

## Сведения о результатах публичной защиты

**Николаева Любовь Александровна**

**Диссертация «Репродуктивная биология некоторых видов  
рода *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) Северо-Запада России»**

**Специальность 1.5.9. Ботаника**

Члены диссертационного совета 24.1.002.01, присутствовавшие на заседании при защите диссертации: д.б.н. Гельтман Д.В., д.б.н. Новожилов Ю.К., к.б.н. Сизоненко О.Ю., д.б.н. Андреев Михаил Петрович, д.б.н. Афолина О.М., д.б.н. Власов Д.Ю., д.б.н. Головнева Л.Б., д.б.н. Дорофеев В.И., д.б.н. Журбенко М.П., д.б.н. Змитрович И.В., д.б.н. Кирцидели И.Ю., д.б.н. Кравцова Т.И., д.б.н. Матвеева Н.В., д.б.н. Нешатаева В.Ю., д.б.н. Родионов А.В., д.б.н. Сытин А.К., д.б.н. Токарев Ю.С., д.б.н. Шамров И.И.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ДИССЕРТАЦИОННОГО СОВЕТА 24.1.002.01,  
СОЗДАННОГО НА БАЗЕ ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО  
БЮДЖЕТНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ НАУКИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА  
ИМ. В.Л. КОМАРОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК, ПО  
ДИССЕРТАЦИИ НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ КАНДИДАТА  
НАУК

аттестационное дело № \_\_\_\_\_

решение диссертационного совета от 20 марта 2024 г. № 165

О присуждении Николаевой Любви Александровне, гражданке Российской Федерации, ученой степени кандидата биологических наук.

Диссертация «Репродуктивная биология некоторых видов рода *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) Северо-Запада России» на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9. Ботаника принята к защите 25 октября 2023 г. (протокол заседания № 164) диссертационным советом 24.1.002.01, созданным на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022, г. Санкт-Петербург,

вн.тер.г. муниципальный округ Аптекарский остров, ул. Профессора Попова, д. 2, литера В, приказ Рособнадзора № 737-448 от 04.04.2008, № 2059-2672 от 22.10.2009, № 766- 294/448 от 02.04.2010 и приказы Минобрнауки России № 105/нк от 11.04.2012, № 67/нк от 21.02.2014, №153/нк от 15.02.2016, №33/нк от 24.01.2017, приказы Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № 50/нк от 03.08.2018, № 487/нк от 26.05.2021.

Соискатель Николаева Любовь Александровна, 1992 года рождения.

В 2013 году окончила бакалавриат, в 2015 году окончила магистратуру Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Санкт-Петербургский государственный университет» по направлению «Биология». В 2022 г. окончила очную аспирантуру Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук по направлению подготовки 06.06.01 Биологические науки.

Работает старшим лаборантом-исследователем в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

Диссертация выполнена в лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

Научный руководитель – кандидат биологических наук, Титова Галина Евгеньевна, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический институт им. В.Л. Комарова, ведущий научный сотрудник с возложением обязанностей руководителя лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии.

Официальные оппоненты:

Юдакова Ольга Ивановна, доктор биологических наук, доцент Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Саратовский национальный исследовательский

государственный университет имени Н.Г. Чернышевского»; декан биологического факультета, заведующий кафедрой генетики;

Яндовка Людмила Фёдоровна, доктор биологических наук, доцент Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена», профессор кафедры ботаники и экологии; дали положительные отзывы на диссертацию.

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет», г. Санкт-Петербург в своем положительном отзыве, подписанном Романовой Мариной Андреевной, кандидатом биологических наук, доцентом кафедры ботаники и Паутовым Анатолием Александровичем, доктором биологических наук, профессором, заведующим кафедры ботаники, указала, что диссертация Николаевой Любови Александровны «Репродуктивная биология некоторых видов рода *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) Северо-Запада России» является завершённой научно-квалификационной работой и посвящена комплексному изучению особенностей эмбриологии, анализу процессов опыления, оплодотворения, систем скрещивания, степени полиморфизма проростков, оценке и репродуктивной биологии трех видов рода *Pinguicula* L. (жирянка) на территории Северо-Запада России. Ее прикладное значение не вызывает сомнений, поскольку виды рода *Pinguicula* представлены локальными малочисленными популяциями, имеют в Российской Федерации статус редких и охраняемых видов, и при разработке мер по их сохранению значимы сведения об особенностях репродуктивной биологии. Полученные в работе данные о развитии мужских и женских репродуктивных структур, биологии цветения, опыления и прорастания, оценка семенной продуктивности позволили выявить факторы, лимитирующие распространение жирянок на Северо-Западе России. Диссертация вносит весомый вклад в исследование актуальной для эволюционной морфологии

