

УТВЕРЖДАЮ:

Проректор по научной работе ФГБОУ ВПО
Российский государственный педагогический
университет им. А.И. Герцена
В.В.Лаптев



« 10 » ноября 2015 г.

О Т З Ы В

ведущей организации – Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена о диссертационной работе Локк Ингрид Эдвиновны «Закономерности завершения морфогенеза соцветия у модельного объекта *Arabidopsis thaliana* и у немодельных покрытосеменных растений из порядка *Alismatales*», представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.01 – «ботаника»

Активное развитие молекулярной филогенетики затронуло многие важнейшие морфологические признаки. Анализ особенностей строения цветка и соцветия, особенно своеобразие их проводящей системы у таксонов разного ранга, продолжает оставаться в центре внимания исследователей. Одним из признаков, который используется при описании соцветий и создании их классификаций, является наличие или отсутствие терминального цветка (закрытые, или определенные, и открытые, или неопределенные соцветия).

Порядок *Alismatales*, объединяющий примерно 165 родов, включает разные семейства, таксономический статус которых до сих пор уточняется. Значительное число видов порядка остаются не описанными или их положение в системе родов дискуссионно. Спорным оказывается и таксономический статус некоторых семейств порядка *Alismatales*. Изучение мутантных форм цветков и соцветий у представителей этого порядка представляется весьма актуальным для понимания роли мутаций в эволюционных преобразованиях соцветий и определения таксономического статуса изученных родов. Кроме того, в литературе отсутствуют данные о характере варьирования структуры

верхушки соцветия у изученных объектов и особенностях ее морфогенеза. В связи с этим актуальность выполненного исследования очевидна. Тем более, что изучение закономерностей завершения морфогенеза соцветия у немодельных представителей порядка Alismatales проведено в сравнении с подобными закономерностями у мутантов по гену TFL1 модельного объекта *Arabidopsis thaliana*.

Диссертационная работа И.Э. Локк состоит из введения, четырех глав, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 188 работ: 45 на русском и 143 на иностранных языках. Объем диссертации – 296 страниц, в том числе приложение (17 страниц). Диссертация хорошо иллюстрирована и включает 23 таблицы и 139 рисунков.

Диссертация представляет собой результат комплексного изучения морфологии цветков, цветкоподобных и аномальных структур на верхушках соцветий, особенностей строения проводящей системы соцветий, а также частоты встречаемости терминальных структур в природных популяциях представителей 14 видов однодольных растений порядка Alismatales и 5 мутантов *Arabidopsis thaliana* по гену TFL1. Основные положения, выносимые на защиту, хорошо обоснованы, а их содержание полностью раскрыто в представленных материалах. Наиболее значимые из них касаются того, что виды порядка Alismatales не имеют четкие морфологические и экологические различия, характеризуются широким спектром варьирования верхушек соцветий и их элементов при общем плане строения. Это весьма важно при анализе эволюции соцветий покрытосеменных растений. Особое внимание автором уделено сравнению строения цветков представителей семейств Juncaginaceae, Potamogetonaceae и Ruppiaceae с мутантами *Arabidopsis thaliana* по гену TFL1. Отсутствие параллелей по спектрам варьирования верхушек соцветий между модельными и немодельными объектами свидетельствует о разноплановости эволюции их терминальных цветков. Еще одна характеристика проведенного исследования представителей Alismatales - экспериментальное выявление фасциаций и срастания латеральных цветков в терминальный цветок.

В главе 1 («Обзор литературы») диссертантом дан глубокий анализ литературы по теме исследования. В первом разделе главы представлена характеристика генов *Arabidopsis thaliana* и других модельных растений, регулирующих функционирование апикальных меристем побега, соцветия и цветка. Второй раздел посвящен обзору литературных данных по строению растений дикого типа и мутантов *tfl1* и *tfl2* *A.thaliana*. При этом очень детально характеризуются морфогенез цветка и особенности строения

флоральных органов отдельно у растений дикого типа и растений-мутантов *tfl1* и *tfl2*. В третьем разделе представлен широкий спектр проблем по систематике порядка Alismatales, его разнообразию согласно системам А. Cronquist (1988), А.Л. Тахтаджяна (2009) и APG III (2009), особенно по мерности элементов цветка, а также по степени изучения представителей Alismatales, в том числе – подробные описания экологии, морфологии и развития цветка видов *Triglochin*, *Potamogeton*, *Stuckenia*, *Groenlandia* и *Ruppia*. В конце главы 1 приводится подробный анализ данных литературы о природе и развитии фасциаций.

К сожалению, в конце главы 1 нет заключения, которое бы подвело итог проведенной работе с литературными источниками. Это позволило бы лучше понять, почему и в каком направлении были запланированы исследования по изучению морфогенеза соцветий у модельных и немодельных объектов, и каковы основные его задачи.

