

О Т З Ы В официального оппонента к.б.н. П.Г. Ефимова
на диссертационную работу Н.А. Вислобокова
«Сравнительная морфология и репродуктивная биология некоторых вьетнамских
представителей рода *Aspidistra* (Asparagaceae s.l., Asparagales)»,
представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук
по специальности 03.02.01 – «Ботаника»

В наш век технического прогресса все сильнее ощущается разрушительное действие человека на первичные экосистемы. Особенно сильно такое влияние наблюдается в развивающихся странах тропической зоны, где хозяйство еще сильно зависит от природных ресурсов, а традиционный уклад жизни и экономическая ситуация не обеспечивают альтернативных замен этим ресурсам. Неизбежное аграрное освоение все новых и новых площадей в таких странах уже поставило существование естественных тропических экосистем на грань вымирания, а причины культурного и экономического характера не позволяют организовать полноценную охрану природы даже в условиях заповедников. Если конкретные виды еще могут быть сохранены в условиях культуры, то экологические связи внутри экосистемы подлежат только сохранению *in situ*. В качестве примера можно привести исследованный автором по оранжерейным образцам вид *Aspidistra locii*, характеризующийся очень необычным устройством цветка. Наиболее вероятно, что этот вид в природе уже не существует, и в таком случае мы никогда не узнаем каков был истинный механизм его опыления (диссертант совершенно прав что не высказывает необоснованных предположений об этом).

Стесненные различными трудностями технического плана, исследователи тропических флор и фаун зачастую сводят свою деятельность к описательной биологии, декларируя «долиннеевскую степень изученности» тропической биоты и даже априорно ставя под сомнение наличие дарвиновской эволюции на основе естественного отбора, популяционную структуру видов и другие вопросы касающиеся функционирования и эволюции тропических экосистем. Род *Aspidistra* является хорошим объектом для подобных предположений, учитывая узкий эндемизм многих его видов, неясность биологии их опыления, непривычный полиморфизм в части таких казалось бы основополагающих морфологических признаков как число лепестков (у лилейных), и еще более туманные эволюционные механизмы, создавшие данное разнообразие. Таким образом, тема диссертации Н.А. Вислобокова относится к актуальным проблемам современной биологии, которые необходимо исследовать именно сейчас, пока в природе сохранились хотя бы фрагменты нетронутых тропических экосистем. Диссертант блестяще решает все вопросы и расставляет казалось бы мало связанные друг с другом особенности объектов своего исследования в логичную цепочку, связи в которой обусловлены особенностями эволюции рода, экологическими связями в экосистеме и органогенезом. Для решения этих вопросов потребовалось привлечь широчайший спектр методов – и инструментарий анатома, включая световую и электронную микроскопию, и методы используемые в молекулярной филогенетике, и применить длительные полевые наблюдения за процессами опыления в природе, и даже задействовать методы работы с зоологическими объектами, обычно не используемые в практике ботанических исследований. Исследование автора произведено на самом высоком уровне, и получены ответы (либо аргументированные предположения) на все задачи диссертации. Качество диссертационного исследования и его результаты намного превышают требования, предъявляемые к кандидатским диссертациям по ботанике. Это подтверждает и список публикаций диссертанта, из которого следует, что все 4 рецензируемые статьи не только соответствуют требованиям ВАК, но и цитируются базой данных Web of Knowledge. Они опубликованы в журналах с высоким импакт-фактором, что показывает их высокое качество.

Сама диссертация изложена на 226 страницах, состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы из 283 работ, из которых 244 на иностранных языках, и приложения.

Введение в работу вполне обосновывает актуальность темы, выбранной диссертантом, содержит корректный перечень задач, решение которых необходимо для реализации цели работы – анализа морфологии вьетнамских видов рода *Aspidistra* в сопоставлении с особенностями их репродуктивной биологии и экологии. Можно было бы даже добавить – «и их значение в эволюции рода», учитывая мультидисциплинарность проведенного исследования.

Глава 1 содержит необходимый и достаточный экскурс в историю изучения вопроса. Диссертант совершенно прав, не вдаваясь в дебри систематики, и совершенно справедливо концентрирует свое внимание на том, что касается классификации аспидистр, а также на сведениях по морфологии и анатомии цветка.