растений проблемы о происхождении псевдомонокотилии ("ложнооднодольности") в роде *Pinguicula* и представляет собой удачный пример сочетания классических эмбриологических методов с популяционными. Основные результаты диссертации, основанные на тщательном изучении богатого оригинального фактического материала, статистической обработке количественных данных достоверны; выводы обоснованы. К очевидным достоинствам работы следует отнести высокое качество иллюстративного материала, четкий и грамотный стиль изложения. Диссертационная работа «Репродуктивная биология некоторых видов рода *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) Северо-Запада России», представленная на соискание ученой степени кандидата биологических наук, является завершённой научно-исследовательской работой, вносит существенный вклад в разработку проблемы изучения репродуктивной биологии растений. По актуальности, новизне, теоретической и прикладной значимости, достоверности полученных результатов диссертация соответствует всем критериям, установленным в пунктах 9-11, 13, 14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 г., а ее автор Любовь Александровна Николаева заслуживает присуждения учёной степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9. Ботаника.

Соискатель имеет 11 опубликованных работ, все по теме диссертации, из них в рецензируемых научных изданиях опубликовано 3 работы, из которых 2 включены в Scopus, 7 работ относятся к материалам конференций.

1. **Николаева (Пушкарева) Л. А.,** Королева Т. М., Титова Г. Е. Условия произрастания и семенная продуктивность *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в Ленинградской области // Бот. журн. – 2023. – Т. 108. – №. 7. – С. 670–689. (ВАК РФ, Scopus)

2. **Николаева (Пушкарева) Л. А.,** Титова Г. Е. Микрогаметофитогенез у *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) // Бот. журн. – 2022. – Т. 107. – №. 2. – С. 198–203. (ВАК РФ, Scopus)

3. **Пушкарева Л. А.,** Виноградова Г. Ю., Титова Г. Е. Репродуктивная биология *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в Ленинградской области // Бот. журн. – 2018. – Т. 103. – №. 12. – С. 1501–1513. (ВАК РФ)

4. **Николаева Л. А.,** Титова Г. Е. Анализ полиморфизма проростков в различных популяциях *Pinguicula vulgaris* и *P. alpina*, произрастающих на Северо-Западе России // Международная научная конференция «Биоморфология растений: традиции и современность»: Сборник тезисов. Киров, 2022. – С. 295–302.

5. **Николаева Л. А.** Биология цветения и опыления *Pinguicula alpina* (Lentibulariaceae) в условиях Северо-Запада России // VI международная школа-конференция «Эмбриология, генетика и биотехнология»: Сборник тезисов. Ялта, 2022. – С. 82–83.

6. **Николаева Л. А.** Развитие проростков *Pinguicula villosa* L. (Lentibulariaceae) // V (XIII) Международная ботаническая конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге: Сборник тезисов. Санкт-Петербург, 2022. – С. 159–160.

7. **Пушкарева Л. А.** Семенная продуктивность *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae) в условиях некоторых популяций Ленинградской области // III Всероссийская научная конференция с международным участием, посвященная 85-летию профессора А. П. Меликяна «Карпология и репродуктивная биология высших растений»: Сборник тезисов. Москва, 2020. – С. 12

8. **Пушкарева Л. А.** Биология опыления *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae) // IV (XII) Международная ботаническая конференция молодых учёных в Санкт-Петербурге: Сборник тезисов. Санкт-Петербург, 2018. – С. 272.

9. **Пушкарева Л. А.** О различиях в способах перехода к псевдомонокотилии у зародышей *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae) // Конференция, посвященная 85-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова

«Систематика и эволюционная морфология растений»: Сборник тезисов. Москва, 2017. – С. 321–323.

10. **Пушкарева Л. А.** Сравнительная морфолого-анатомическая характеристика одно- и двусемядольных зародышей и проростков *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae) // V международная школа для молодых ученых, посвященная памяти члена-корреспондента РАН, профессора Татьяны Борисовны Батыгиной «Эмбриология, генетика, биотехнология»: Сборник тезисов. Санкт-Петербург, 2016. – С. 140–141.

