

Отзыв
официального оппонента д.б.н. Юдаковой Ольги Ивановны
на диссертационную работу Николаевой Любови Александровны
«Репродуктивная биология некоторых видов рода *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae)
Северо-Запада России», представленную на соискание
учёной степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9. Ботаника

Актуальность темы диссертационной работы

Представители рода *Pinguicula* во многих регионах России представлены малочисленными популяциями и относятся к категории редких и охраняемых видов. Для разработки эффективных стратегий сохранения и восстановления редких и исчезающих растений необходимо знание особенностей их системы репродукции, а также факторов, ограничивающих их репродуктивный успех и распространение. Репродуктивная биология *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*, являющихся объектом диссертационного исследования Любови Александровны Николаевой, в целом изучена не в полной мере, а в условиях Северо-Запада России практически ранее не изучалась. В связи с этим, актуальность темы диссертационной работы не вызывает сомнений.

Научная новизна

Автором впервые с использованием эмбриологического подхода детально изучены различные аспекты репродуктивной биологии *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*, произрастающих на территории Северо-Запада России. Дана комплексная оценка репродуктивного состояния популяций этих видов из Ленинградской и Мурманской областей. Выявлены эмбриологические особенности, специфичные для растений изученных популяций, а также факторы, лимитирующие репродуктивный успех и распространение изученных видов в эколого-климатических условиях Северо-Запада России. Уточнены эмбриологические характеристики видов, такие как морфологический тип семязачатков, строение гаусториев эндосперма, тип опыления.

Теоретическая и практическая значимость

Выявленные диссертантом особенности репродукции *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*, способствуют лучшему пониманию и расширению представлений о закономерностях их размножения и возобновления в различных экологических условиях, и, тем самым – решению фундаментальной научной задачи сохранения биологического разнообразия.

Представленные в диссертации сведения несомненно имеют и практическое значение: выявление факторов, лимитирующих распространение *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в условиях Северо-Запада России, будет способствовать разработке стратегии сохранения видов. Установленный оптимальный режим прорастания семян в лабораторных условиях может быть использован при организации и проведении работ по интродукции и реинтродукции изученных видов.

Положения, выносимые на защиту. Положения логически вытекают из анализа материалов диссертации и четко обоснованы полученными результатами, отражают полученные автором результаты и согласуются с основными выводами.

Достоверность полученных результатов подтверждена их воспроизводимостью, применением адекватных подходов и методов исследования, использованием стандартизированных методик, соответствием результатов работы международному уровню знаний в исследуемой области репродуктивной биологии.

Автором проведен анализ большого объема экспериментальных данных, полученных с применением современных методов микроскопии на базе оборудования

лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии и Центра коллективного пользования научным оборудованием «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН (Санкт-Петербург).

Основные результаты исследования опубликованы в 11 работах, из них в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ – 3 статьи, из них 2 – в изданиях, индексируемых в международной наукометрической базе Scopus. Результаты апробированы на семи всероссийских и международных конференциях.

Личный вклад соискателя. Диссертация «Репродуктивная биология некоторых видов рода *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) Северо-Запада России» является законченным, самостоятельно выполненным научным исследованием. Научные результаты получены автором диссертации лично. При участии автора осуществлены все этапы научной работы. В процессе исследования автор решил поставленные задачи и сделал необходимые, научно-обоснованные выводы.

Общая характеристика работы

Диссертация состоит из Введения, 3 глав, Выводов, Заключение, Списка литературы и Списка иллюстративного материала. Текст диссертации изложен на 189 страницах и содержит 63 рисунка и 16 таблиц. Список литературы включает 205 источников, из них – 128 на иностранных языках.

Во Введении изложены актуальность и научная значимость проведенного исследования, степень разработанности темы. Сформулированы цель работы и задачи исследования, научная новизна, теоретическая и практическая значимость, методология и методы исследования. Приведены положения, выносимые на защиту. Охарактеризованы степень достоверности результатов и личный вклад автора, состоящий в сборе и фиксации материала, проведении всех этапов экспериментальных исследований, анализе полученных данных в сравнении с данными литературы, формулировке основных результатов и их представлении на разнообразных конференциях.

В **Главе 1 (Обзор литературы)**, включающей 4 подраздела, рассмотрены объем и положение семейства Lentibulariaceae в системе цветковых растений, а также объем и система рода *Pinguicula*; обобщены сведения об ареале, условиях произрастания, жизненных формах, особенностях размножения и факторах, ограничивающих расселение разных видов жирянок. Проанализированы данные по их эмбриологии и репродуктивной биологии, включая спорные вопросы по этим аспектам биологии развития. Приведенный анализ литературных данных в полной мере отражает степень изученности рода *Pinguicula*.