Можно отметить один мелкий технический недостаток, касающийся изложения материала (стр. 12, 7-3 строки снизу): не вполне понятна логика отнесения аспидистр к семействам *Convallariaceae* и *Asparagaceae*: в обоих случаях эти семейства содержат роды *Convallaria*, *Asparagus* и *Aspidistra*, перенося тем самым вопрос о семейственной принадлежности в плоскость правил ботанической номенклатуры, что не отражено в тексте.

Глава 2 содержит не менее полную характеристику сведений, известных о репродуктивной биологии аспидистр до того момента как диссертант начал исследовать этот вопрос. До начала работ автора сведения по этим вопросам были крайне скудными и противоречивыми – мы видим, что оказавшаяся верной миофильная гипотеза хоть и предлагалась ранее, но не была широко признаваемой.

Глава 3 содержит «обзор основных типов аттракции при энтомофильном опылении семенных растений». Главу следует признать вполне достаточной в рамках поставленных задач, однако можно отметить мелкий технический недостаток в классификации механизмов аттракции, предложенный автором работы. Нектар сам по себе едва ли может быть первичным аттрактантом, в отличие от источаемого им запаха или манящего внешнего вида цветка, поэтому первый пункт классификации – «первичным аттрактантом является пища – нектар или пыльца» не совсем верно сформулирован. Причем как этот пункт классификации, так и следующий – «первичным аттрактантом является предоставление опылителю убежища или места для выведения потомства» – не исключают и того, что указано в третьем альтернативном варианте – «обманная аттракция». Вероятно, автору логичнее было бы давать классификацию исключительно по вторичным аттрактантам. Однако этот момент никак не затрагивает корректность характеристик способов опыления представленных ниже. Можно добавить, что говоря о пылеядных бабочках автором не упоминаются наиболее известные из них, а именно подотряд первичных зубатых молей. Однако сам по себе этот момент трудно считать недостатком, поскольку едва ли можно требовать от диссертанта, чтобы он предоставил полный перечень всех насекомых питающихся пыльцой.

Глава 4 – «материалы и методы» – знакомит читателя с обширным перечнем методов, которые диссертанту пришлось применить для того, чтобы ответить на непростой вопрос, сформулированный в задаче работы. Позволю себе добавить, что из этой главы явствует упорство, с которым автор добивался и добился ответа на поставленные вопросы. Многое из того, что представлено в разделе кратко – например, наблюдения в природе и сбор опылителей, алгоритмы построения филограмм и другое – по-видимому, потребовало от автора недюжинного упорства, значительных временных, физических, умственных и, по-видимому, также финансовых затрат. На стр. 49-50 указано, что ряд видов собранных автором, введены в культуру; это является

существенным плюсом работы, но в тексте не указано, в каких конкретно ботанических садах собранные автором растения сохраняются.

Текст 5-й главы – «морфология изученных видов» – со всей полнотой раскрывает ее название. Автор совершенно справедливо концентрирует усилия на анализе морфологии тех структур, которые потенциально могут быть зацеплены эволюционным процессом и обеспечивают связи с другими компонентами экосистемы тропического леса. В связи с этим вполне обоснованно, что автор уделяет меньшее внимание анатомии вегетативных структур, например листьев, хотя они и могут содержать признаки значимые для систематики (форма листа, рафиды, признаки хлоренхимы и др.), а вопросы касающиеся анатомических особенностей и адаптационного значения светлых пятен на листьях также представляют интерес. Можно было бы также указать процент цветков с нестандартной мерностью в наиболее детально изученных популяциях. Однако рассмотрение этих вопросов выходит за рамки задач диссертации. Я также отмечу, что данная глава очень качественно иллюстрирована.

Работая над поставленными задачами, автор описал несколько новых видов. В работе представлены изображения их типов. Как ботаника-систематика, меня интересует, почему типы двух видов – *A. paucitepala* и *A. xuansonensis* – не содержат цветков, хотя вполне возможно что оценка ситуации на основании представленных фотоснимков некорректна – цветки аспидистры мелкие и могут быть незаметны на фотоснимке гербарного экземпляра.