11. **Пушкарева Л. А.** Сравнительная оценка плотности железок, устьиц и гидатод на поверхности семядолей у одно- и двусемядольных проростков *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) // III (XI) Международная ботаническая конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге: Сборник тезисов. Санкт-Петербург, 2015. – С. 95.

На диссертацию и автореферат поступило 13 отзывов от:

1. д.б.н., чл.-корр. РАН Д.Д. Соколова – зав. каф. высших растений биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова;
2. д.б.н. М.В. Ремизовой – старш. преп. каф. высших растений биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова;
3. к.б.н. Г.В. Дегтяревой – в.н.с. НОЦ-Ботанический сад Петра I биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова;
4. д.б.н. В.П. Викторова – проф., зав. каф. ботаники Московского педагогического государственного университета;
5. д.б.н. О.Ю. Васильевой – доц., зав. лаб. интродукции декоративных растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН;
6. к.б.н. Л.В. Бугловой – с.н.с. лаб. интродукции декоративных растений Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН и д.б.н. О.Ю. Васильевой – доц., зав. лабораторией;

7. д.б.н. С.В. Шевченко – проф., г.н.с. лаб. биохимии, физиологии и репродуктивной биологии растений Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН;

8. д.б.н. О.А. Тимофеевой – проф., зав каф. ботаники и физиологии растений Института фундаментальной медицины и биологии «Казанского (Приволжского) федерального университета» и к.б.н. Л.Р. Кадыровой – доц. каф. ботаники и физиологии растений;

9. д.б.н. Н.Н. Кругловой – проф., г.н.с. лаб. физиологии растений Уфимского Института биологии – обособленного структурного подразделения Уфимского федерального исследовательского центра РАН и к.б.н. А.Е. Зинатуллиной – н.с. данной лаборатории;

10. к.б.н. Е.А. Платоновой – нач. отдела интродукции растений Ботанического сада Петрозаводского государственного университета;

11. к.б.н. М.А. Ньюкаловой – м.н.с. лаб. экспериментальной вирусологии Научно-исследовательского института эпидемиологии и микробиологии имени Пастера;

12. к.б.н. С.Н. Тимофеевой – вед. биолога лаб. биотехнологии и репродуктивной биологии Саратовского национального исследовательского госуниверситета имени Н.Г. Чернышевского;

13. к.б.н. О.В. Вороновой – с.н.с. лаб. эмбриологии и репродуктивной биологии растений Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и А.А. Бабро – н.с. лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии.

Все отзывы положительные.

В отзывах отмечено, что работа представляет собой полноценное научное исследование. Все положения, выносимые на защиту, методологически обоснованы и экспериментально проработаны с получением убедительных результатов. Поставленные автором цели и задачи решены в полной мере, выводы четко аргументированы, сформулированы и соответствуют целям и задачам исследования. Работа написана грамотным научным языком и имеет

значительную научную новизну и практическую значимость, поскольку впервые детально изучает различные аспекты репродуктивной биологии *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*, произрастающих на территории Северо-Запада России (Ленинградская и Мурманская области), с использованием эмбриологического анализа.

Все отзывы положительные. В ряде отзывов имеются замечания.

**Соколов Дмитрий Дмитриевич** считает, что интересно было бы установить, отражает ли разнообразие строения проростков в Ленинградской области генетическую гетерогенность популяций, или оно связано с менее оптимальными условиями произрастания вида.

**Ремизова Маргарита Васильевна** высказывает ряд замечаний: 1) В работе не исследована последовательность формирования стенки пыльника, эти данные уже известны из литературы? 2) На плаценте семязачатки различаются по размеру и степени искривления оси – от крупных в верхней части к мелким в основании. Совпадает ли этот базипетальный градиент с порядком заложения семязачек на плаценте? 3) Отдельно выделены типы зародышей и типы проростков по числу и размеру семядолей, степени их срастания. Не правильнее было бы выделить такие типы только один раз, но посмотреть процентное соотношение разных типов на стадии зародыша в семени и на стадии проростка? 4) Показано, что семена различаются внешне внутренне и типом покоя. Можно ли по строению семени определить, какой тип покоя для него характерен? Как эти семена располагаются на плаценте? 5) Семена двух видов неплохо прорастают, а проростки развиваются в лабораторных условиях. Удалось ли автору обнаружить проростки или молодые растения в естественных популяциях?

**Викторов Владимир Павлович** просят уточнить: учитывались ли особенности вегетативного размножения видов – способы, интенсивность, роль в возобновлении популяций? Насколько точен, использующийся в работе признак соотношения у видов количества пыльцевых зерен и



семязачатков (индекс P/O (репродукции)) при оценке конкретной системы скрещивания вида?