В **Главе 2** подробно описаны использованные диссертантом разнообразные методы исследования, включая методы фенологических наблюдений, сбора и фиксации материала, изучения особенностей биологии цветения и опыления, оценки качества пыльцы, семязачатков, показателей семенной продуктивности, выявления типа покоя и всхожести семян, статистического анализа данных. Использованные методы адекватны целям исследования и способствовали решению поставленных задач. Данная глава позволяет оценить объем и детальность проведенных исследований, широту спектра использованных методов.

Глава 3 – наибольшая по объему, состоит из 6 подразделов, в которых изложены результаты исследования и обсуждение полученных данных.

В разделе 3.1 приводится характеристика условий произрастания *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в исследуемых пунктах Ленинградской и Мурманской областей. Охарактеризованы предпочтительные места произрастания жирянок, численность растений в популяциях, различия в сроках прохождения ими основных фенофаз. Сделано заключение о том, что экологические условия произрастания растений

P. vulgaris, *P. alpina* и *P. villosa* в изученных популяциях Северо-Запада России в целом соответствуют типичным условиям их обитаний в других популяциях. В качестве важного фактора, лимитирующего распространение жирянок, выделены высота и сомкнутость травяного яруса в растительных сообществах, ранее отмеченные лишь в отдельных работах.

В разделе 3.2 представлены результаты цитоэмбриологического анализа *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*. Подробно описаны общие и специфические характеристики строения цветков и развития структур женской и мужской генеративной сферы (для *P. alpina* и *P. villosa* данные приводятся впервые). Уточнен морфологический тип семязачатков (геми-кампилотропный), выявлена их гетерогенность по строению в зависимости от положения на плаценте; впервые отмечена возможность развития женского гаметофита у представителей рода *Pinguicula* не только из халазальной, но и микропилярной или средних мегаспор тетрады (*P. alpina*). Полученные данные существенно дополняют эмбриологическую характеристику рода *Pinguicula*. Наряду с этим показано, что процессы формирования мужских и женских репродуктивных структур у видов в исследуемых условиях протекают без существенных аномалий.

Раздел 3.3 посвящен исследованию биологии цветения и опыления видов. Применение комплекса различных методов (световая, флуоресцентная, сканирующая электронная микроскопия, ДИК, проращивание пыльцы на искусственных средах, сравнение уровня завязываемости семян при разных способах искусственного опыления, и др.) позволили автору определить сроки и продолжительность цветения растений, качество пыльцы и семязачатков, оценить индекс Р/О и выявить пластичность способов опыления.

В разделе 3.4 описаны особенности развития семян у изученных видов. Уточнен спорный вопрос о наличии у *P. vulgaris* и *P. alpina* халазального и микропилярного гаусториев эндосперма. Установлено, что всем трем изученным видам характерна гетероспермия по размерам и степени искривления морфологической оси семян в зависимости от их положения на плаценте, а видам *P. vulgaris*, *P. villosa* – ещё и по размерам и структуре зародышей.

В разделе 3.5 приведены результаты сравнительной оценки показателей семенной продуктивности. Установлено, что растениям всех изученных популяций свойственны высокие значения показателей продуктивности в благоприятные годы и их достоверное снижение в годы с жаркими и засушливыми условиями в период вегетации. Выявлена нерегулярность репродукции *P. villosa* в Мурманской области, а также негативное влияние затенения растений на уровень семенной продуктивности у *P. vulgaris*.

В разделе 3.6 приводятся данные по биологии прорастания семян. Установлен оптимальный режим прорастания семян – холодная стратификация их в течение 3-х месяцев с последующим выносом в тепло и на свет, что указывает на наличие у семян всех трех видов физиологического покоя, обусловленного сочетанием физиологического механизма торможения прорастания семян и светочувствительности. Показано, что часть семян *P. vulgaris* и *P. alpina* характеризуется отсутствием покоя, что автор объясняет адаптацией видов к условиям переменного климата. Установлены общие и специфические особенности прорастания семян у изученных видов. Показано, что растения *P. vulgaris* формируют семена с односемядольными, двусемядольными и переходными формами зародышей, а растения *P. villosa* – семена с частичным односторонним сростанием и асимметрией семядолей. Обсуждаются вопросы происхождения псевдомонокотилии в роде *Pinguicula*.

Раздел Заключение содержит краткое обобщение полученных данных и подведение итогов исследования.

Выводы. По результатам работы сделано 8 выводов. Они обоснованы, полностью соответствуют поставленным задачам и основаны на анализе большого фактического материала.

Список литературы включает 205 источников, из них – 128 на иностранных языках.

Автореферат полностью отражает содержание диссертации.

Текст диссертационной работы и автореферата логичен, изложен грамотно, практически отсутствуют опечатки. Лишь на с.75 сделана опечатка, которая искажает смысл предложения: «В результате мегаспорогенеза образуется тетрада мегаспор ... с функциональной халазальной *микроспорой*» (правильно «*мегаспорой*»). В тексте встречается ряд неудачных выражений:

1. «Условия произрастания видов», корректнее «условия произрастания растений таких-то видов».
2. «Биология прорастания видов», корректнее «биология прорастания семян таких-то видов» (здесь следует отметить, что в обзоре литературы диссертант использует корректное определение в названии раздела 1.4.4. «Биология прорастания семян...», но в разделе 3.6. переходит исключительно на «биология прорастания видов»).

В целом, диссертационная работа Николаевой Любови Александровны представляет собой полноценное законченное научное исследование. Она грамотно написана, логично и хорошо иллюстрирована, поставленные цели и задачи полностью реализованы. Работа содержит большой объем экспериментальных данных, она выполнена на хорошем методическом уровне с использованием разнообразных методов. Полученные результаты и выводы отличаются новизной и имеют теоретическое и прикладное значение. Достоверность выводов не вызывает сомнения. Все результаты работы хорошо проиллюстрированы многочисленными рисунками, микрофотографиями и диаграммами высокого качества; количественные данные и результаты достоверности их различий представлены в таблицах и в тексте диссертации.

Положительно оценивая представленную диссертационную работу, в качестве замечаний можно отметить следующее:

1. В выводах не отражена такая особенность репродукции, выявленная автором у растений изученных популяций, как практически полное отсутствие у них вегетативного размножения. Между тем, это важный момент, так как отсутствие способности к вегетативному размножению увеличивает значимость эффективности семенной репродукции для воспроизведения растений и их распространения.
2. Не совсем удачна формулировка первого положения, выносимого на защиту, которое к тому же полностью совпадает с формулировкой первого вывода. Как правило, положения, выносимые на защиту, носят обобщающий характер, а выводы – более детализированы. Излишне в выводах и тем более в положении, выносимом на защиту, делать акцент на том, согласуются или нет полученные результаты с литературными данными. Следует отметить, что такое сравнение делается диссертантом довольно часто и в тексте самой диссертации при обсуждении полученных результатов. Создается впечатление, что целью автора была проверка данных, полученных другими исследователями. Из-за этого умаляется новизна проделанной работы. Например, в первом положении, выносимом на защиту, можно было бы подчеркнуть, что виды наряду с эмбриологическими признаками, типичными для рода *Pinguicula*, характеризуются рядом специфических, таких как...».
3. Есть некоторое противоречие между формулировкой второго вывода и заключения главы 3.1. Так, на с.60 отмечается, что экологические условия произрастания растений изученных популяций «соответствуют типичным условиям их обитания в других популяциях этих видов». В тоже время во втором выводе говорится, что «несмотря на *специфику экологических условий* произрастания видов эмбриологические процессы... протекают без отклонений». В чем же заключается специфика экологических условий, и чем они отличаются от типичных местообитаний растений популяций, ранее изученных другими авторами?

4. На с. 96 говорится, что «...данные по преобладанию самоопыления у *P. vulgaris* ... подтверждают данные Molau (1993a) по шведским популяциям ... и не согласуются с мнением других авторов о преобладании у него перекрёстного опыления (Heslop-Harrison, 2004)». Между тем, способ опыления может быть достаточно лабильным признаком, и баланс между самоопылением и перекрёстным опылением способен меняться в зависимости от внешних факторов. Таким образом, преобладание того или иного способа опыления в разных популяциях одного и того же вида может быть отражением такой лабильности, а не тем, что кто-то из исследователей ранее не совсем правильно определил способ опыления.
5. В ряде случаев текст излишне полностью дублирует содержимое таблиц. Например, цифры из таблицы 5 практически полностью перечислены в тексте второго абзаца на с.138, а количественные данные из таблицы 6 – в третьем абзаце на с.138.

Указанные замечания не носят принципиального характера и не уменьшают ценности работы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диссертационная работа «Репродуктивная биология некоторых видов рода *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) Северо-Запада России» Николаевой Любови Александровны по новизне, актуальности, объёму выполненных исследований, практической значимости, достоверности полученных результатов является законченным научно-квалификационным исследованием и соответствует пунктам 9–11, 13, 14 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства РФ от 24.09.2013 г. № 842. Её автор, Николаева Любовь Александровна, заслуживает присуждения искомой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9. Ботаника.

Официальный оппонент
Декан биологического факультета,
заведующий кафедрой генетики
ФГБОУ ВО «Саратовский национальный
исследовательский государственный
университет имени Н.Г. Чернышевского»
доктор биологических наук, доцент

Юдакова Ольга Ивановна

410012, г. Саратов,
ул. Астраханская, 83
Телефон: 8 (8452) 51-16-30
e-mail: yudakovaol@info.sgu.ru
19.02.2024 г.