Также интересует вопрос о степени обособленности новых описанных видов от других, прежде известных науке. В дальнейшем, в главе 7, содержится более подробное описание сходств и различий новоописанных видов с ранее имеющимися, однако более подробное сравнение идет как правило всего с одним видом. При этом родство внутри рода, не имеющего (по вполне объективным причинам) достаточно корректной внутривидовой классификации, что также отмечено автором, может не быть столь однозначным. В частности, представляет интерес, насколько по мнению автора существенны отличия видов *A. paucitepala* и *A. brachystyla*, отличающиеся цветом цветков, числом листочком околоцветника и размерными параметрами, учитывая что для других видов в данной же работе мы видим существенный внутривидовой полиморфизм по данным показателям.

Очень сложная для исследования васкулатура цветка изучена, проиллюстрирована и описана в тексте более чем успешно. Рисунки разверток васкулатуры приведены с неизбежными упрощениями, объективно необходимыми в данном случае, ведь мы имеем дело, как показал автор, с неупорядоченной структурой – атактостелой, однако это упрощение стоило бы четче отметить в подрисовочных подписях для полного соответствия тексту описаний.

Ввиду выявленного полиморфизма перицикла, возникает любопытство – возможен ли, по мнению автора, переход паренхимного перицикла в склеренхимный по длине корня, и может ли рассматриваться этот признак у аспидистры как маркер возраста органа.

Глава 6 имеет ключевое значение в исследованиях автора и содержит подробное описание полевых исследований за репродуктивной биологией. Главу отличает корректность планирования эксперимента, ясность представления материала, полнота описания условий работ и высокое качество представленных иллюстраций. Даже при подробном прочтении главы остается впечатление крайне качественно проделанной работы, автора которой нельзя упрекнуть ни в разработанной методике, ни в ее реализации. Только как проявление интереса читателя, возникает вопрос о том, какую часть отмеченных на цветке двукрылых удавалось отловить, ставили ли задачу отловить максимальное число опылителей, и мог ли повлиять на успешность процесса опыления факт отлова насекомых. При этом мне совершенно очевидно, что задача отлова насекомых в процессе наблюдения за цветками находящимися в тропическом лесу на уровне земли, сопряжена со значительными «пространственными» трудностями. В главе 6 также

содержится очень выигрышное во всех отношениях описание результатов сравнения видовой принадлежности имаго и личинок мух-галлиц путем секвенирования участка гена цитохром-оксидазы, и не менее необходимое изучение однородности пыльцевых зерен для того, чтобы исключить возможность принять недоразвитые пыльцевые зерна за пыльцевые зерна, содержимое которых было поглощено личинками галлиц. Вообще, использование математических методов в данной работе тем корректно, что не выходит за пределы необходимости, чем иногда грешат авторы свободно оперирующие математическим инструментарием.

Глава 7 – «таксономический статус исследованных видов» - содержит вполне корректный анализ полученных данных. Содержимое первой подглавы выходит за рамки ее темы, и содержит не только обсуждение вопроса таксономического статуса, но и описание результатов изучения числа видов аспидистр совместно произрастающих в одном сообществе, что в данном случае имеет тесную связь с вопросами эволюции. Во второй подглаве мне импонирует то, что автор не ограничивается вариантом интерпретации строения нетипичных цветков как имеющих некротную мерность, но рассматривает альтернативные объяснения, например о возможном расположении листочков околоцветника в 3-х кругах. Третья подглава, посвященная анализу васкулатуры, также содержит корректный анализ проблемы, а один из ее основных выводов – что цветок аспидистр является терминальной структурой – несмотря на свою неожиданность, вполне обоснован. Очень импонирует вывод о том, что число тычинок неоднозначно соответствует числу лепестков у вида *Aspidistra locii*, несмотря на то, что у прочих видов наблюдается четкое соответствие – действительно, отсутствие позиционной информации в онтогенезе от одних органов может затруднить образование фиксированного числа других органов. Возможно, этот вывод можно распространить и на цветок других видов аспидистр, объясняя плавающую мерность цветка иннервацией со стороны нечетко упорядоченной системы проводящих пучков – атактостелы. Не менее корректно и последовательно изложены заключения автора о механизмах опыления исследованных видов, в частности об опылении *Aspidistra xuansonensis*. Автор пишет, что никакие виды аспидистр не вырабатывают нектар (стр. 176), а страницей ранее упоминается что *A. carnosa* имеет слабый фруктовый аромат. Возникает вопрос – насколько в данном случае стоит разделять понятия наличия запаха и наличия нектара, не может ли быть, что эти явления связаны и обеспечиваются одними и теми же участками железистой ткани на структурах цветка?

