

Отзыв официального оппонента
на диссертацию Е. А. Захаровой «Критический анализ рода *Carum* L. (*Umbelliferae*) в свете
морфологических и молекулярных данных»,
представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по
специальности 03.02.01 — ботаника (биологические науки)

Диссертация Е. А. Захаровой «Критический анализ рода *Carum* L. (*Umbelliferae*) в свете морфологических и молекулярных данных» представляет собой еще один результат деятельности научной школы по изучению семейства зонтичных, вот уже около 200 лет существующей в Московском университете. В последние десятилетия в арсенал методов, используемых этой школой, вошли молекулярно-филогенетические исследования, что привело к новым, весьма интересным, научным результатам.

Рецензируемая диссертация посвящена одному из критических родов семейства зонтичных — роду *Carum*. Следует отметить, что его «критичность» была ясна и до появления молекулярно-филогенетических методов, а их использование в систематике зонтичных придало этой «критичности» новые оттенки. Тем не менее, детальные исследования этого рода в полном объеме до последнего времени не проводились. Тема диссертации, вне всякого сомнения, актуальна.

В задачу автора входило изучение рода *Carum* в его широком понимании (27 видов) с помощью морфологических, молекулярно-филогенетических и эколого-географических методов и, в дальнейшем, сопоставление полученных данных с целью предложить те или иные таксономические решения. При необходимости привлекались данные и по другим родам зонтичных.

Диссертация построена по традиционному плану для работ в области систематики сосудистых растений, при этом надо отметить, что в настоящее время «хорошая традиция» обязательно включает и молекулярно-филогенетический раздел. Работа состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы и двух приложений, изложена на 184 страницах текста, хорошо иллюстрирована.

В главе 1 достаточно кратко, но информативно изложена история изучения систематики рода *Carum* и близких к нему таксонов. При знакомстве с этой главой у читателя возникает понимание того, какие основные противоречия существуют в систематике рода и, зачем, собственно, понадобилось данное исследование. Приведены также сведения о ранее проводившемся изучении хромосомных чисел, анатомии и устьичного аппарата видов рода, что также немаловажно для понимания его систематики.

Глава 2 имеет довольно длинное название («Номенклатурный анализ видов, в разное время описанных в роде *Carum*»), но сама по себе очень короткая (всего 1 стр.) и включает,

главным образом, перечисление видов, относимых к роду *Carum* в широком смысле как объекту исследования, а также ссылки на многочисленные таксономические публикации, которые позволяют, по мнению автора, ограничить род в широком смысле именно такими, а не иными, рамками. Сам номенклатор названий, когда-либо относимых к роду *Carum*, вынесен в приложение 1. По-видимому, было бы более оправдано объединить первую и вторую главы в одну.

В главе 3, которая называется «Материал и методика», как и положено, перечислены гербарии, фонды которых использованы в работе, приведены маршруты экспедиционных исследований, описаны методы морфологических и молекулярных исследований, подходы к картированию ареалов. Для молекулярно-филогенетических исследований выбраны как ядерные (ITS и ETS), так и хлоропластные маркеры (*psbA-trnH*); как это обычно бывает, наряду с собственными данными, в анализ включены последовательности из базы данных GenBank. Список изученных гербарных фондов впечатляет, но в нем, с моей точки зрения, все-таки недостает ведущих гербариев стран Закавказья. Понятно, что знакомство с гербариями часто лимитировано финансовыми возможностями, но если Е. А. Захарова смогла посетить Стамбул, