II.

Nobis M., Nowak A., Ebel A. L., Nobis A., Nowak S., Gudkova P. D., Verkhozina A. V., Erst A. S., Łazarski G., Olonova M. V., Piwowarczyk R., Bobrov A. A., Khrustaleva I. A., Plašek V., Silantyeva M. M., Zalewska-Gałosz J. Contribution to the flora of Asian and European countries:

new national and regional vascular plant records, 3 // **Acta Bot. Gall.: Bot. Letters**. 2015. Vol. 162. N 2. P. 1—13.

Бобров А. А., Эрст А. С., Анькова Т. В., Мовергоз Е. А. Числа хромосом водяных лютиков (*Ranunculus* секция *Batrachium*, *Ranunculaceae*) флоры России // **Бот. журн.** 2015. Т. 100. № 6. С. 595—601.

Landucci F., Řezníčková M., Šumberová K., Chytrý M., Aunina L., Biță-Nicolae C., Bobrov A., Borsukevych L., Brisse H., Čarni A., Csiky J., Cvijanović D., De Bie E., De Ruffray P., Dubyna D., Dimopoulos P., Dziuba T., FitzPatrick Ú, Font X., Gigante D., Golub V., Hennekens S. M., Hrivnák R., Iemelianova S., Jandt U., Jenačković D., Jansen F., Kački Z., Lájér K., Matulevičiūtė D., Mesterházy A., Michalcová D., Paal J., Papastergiadou E., Properzi A., Radulović S., Rodwell J. S., Schaminée J. H. J., Šilc U., Sinkevičienė Z., Stančić Z., Stepanovich J., Teteryuk B., Tzonev R., Venanzoni R., Weekes L., Willner W. WetVegEurope: a database of aquatic and wetland vegetation of Europe // **Phytocoenologia**. 2015. Vol. 45. N 1—2. P. 187—194.

Чемерис Е. В., Николин Е. Г., Филиппова В. А., Бобров А. А. *Nymphaea tetragona* (*Nymphaeaceae*) в Центральной Якутии: распространение, экология, охрана // **Бот. журн.** 2015. Т. 100. № 9. С. 951—961.

Bobrov A. A., Zalewska-Gałosz J., Jopek M., Movergoz E. A. *Ranunculus schmalhauseni* (section *Batrachium*, *Ranunculaceae*), a neglected water crowfoot endemic to Fennoscandia — a case of rapid hybrid speciation in postglacial environment of North Europe // **Phytotaxa**. 2015. Vol. 233. N 2. P. 101—138.

Nobis M., Ebel A. L., Nowak A., Paszko B., Bobrov A. A., Kotukhov Y. A., Kupriyanov A. N., Nobis A., Zalewska-Gałosz J., Olonova M. V., Verloove F., Chen W.-L., Kushunina M., Kwolek D., Lashchinskiy N. N., Piwowarczyk R., Sukhorukov A. P., Nowak S., Plášek V., Pliszko A. Contribution to the flora of Asian and European countries: new national and regional vascular plant records, 4 // **Acta Bot. Gall.: Bot. Letters**. 2015. Vol. 162. N 4.

Учёный секретарь ИБВВ РАН К. С. Н.



И. Н. Крылова