Выводы работы полностью соответствуют поставленной цели работы и ее задачам, логично вытекают из анализа собранных автором данных, и таким образом вполне обоснованы. Список литературы и приложения не вызывают никаких вопросов. Опечатки (напр., «секвенирование») в тексте работы незначительны и не мешают восприятию информации. Фрагменты текста в которых понимание смысла затруднительно из-за стилистических недостатков, практически отсутствуют. Автореферат полностью отражает содержание и выводы диссертации.

Замечу, что именно способность автора нестандартно мыслить, его способность ставить под сомнение общепринятые точки зрения способствовали тому, что автор блестяще справился с поставленными задачами, ответил на вопросы, которые прежде оставались неразгаданными. В заключение необходимо также отметить, что данная диссертация – одна из немногих, выполненных целиком на зарубежном материале. Ввиду ее высокого научного уровня и широких международных контактов автора, данная работа оказывается одной из немногих, благодаря которым поднимается престиж отечественной науки в мире. При этом необходимо отметить наличие практических трудностей, с которыми сталкивается исследователь из России, выходя на международную арену (вспомним, например, отсутствие поддержки международных экспедиций фондом РФФИ).

Представленная диссертация соответствует требованиям п. 9 и 10 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 года №842, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата биологических наук, а её автор, Николай Александрович Вислобоков, достоин присуждения степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.01 – «Ботаника».

Кандидат биологических наук
научный сотрудник
отдела Гербарий высших растений
Федерального государственного бюджетного учреждения
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
(адрес: 197376, Санкт-Петербург,
ул. Проф. Попова, дом 2)
Тел.: (812)3725449
e-mail: efimov@binran.ru

Петр Геннадьевич Ефимов



Подпись руки Ефимова П.Г.
ЗАВЕРЯЮ Майор Чернышова

ОТДЕЛ КАДРОВ
Ботанического института
им. В.Л. Комарова
Российской академии наук



Список основных публикаций официального оппонента П.Г. Ефимова по направлению диссертации Н.А. Вислобокова в рецензируемых научных изданиях за последние 5 лет (не более 15 публикаций):

1. Efimov P.G. Revealing the decline and expansion of Orchids of NW European Russia // Eur. J. Env. Sci. 2011. Vol. 1, N 2. P. 7-17.
2. Ефимов П.Г. Орхидные северо-запада европейской России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области). М: КМК, 2012. Второе издание. 220 с.
3. Ефимов П.Г. Генетический полиморфизм *Dactylorhiza baltica*, *D. fuchsii* и *D. incarnata* (Orchidaceae) на северо-западе Европейской части России // Бот. журн. 2012, 97(6): 47-57.
4. Efimov P.G. An intriguing morphological variability of *Platanthera* s.l. // Eur. J. Env. Sci. 2011. Vol. 1, N 2. P. 125-136.
5. Jin X.-H., Efimov P. *Platanthera ovatilabris* and *P. dulongensis* spp. nov. and new records of *Platanthera* (Orchidaceae, Orchidoideae) for Yunnan and Tibet, China // Nordic J. Bot. 30(3): 291-298. 2012.
6. Ефимов П.Г. Род *Liparis* (Orchidaceae) на территории России // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 10. С. 1458-1480.
7. Efimov P.G., Sorokina I.A. *Epipogium aphyllum* in NW-European Russia: distribution and habitats // J.Eur.Orch. 2011. 43(1): 99-118.
8. Ефимов П.Г. Криптические виды кокушников (*Gymnadenia*: Orchidaceae, Magnoliophyta) России // Генетика. 2013. Т. 49. № 3. С. 343-354.
9. Куропаткин В.В., Ефимов П.Г. Конспект родов *Anacamptis*, *Neotinea* и *Orchis* s.str. (Orchidaceae) флоры России и сопредельных стран с обзором проблемы подразделения *Orchis* s.l. на отдельные роды // Ботанический журнал. 2014. Т. 99, № 5. С. 555-593.
10. Efimov P.G., Jin X.-H. Typification of specific and infraspecific names in Asian *Platanthera* (Orchidaceae) // Taxon. Vol. 63. N 5. P. 1117-1121.
11. Sennikov A.N., Efimov P.G., Kuropatkin V.V. Revised typifications of *Orchis morio* and its Linnaean varieties (Orchidaceae): what descriptions may tell about their corresponding material // Taxon. Vol. 63. N 6. P. 1319-1326.
12. Ефимов П.Г. Конспект рода любка (*Platanthera*, Orchidaceae) флоры Китая // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. № 3. С. 350-363.
13. Efimov P. *Platanthera whangshanensis* (S.S. Chien) Efimov, a Forgotten Orchid of Chinese Flora // Taiwan. 2013. Vol. 58. N 3. P. 189-193.
14. Efimov P., Jäkäläniemi A., Bogdanov A., Abeli T., Wannas L., Tuomi J. Self-pollination in *Calypso bulbosa* // J. Eur. Orch. 2012. 44(2): 349-364.
15. Nuraliev M.S., Efimov P.G., Averyanov L.V., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Cephalanthera exigua* (Orchidaceae), a new species and genus for the flora of Vietnam // Wulfenia. 2014. 21. P. 95-102.