**Васильева Ольга Юрьевна** отмечает, что микрофотографии репродуктивных органов и зародышевых структур в автореферате хотелось бы видеть в более крупном формате.

**Буглова Любовь Викторовна** высказывает пожелание аккуратнее относиться к терминологии и приводить или классические, наиболее часто используемые варианты, или давать пояснения (например, термины «односемядольность», «уровень завязываемости семян» и др.).

**Воронова Ольга Николаевна** и **Бабро Анастасия Александровна** отмечают ряд незначительных редакционных недочетов: в обозначениях к рис. 1 пропущена расшифровка для «тн», а к рис. 2 – вставлена излишняя «гт - гидатода»; отмечают, что рисунки следовало сделать покрупнее.

**Дегтярева Галина Викторовна** считает, что если придирчиво подходить к вопросу полноты анализа последствий различных проявлений гетероспермии с позиции их возможного влияния на возобновление видов, данный раздел работы можно было бы дополнить сведениями о влиянии числа семядолей на полноценное формирование проростков и их жизнеспособность.

Выбор официальных оппонентов и ведущей организации обосновывается тем, что д.б.н. Юдакова Ольга Ивановна является специалистом в области эмбриологии, репродуктивной биологии и генетики растений; д.б.н. Яндовка Людмила Фёдоровна является специалистом в области структурной ботаники и репродуктивной биологии растений; специалисты ведущей организации известны своими работами в области структурной ботаники и репродуктивной биологии растений и способны выявить научную и практическую значимость диссертации.

Диссертационный совет отмечает, что на основании выполненных соискателем исследований:

впервые детально изучены различные аспекты репродуктивной биологии *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*, произрастающих на

территории Северо-Запада России (Ленинградская и Мурманская области), с использованием эмбриологического анализа. Уточнена эмбриологическая характеристика рода: выявлено наличие геми-кампилотропных, а не анатропных семязачатков и семян; частое развитие женского гаметофита у *P. alpina* из микропилярной или средних мегаспор; формирование в эндосперме *P. vulgaris* и *P. alpina* халазального и микропилярного гаусториев, но разной степени развития. Показано, что в различных условиях произрастания эмбриологические процессы в популяциях протекают без существенных отклонений и сопровождаются формированием пыльцы, семязачатков и семян высокой степени выполненности. Для всех видов установлена гетероспермия, т.е. различия семян по размерам и степени искривления морфологической оси в зависимости от положения на плаценте, а у *P. vulgaris* из Ленинградской области и *P. villosa* из Мурманской области – и по размерам и строению зародышей. Выявлено, что особям *P. vulgaris* и *P. alpina* в условиях Ленинградской и Мурманской областей свойственно сочетание двух способов опыления и скрещивания – самоопыления за счет бутонной автогамии и перекрестного опыления посредством ксеногамии. Особям *P. villosa* из Мурманской области, вероятно, свойственна главным образом бутонная автогамия. Установлено, что особям из всех изученных популяций свойственны высокие показатели семенной продуктивности, снижающиеся, однако, в годы с жаркими и засушливыми условиями в ходе вегетации. Выявлены оптимальные режимы проращивания семян; показана высокая лабораторная всхожесть семян у *P. vulgaris* и *P. alpina* и низкая у *P. villosa*, вероятно, связанная с их более глубоким физиологическим покоем. Определены закономерности развития проростков изучаемых видов в лабораторных условиях. Установлено, что проростки, образующиеся из семян, сформированных в изученных популяциях *P. vulgaris*, *P. alpina* (односемядольные виды) и *P. villosa* (двусемядольный вид) имеют сходные общие этапы развития, но разную выраженность полиморфизма, связанную со степенью проявления гетероспермии в популяциях. Отмечена наименьшая

жизнеспособность мелких проростков *P. vulgaris* и *P. villosa* (с признаками асимметричной синкотилии), особо чувствительных к пересыханию и инфицированию.

Теоретическая значимость исследования обоснована тем, что:

полученные диссертантом данные вносят вклад в расширение представлений об особенностях репродукции цветковых растений в различных экологических условиях и тем самым способствуют решению фундаментальной научной задачи сохранения биологического разнообразия. Применительно к проблематике диссертации эффективно использован комплекс базовых методов исследования, методов классической эмбриологии и современных методов микроскопии, определения и статистической обработки показателей их семенной продуктивности в различных популяциях, а также исследования особенности биологии прорастания семян.

Значение полученных соискателем результатов исследования для практики подтверждается тем, что:

изучение факторов, лимитирующих распространение *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в условиях Северо-Запада России будет содействовать разработке стратегии сохранения видов.

Оценка достоверности результатов исследования выявила:

для экспериментальных работ использовалось сертифицированное оборудование, современные и классические методики цитоэмбриологического, анатомического и гистохимического анализа; воспроизводимость результатов исследования подтверждена анализом большого объема экспериментальных данных; обобщение данных и выводы построены на проверяемых сведениях, полученных в ходе собственных исследований, а также имеющихся в литературе; основные результаты работы опубликованы в ведущих рецензируемых научных журналах.

Личный вклад соискателя состоит в:

осуществлении всех этапов научной работы: постановке целей и задач, полевых исследованиях в Ленинградской (Гатчинский и Ломоносовский р-ны) и Мурманской областях (Ловозерский р-н), сборе и фиксации материала, планировании и проведении экспериментов, обработке и анализе результатов и литературных данных; самостоятельном изучении развития репродуктивных структур, процессов опыления и оплодотворения изучаемых видов с использованием методов классической эмбриологии и современных методов микроскопии, определении и статистической обработке данных по семенной продуктивности в различных популяциях, а также исследований особенностей биологии прорастания; написании текста диссертации и работ по теме исследований, представлении результатов исследований на тематических конференциях.

Диссертация представляет собой научно-квалификационную работу, решает поставленные научные задачи и соответствует критериям внутреннего единства, что подтверждается наличием последовательного плана, логичностью изложения и обоснованностью выводов.

В ходе защиты диссертации были высказаны следующие вопросы и критические замечания:

д.б.н. Сытин: когда смотришь на *Pinguicula*, то видно, что на листьях прилипает много мелких двукрылых. Могут ли они быть опылителями?

д.б.н. Шамров: есть интересные случаи возникновения зародышевых мешков либо из халазальной, либо из микропилярных мегаспор. Не заметили ли Вы во втором варианте структурные различия, при которых микропилярные мегаспоры развиваются, так как у них совсем другое направление транспорта веществ? Особенности возникновения и формирования? Интересно, что в одном плоде имеется разнообразие строения. Есть ли у Вас объяснение, как это могло произойти, потому что формально в одном плоде очень похожие условия для развития? Какие факторы вызывают либо одну реакцию (две семядоли), либо другую?

д.б.н. Головнева: у Вас написано, что названия видов даны в соответствии с «Иллюстрированным определителем Ленинградской области» 2006 года. Неужели никаких более серьезных систематических сводок по этому роду не существует?

д.б.н. Родионов: для насекомоядных растений характерен маленький геном? Что происходит с геномами в Вашем роде и что Вы по этому поводу можете сказать? Вопрос к рисунку № 2 «Ареал *Pinguicula vulgaris* L.», Вы пишете о том, что вид произрастает в северных районах Европы, я вижу, что в совершенно красный цвет покрашена теплая Британия, юг Швеции и Лангобардия, с моей точки зрения она тяготеет больше к Лазурному берегу. Вы сказали, что у растений *Pinguicula vulgaris* и *P. alpina* из Мурманской области проростки односемядольные, в Ленинградской области двусемядольные, что будет происходить, если их выращивать в лаборатории?

д.б.н. Нешатаева: как Вы определяли типы местообитаний? У Вас субстраты описаны как кислые, приводятся цифровые значения – не кислые, скорее щелочные, ближе к нейтральным. Почему у Вас такой разброс, и как Вы определяли кислые почвы? На сколько они кислые (сильно-кислые, слабо-кислые, или около нейтральные)?

д.б.н. Дорофеев: имеются ли в цветке нектарники? Имеется ли зона накопления этого нектара – шпорец? Для чего цветок производит нектар, если насекомые никаким образом туда не пролетают и не приходят? Как Вы полагаете, какое-то разнообразие плодов существует внутри видов и между видами? Сколько в плоде камер?

д.б.н. Матвеева: почему возник интерес к этому роду, именно к этим трем видам? Они редкие? Что-то угрожает их распространению? Поясните, с чем связано, что их надо сохранять?

д.б.н. Кравцова: как происходит диссеминация? Так как есть гетерогенность семян, то она происходит по-разному?

д.б.н. Гельтман: кто и где смотрел эти растения? Как бы Вы сформулировали в двух-трех предложениях, кратко, как это пишется в