В главе 2 («Материалы и методы») описывается методика сбора и фиксации модельных и немодельных объектов, определения немодельных объектов, а также приводится характеристика комплекса использованных методов: классических – морфолого-анатомический с приготовлением постоянных микропрепаратов, световая микроскопия, изучение гербарных образцов, наблюдения в природе, и современных – сканирующая электронная микроскопия. Статистическая обработка данных проводилась при помощи вычисления параметрических и непараметрических критериев в программах STATISTICA (version 7, 2006) и StatPlus 2009, а также нового метода обобщенных диаграмм, который впервые применялся при изучении изменчивости плана строения цветка в 2011 г. (Penin, Logacheva, 2011).

В главе 3 («Результаты») автором даны подробные описания морфологии и морфогенеза цветка и соцветия, строения васкулатуры верхушек типичных и нетипичных соцветий для каждого изученного представителя из семейства Potamogetonaceae (8 видов рода *Potamogeton*, *Stuckenia pectinata*, *Groenlandia densa*), родов *Triglochin* (2 вида), *Ruppia* (2 вида) и мутантов *tfl1*, *tfl2* *A.thaliana*. Приводятся диаграммы расположения цветков в соцветиях в соответствии с их филлотаксисом. У представителей Potamogetonaceae мутовчатое расположение цветков выявлено в 302 из 312 соцветий, в то время как в остальных соцветиях филлотаксис был спиральным или хаотическим. У остальных изученных видов в ряде случаев также наблюдаются нарушения филлотаксиса, когда, например, в верхней мутовке соцветий рдестов закладываются обедненные цветки, различные типы терминальных структур и др. Выявлены типы терминальных структур

соцветий у разных видов. Морфогенез цветков у изученных объектов протекает сходным образом, однако отклонения от типичного строения у видов могут различаться. Они подробно описаны в работе. Большое внимание уделено васкулатуре цветка, которая, как показало исследование, устроена по единому типу. В работе отдельно описывается васкулатура соцветий типичного и аномального строения.

Остановимся на ряде замечаний и пожеланий по материалам главы 3.

1. Диссертант отмечает, что у *Potamogeton crispus* в морфогенезе цветков типичного строения тычинки закладываются одним примордием. О чем говорит данный факт? На рис. 17, б, г (с. 65 диссертации) видно, что тычинки у *P. crispus* закладываются, как у остальных видов *Potamogeton*, - двумя примордиями. А каков механизм заложения плодолистиков?

2. Чем можно объяснить формирование цветков в популяции *P. berchtoldii* из Большого Очаковского пруда полиморфизм в строении гинецея, когда число плодолистиков варьировало от 1 до 2-4? (с.55 диссертации).

3. В автореферате диссертации (с.10) написано «У *P. natans* L. в оси соцветия 3 пучка, в узле каждый из пучков тангентально делится на три, один из которых отходит в цветок, а два – вправо и влево». А что иннервируют пучки, отходящие вправо и влево?

Глава 4 посвящена обсуждению полученных результатов. И.Э. Локк приходит к выводу, что изученные представители порядка *Alismatales* в механизмах формирования терминальных структур соцветий характеризуются как чертами сходства (у видов *Potamogeton*, *Stuckenia*, *Ruppia* они образуются в результате конгенитального срастания боковых цветков с потерей их индивидуальности), так и различия (у *Triglochin maritima* сложные полимерные терминальные структуры образуются в результате фасциации). У модельных растений-мутантов *Arabidopsis thaliana* терминальный и 1-3 сидячих верхних боковых цветка тесно сближены, но при этом не теряется индивидуальность каждого.

Замечания по главе 4.

К сожалению, по нашему мнению, не слишком убедительной кажется связь между модельными и немодельными объектами. Не совсем понятно, как применялись полученные на модельных объектах результаты для объяснения морфогенеза, филлотаксиса и васкуляризации немодельных объектов *Alismatales*.

В заключении автор диссертации обсуждает полученные результаты и обращает внимание на признаки, которые можно использовать для объяснения природы терминальных структур соцветий. Среди них, прежде всего особенности морфогенеза соцветий: верхушечное положение, опережение в развитии терминальной структуры,

снабжение ее большим числом проводящих пучков. Важное значение имеет выявление спектра варьирования терминальных структур и частота их встречаемости в природных популяциях изученных видов.