Отзыв официального оппонента

на диссертацию

Вислобокова Николая Александровича

«Сравнительная морфология и репродуктивная биология некоторых вьетнамских представителей рода *Aspidistra* (Asparagaceae s.l., Asparagales)»,
представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Диссертация Николая Александровича Вислобокова посвящена изучению сравнительной морфологии и анатомии вегетативных и репродуктивных органов и репродуктивной биологии малоизученного тропического рода *Aspidistra*. Тропические флоры вообще и флора юго-восточной Азии, в частности, отличаются чрезвычайно высоким видовым богатством, но до настоящего времени остаются все еще слабо изученными. Ни один из многолетних международных флористических проектов, таких как “Flora Malesiana”, “Flora of Thailand”, “Flore du Laos, Cambodia et Vietnam” до настоящего времени еще даже не приблизились к своему завершению. При этом каждый год с территории тропических лесов описываются десятки, если не сотни, новых, ранее неизвестных науке видов растений. К таким недостаточно изученным группам тропических растений относится и род *Aspidistra*, в пределах которого известно около 120 видов, описанных, преимущественно, в конце 20 – начале 21 века. Вместе с тем, детального изучения морфологии и особенностей репродуктивной биологии видов этого рода, родственного майникам и ландышам флоры умеренных регионов, до сих пор никем не производилось. Исследование Н.А. Вислобокова проводилось, в том числе, и на территории Северного Вьетнама – в пределах центра наибольшего видового разнообразия этого рода. Учитывая высокие темпы вырубки тропических лесов в юго-восточной Азии, в результате которого многие виды могут исчезнуть еще до их обнаружения и описания, исследование Н.А. Вислобокова представляется весьма актуальным.

Рассматриваемая диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 283 работы (из них 39 на русском и 244 на иностранных языках). Общий объем диссертации составляет 226 страниц, из которых на приложение приходится 7 страниц. Диссертация обильно и прекрасно иллюстрирована 53 рисунками, представляющими собой по большей части высококачественные фотографии, сделанные с живых растений в природе, гербарных образцов, а также анатомических срезов фиксированного материала и фотографий, сделанных на СЭМ.

Первые три главы диссертации посвящены обзору имеющихся в литературе сведений о систематике и морфологии видов рода *Aspidistra*, достаточно противоречивых взглядов на их репродуктивную биологию (разные авторы приводили аргументы в пользу опыления их мухами, наземными ракообразными и даже моллюсками), а также об основных типах аттракции у энтомофильных семенных растений.

Четвертая глава посвящена подробному описанию материала и методов исследования. Работа основана, в первую очередь, на изучении живых растений и фиксированного в поле материала, собранных самим автором в Северном и Южном Вьетнаме в ходе двух достаточно длительных экспедиций в 2011 и 2013 годах. Кроме них, автором были привлечены растения, культивируемые в оранжереях ботанических садов МГУ и БИН им. В.Л. Комарова РАН, а также гербарные коллекции ряда крупных отечественных и зарубежных гербариев. Методы анатомических и морфологических исследований, а также исследования ДНК рассматриваемых в диссертации видов, описаны достаточно подробно. Следует подчеркнуть, что молекулярно-генетическое исследование включало не только сами исследуемые растения, но и их потенциальных опылителей, для идентификации которых автором была выделена ДНК из насекомых, обнаруженных в цветках *Aspidistra*, для секвенирования участка цитохром С оксидазы I, используемой для баркодинга у животных.

Пятая глава содержит подробные морфологические описания, включающие анатомию корней и васкулярную анатомию цветков для всех 8 изученных видов *Aspidistra*. Три из этих видов были описаны автором, как новые для науки, по результатам сравнения с имевшимся в его распоряжении материалом и существующими в литературе ключами и описаниями. Все описания прекрасно проиллюстрированы цветными фотографиями, в том числе и микрофотографиями, а также схемами васкуляризации цветков, реконструированными автором по сериям поперечных срезов. Детально разобрано строение цветков разных видов, различающихся мерностью цветка, формой рыльца и степенью срастания листочков околоцветника.

Шестая глава посвящена результатам исследования репродуктивной биологии изученных видов. Приводятся очень подробные данные по динамике цветения изученных видов, а также наблюдений над опылителями видов *Aspidistra* в пяти локальных флорах Северного и Южного Вьетнама. Автором установлено, что на цветках всех видов встречались различные муравьи и двукрылые, причем в двух случаях, у *A. subrotata* и *A. huansonensis*, опыляющие их грибные комарики и мушки-галлицы откладывают яйца внутрь цветка, личинки питаются пыльцой, а опыление производится имаго, после покидания ими цветков. Цветки всех изученных автором видов посещались также и

муравьями, однако ни в одном случае муравьи не выполняли функцию опылителей, так как либо не могли проникнуть внутрь цветка из-за своих размеров, либо, как показали непосредственные наблюдения автора, тщательно счищали с себя пыльцу, если оказывались испачканными ею.

Следует еще особо отметить, что для идентификации как морфологически уклонявшихся вегетативных особей *Aspidistra*, встречавшихся в некоторых изученных автором популяциях, так и для идентификации опылителей, автором широко и успешно использовались методы ДНК-баркодинга. Опылители, будучи крайне мелкими насекомыми, изучены под сканирующим электронным микроскопом, для выяснения особенностей питания личинок мух, встреченных в цветках *Aspidistra*, автором проводилось изучение содержимого их кишечника.

Все эти необычайно тонкие наблюдения, документированные фотографиями и видеосъемкой (которая, конечно, не представлена в тексте диссертации, но демонстрировалась автором в докладах на ряде конференций и, я надеюсь, будет продемонстрирована и на защите диссертации), характеризуют Н.А. Вислобокова, как наблюдательного исследователя-натуралиста, владеющего широким спектром современных биологических методов.

Седьмая глава посвящена обсуждению результатов. В первом ее разделе автор обсуждает проблемы таксономической идентификации исследованных им видов аспидистр, а также проблемы систематики рода в целом. Автор вполне убедительно показывает, что признак мерности цветка чрезвычайно изменчив в пределах рода *Aspidistra*, в некоторых случаях даже в пределах одного вида, и не может быть положен в основу таксономического деления рода на секции, как это было сделано китайскими исследователями. Поэтому секционная принадлежность и родственные связи трех описанных Н.А. Вислобовым новых видов пока остаются неясными. Автор также обоснованно предполагает, что неуспешность попыток реконструкции филогении рода по молекулярным данным связана с его молодостью и вероятной сетчатой эволюцией. Для дальнейшей разработки систематики рода автор считает наиболее перспективным сочетание молекулярно-генетических данных и детального изучения признаков гинецея.

Второй раздел главы специально посвящен проблеме мерности цветка в роде *Aspidistra*. Автор интерпретирует цветки видов рода с разным числом листочков околоцветника и элементов андрогнея как пентациклические, имеющие мерность от тетрамерных до мономерных, причем в целом ряде случаев мерность оказывается некратной, или нецелой. Так, цветки с 7, 5 и 3 листочками околоцветника интерпретируются, как 3,5, 2,5 и 1,5-мерные. Вместе с тем, автор признает, что возможна

и иная трактовка строения цветков *Aspidistra*, если рассматривать их, как не пента-, а трициклические. Тогда можно обойтись и без нецелой мерности. Убедительных доказательств однозначной правильности той или иной точки зрения, однако, не дают ни анатомические исследования, ни изучение почкосложения.