Отметим, что представленная к защите работа имеет научное, практическое и методическое значение, о чем свидетельствуют материалы, изложенные в центральных главах работы и опубликованные статьи. Впервые автором на единой методической основе проведено изучение характера варьирования дефинитивной терминальной структуры, васкулатуры и процессов морфогенеза, имеющих место в дистальной части соцветия мутантов по генам *tfl1* и *tfl2* модельного объекта *Arabidopsis thaliana* и некоторых представителей порядка Alismatales. Впервые установлено, что в ходе морфогенеза терминальных цветков у изученных мутантов *A. thaliana* отсутствует стадия закрытого бутона, а у боковых цветков этих мутантов ее образование происходит позже, чем у растений дикого типа; заложение первых органов терминального цветка происходит по спирали, продолжающей единую спираль расположения органов на оси соцветия; показаны различия в характере варьирования васкулатуры оси соцветия. На примере видов *Potamogeton* впервые комплексно изучены морфогенез и анатомическое строение аномальных трубчатых и нитчатых структур в соцветиях представителей порядка Alismatales и предложена их морфологическая интерпретация. Особо значимыми являются материалы по изучению хода проводящих пучков в цветоножке, цветоложе и элементах цветка мутантов по генам *tfl1* и *tfl2* *A. thaliana* и представителей Alismatales. Полученные в работе результаты имеют научное значение – подтверждают целесообразность сопряженного изучения варьирования плана строения цветка и характера расположения цветков у покрытосеменных растений. Выявленные формы филлотаксиса могут иметь практическое значение при оптимизации технологий культивирования видов Alismatales, а, возможно, и близкородственных таксонов. Интерпретация статистической обработки данных эксперимента по характеристике метамерных органов цветка в виде построения обобщенных диаграмм оказалась весьма интересной. Развитие компьютерных технологий и программ позволило диссертанту использовать метод обобщения на новом уровне. Эта методика может быть использована при обработке результатов анатомических исследований цветка и соцветий. Методики приготовления препаратов и представленные микрофотографии по морфолого-анатомическому строению различных генеративных и органов могут быть использованы при разработке методических подходов изучения у других однодольных растений.

Диссертационная работа Локк Ингрид Эдвиновны представляет собой законченное исследование, выполненное на современном научном уровне с использованием разнообразных методов, адекватных поставленным задачам. Достоверность полученных результатов не вызывает сомнений. Все заключения аргументированно подтверждаются фактами и иллюстрируются рисунками и микрофотографиями высокого качества. Материал подробно изложен в публикациях, в большинстве которых И.Э.Локк является первым или единственным автором, а автореферат полностью отражает содержание диссертации. Выводы и рекомендации по изучению частоты встречаемости терминальных структур соцветий в природных популяциях видов, сформулированные в диссертации, хорошо обоснованы и отражают полученные результаты. Указанные замечания и пожелания автору не снижают научной ценности и значимости выполненной работы, объективности выводов и теоретических обобщений. Автор решил поставленные задачи и доказал выносимые на защиту научные положения.

Диссертационная работа Локк Ингрид Эдвиновны «Закономерности завершения морфогенеза соцветия у модельного объекта *Arabidopsis thaliana* и у немодельных покрытосеменных растений из порядка Alismatales» является оригинальным исследованием. Результаты исследования содержат новые данные, которые могут быть использованы при разработке вопросов филогении близкородственных представителей однодольных растений (ФГБУН Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук, г. Санкт-Петербург; отдел Гербарий высших растений), при изучении различных аспектов структуры соцветий (ФГБОУ ВПО Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ботаники). Они могут быть использованы в лекционных курсах по анатомии, морфологии и систематике растений, экологии и фитогеографии (ФГБОУ ВПО Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, г. Санкт-Петербург; кафедра ботаники; ФГБОУ ВПО Московский педагогический государственный университет; институт биологии и химии, кафедра ботаники).

Диссертация «Закономерности завершения морфогенеза соцветия у модельного объекта *Arabidopsis thaliana* и у немодельных покрытосеменных растений из порядка Alismatales» соответствует критериям, установленным в пунктах 9—11 «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 наук, а ее автор, Локк Ингрид Эдвиновна,

несомненно, заслуживает присвоения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.01 – «ботаника».

Отзыв на диссертацию заслушан и обсужден на заседании кафедры ботаники РГПУ им. А. И. Герцена: протокол № 3 от 3 ноября 2015 года.

Заведующий кафедрой ботаники ФГБОУ ВПО
Российский государственный педагогический
университет им. А. И. Герцена,
доктор биологических наук, профессор

Шамров И.И.

Профессор кафедры ботаники ФГБОУ ВПО
Российский государственный педагогический
университет им. А. И. Герцена,
доктор биологических наук

Яндовка Л.Ф.



Поставить руки

заверяю

Начальник отдела
диссертационных советов

А.А. Лактюнов

Ведущее учреждение

Полное наименование: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена

Сокращенное наименование: РГПУ им. А.И. Герцена

Адрес: 191186, г. Санкт-Петербург, наб. р. Мойки, 48

Телефон (канцелярия): (812) 312-44-92

Факс: (812) 312-44-92

E-mail: mail@herzen.spb.ru

Сайт: www.herzen.spb.ru

Список основных публикаций специалистов по теме диссертации за последние 5 лет (http://elibrary.ru/autor_items.asp)

Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (*Rosaceae*) // Бот. журн. 2011. Т.96. № 1. С. 62-75.