Третий раздел главы посвящен обсуждению васкулатуры цветка *Aspidistra*, реконструированной автором для видов с разным числом элементов цветка. Одним из наиболее важных и хорошо аргументированных выводов этой весьма трудоемкой работы оказалось обосновываемое Н.А. Вислобоковым положение об истинно терминальном положении цветка *Aspidistra*, что резко отличает его от близких родов, таких как *Convallaria* и *Majanthemum*, имеющих кистевидные соцветия с боковым положением цветков. Терминальное положение цветка рассматривается автором, как косвенный аргумент, объясняющий нестабильность мерности цветка у представителей рода. Автор также детально рассматривает различные возможные интерпретации строения цветка *A. loci*, у которой листочки околоцветника полностью срастаются друг с другом, утрачивая индивидуальность.

В разделе 7.4 обсуждаются данные по биологии опыления различных видов *Aspidistra*, собранные автором в ходе его полевых и лабораторных исследований. Все виды разделяются им на три группы по строению цветка, коррелирующие с типом опыления и характером опылителей. Отдельный раздел 7.5 посвящен детальному обсуждению особого случая миофилии (с развитием личинок опылителя внутри цветка) у *A. huansonensis*. Еще два раздела этой главы посвящены обсуждению проблем экологии тропического леса, в частности, роли цветков аспидистр, как места скопления потенциальных жертв хищных беспозвоночных, в т.ч. муравьев и пауков.

Выводы работы полностью соответствуют полученным результатам, хорошо сформулированы и подтверждают, что все поставленные в исследовании задачи были выполнены. Автореферат соответствует содержанию диссертации.

К предлагаемой к защите работе Н.А. Вислобокова можно все же сделать ряд замечаний технического характера. Так, хотя, как я указывал выше, сама диссертация прекрасно иллюстрирована, ни один из рисунков или фотографий не попали в автореферат, что, несомненно, затрудняет его восприятие. В любом случае, текст автореферата следовало проиллюстрировать хотя бы одной схемой васкулатуры цветка и рисунком, содержащим реконструированные автором диаграммы цветков с различной мерностью. На стр. 147 диссертации присутствует ошибка в подписях к рис. 48: фотографиям 48 Д и 48 Е в подписях соответствуют обозначения Г и Д, а что такое фото 48 Г – непонятно. Текст диссертации также грешит большим числом опечаток. Чтобы не

быть голословным, для примера, на стр. 156 читаем: "Предствитель", "секвинировании", "внутидидовой изменчивости". Подобными опечатками пестрит весь текст диссертации.

Вместе с тем, сделанные замечания носят сугубо технический характер и нисколько не умаляют значения проделанной автором работы. По своей актуальности, научной новизне, объему проведенных исследований и практической значимости полученных результатов представленная к защите диссертация соответствует требованиям п.9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата наук, а ее автор, Николай Александрович Вислобоков, достоин присуждения ему степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.01 – «Ботаника».

Отзыв представил



Шанцер Иван Алексеевич

старший научный сотрудник Лаборатории гербарий
Федерального государственного бюджетного учреждения
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина
Российской академии наук,
доктор биологических наук

Адрес: Москва 127276, Ботаническая ул. 4,
ГБС РАН

E-mail: ischanzer@gmail.com

2 февраля 2015 г.

Подпись И.А. Шанцера заверяю
Ученый секретарь
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА им. Н.В. Цицина
Российской академии наук



Список основных публикаций официального оппонента И.А. Шанцера по направлению диссертации Н.А. Вислобокова в рецензируемых научных изданиях за последние 5 лет

- Тимонин А. К., Озерова Л. В., Шанцер И. А. Становление суккулентной организации у южноафриканских Senecioneae (Asteraceae) // Журн. общей биол., 2014. Т. 75, № 1. С. 25–37.
- Polina A. Volkova, Ivan A. Schanzer, Ilya V. Meschersky. Colour polymorphism in common primrose (*Primula vulgaris* Huds.): many colours—many species? // Plant Syst. Evol. 2013. Vol. 299, N 6. P. 1075–1087. DOI 10.1007/s00606-013-0780-3
- И.А. Шанцер Филогения и систематика недавно дивергировавших групп на примере рода *Rosa* // Современные проблемы биологической систематики. Под ред. акад. А.Ф. Алфимова и С.Д. Степаньянц. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 2013. Труды Зоологического института РАН, Приложение № 2. С. 202–216.
- Schanzer Ivan A., Semenova Maria V., Shelepova Olga V., Voronkova Tatyana V. Genetic diversity and natural hybridization in populations of a clonal plant *Mentha aquatica* L. (Lamiaceae) // Wulfenia. 2012. P. 131–139.
- Супрун Н.А., Шанцер И.А. Генетическая изменчивость видов родства *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) по данным ISSR маркирования // Бюл. Главн. бот. сада. 2012. Вып. 198, №4. С. 41–48
- Федорова А.В., Шанцер И.А., Мещерский И.Г. Гибридизация между *Rosa rubiginosa* L. и *R. villosa* L. в условиях заповедника «Белогорье» (урочище «Стенки изгорья») и природа *R. oskolensis* Buzunova et Grigorj. // Бюл. Главн. бот. сада. 2012. Вып. 198, №4. С. 33–40.
- Шанцер И.А., Вагина А.В. и Остапко В.М. 2011. Критическое исследование шиповников (*Rosa* L.) заповедника "Хомутовская степь" // Бюллетень МОИП. Отдел биологический, 116(3): 38–49.
- Крамина Т.Е., Шанцер И.А. Анализ спонтанной гибридизации между двумя диплоидными видами лядвенцев (*Lotus* L., Fabaceae) в Волгоградской области // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 6. С. 820–833.
- Шанцер И.А., Кутлунина Н.А. МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ У ШИПОВНИКОВ (*Rosa* L.) СЕКЦИИ Caninae DC. // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 5. С. 564–573. (Schanzer I.A., Kutlunina N.A. Interspecific Hybridization in Wild Roses (*Rosa* L. sect. Caninae DC.) // Biology Bulletin, 2010, Vol. 37, No. 5, pp. 480–488.)

- De Carvalho D., Ingvarsson P.K., Joseph J., Suter L., Sedivy C., Macaya-Sanz D., Cottrell J., Heinze B., Schanzer I. and Lexer C. Admixture facilitates adaptation from standing variation in the European aspen (*Populus tremula* L.), a widespread forest tree // Mol. Ecol. 2010. Vol. 19. P. 1638–1650.
- Fedorova A.V., Schanzer I.A., Kagalo A.A. Local differentiation and hybridization in populations of wild roses in W Ukraine // Wulfenia. 2010. Vol.17. P. 1-17.
- Шанцер И.А. Эффективность опыления и семенного размножения в природной популяции коричневого шиповника (*Rosa majalis* Herrm. s.l.) // Бюл. Главн. бот. сада. 2006. Вып. 192. С. 88-94.
- Schanzer, I. A. 2005 [2006]. Three new species of *Ophiorrhiza* (Rubiaceae-Ophiorrhizeae) from Thailand. Thai Forest Bull. (Bot.), 33: 161-170.
- Шанцер И.А. Сем. 37. ASPHODELACEAE Juss. — АСФОДЕЛЕВЫЕ // В кн.: Флора Нижнего Поволжья. Том 1, Споровые, голосеменные, однодольные. М.: КМК, 2006. С. 334-335.
- Шанцер И.А. Сем. * NEMEROCALLIDACEAE R. Br. — ЛИЛЕЙНИКОВЫЕ // В кн.: Флора Нижнего Поволжья. Том 1, Споровые, голосеменные, однодольные. М.: КМК, 2006. С. 335.
- Шанцер И.А. Сем. 40. HYACINTHACEAE Batsch — ГИАЦИНТОВЫЕ // В кн.: Флора Нижнего Поволжья. Том 1, Споровые, голосеменные, однодольные. М.: КМК, 2006. С. 368-372.
- Шанцер И.А. Сем. * AMARYLLIDACEAE St.-Hil. — АМАРИЛЛИСОВЫЕ // В кн.: Флора Нижнего Поволжья. Том 1, Споровые, голосеменные, однодольные. М.: КМК, 2006. С. 380.
- Шанцер И.А. Сем. 45. ORCHIDACEAE Juss. — ОРХИДНЫЕ, или ЯТРЫШНИКОВЫЕ // В кн.: Флора Нижнего Поволжья. Том 1, Споровые, голосеменные, однодольные. М.: КМК, 2006. С. 389-406.