Шамров И.И., Котельникова Н.С. Особенности формирования гинецея у *Coccycyanthe flos-cuculi* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 2011. Т.96. № 7. С.826-850.

Кокшеева И.М., Царенко Н.А., **Шамров И.И.** Особенности строения генеративных почек у представителей рода *Rhododendron* (*Ericaceae*) // Растит. ресурсы». 2011. Т.47. Вып.4. С. 33-41.

Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. Строение гинецея и плацентация у представителей родов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (*Rosaceae*) // Вестник Тамбовского университета. Серия: естественные и технические науки. 2011. № 5. С.1316-1320.

Яндовка Л.Ф., Тарбаева В.М. К вопросу об антэкологии *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (*Rosaceae*) // Вестник Балтийского федерального университета им. Канта. Сер. Естественные науки. Вып. 7. Калининград. 2011.

Шамров И.И. Типы гинецея покрытосеменных растений: терминология и проблемы интерпретации // Бот. журн. 2012. Т.97. № 4. С.417-451.

Торшилова А.А., Рудский И.В., **Шамров И.И.** К трактовке ранних стадий развития семязачатка *Dioscorea caucasica* (*Dioscoreaceae*) // Бот. журн. 2012. Т.97. № 6. С. 734-743.

Шамров И.И., Анисимова Г.М., Котельникова Н.С. Сравнительный анализ морфогенеза гинецея у *Juncus filiformis* и *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Бот. журн. 2012. Т.97. № 8. С.985-1009.

Котельникова Н.С., **Шамров И. И.** Развитие и типизация гинецея у представителей подсемейства *Silenoideae* (*Caryophyllaceae*) // Вестн. СПбГУ. Сер.3. Биология. 2012. Вып. 4. С.50-67.

Shamrov I.I. Spatial-temporal co-ordination during ovary and ovule development in the lysicarpous gynoecium // Proceedings of the Symposium “*Caryophyllales: New Insights into Phylogeny, Systematics and Morphological Evolution of the Order*”, Moscow, M.V.Lomonosov State University, 24-27 September, 2012. Тула: ЗАО «Гриф и К», 2012. Р.32-36.

Яндовка Л.Ф., Папихин Р.В. Микроспорогенез у видов *Pyrus*, *Malus*, *Cerasus* и их гибридов / Журнал «Сельскохозяйственная биология». 2012. № 1.

Шамров И.И. Еще раз о типах гинецея покрытосеменных растений // Бот. журн. 2013. Т.98. № 5. С.568-595.

Яндовка Л.Ф. Вегетативное размножение и возобновление у вишни и черешни / Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: Наука и высшее профессиональное образование. Волгоград: Волгоградский ГАУ. 2013. № 1 (29).

Шамров И.И. Строение и формирование гинецея у *Hemerocallis citrina* (*Hemerocallidaceae*) // Бот. журн. 2014. Т.99. № 2. С. 159-177.

Шамров И.И. Формирование гинецея у *Buddleja davidii* (*Buddlejaceae*) // Бот. журн. 2014. Т.99. № 7. С. 729-748.

Papihin R.V., **Yandovka L.F.** Cytomixis During Microsporogenesis in *Cerasus Fruticosa* Pall. // Biomedical & Pharmacology Journal. 2014. Vol. 7. N 2. P. 473-479.

Яндовка Л.Ф. Биология цветения представителей подсемейства *Prunoideae* (*Rosaceae*) в Тамбовской области // II Всероссийская научная конференция с международным участием «Карпология и репродуктивная биология высших растений», посвящённая памяти профессора А.П. Меликяна. Москва, 2014.

Шамров И.И. Формирование трехгнездной завязи в тетракарпеллятном гинецее *Canarium pimela* (*Burseraceae*) // Бот. журн. 2015. Т.100. № 2. С. 142-151.

Шамров И.И., Анисимова Г.М. Строение гинецея и происхождение семязачатка у *Polygonum affine* (*Polygonaceae*) // Бот. журн. 2015. Т.100. № 6. С. 521-539.

Шамров И.И. Эмбриология и воспроизведение растений. Учебное пособие. 2015. СПб: Изд-во РГПУ им. А.И.Герцена. 200 с.

Яндовка Л.Ф., Лосева Т.А. Биология цветения *Tulipa biebersteiniana* (*Liliaceae*) // Растит. ресурсы. 2015. Вып. 1. С. 12-28.

Яндовка Л.Ф. Состояние вопроса о систематическом положении видов вишни и черешни (*Rosaceae*) // Известия Российского государственного педагогического университета им. А.И.Герцена. 2015. № 173.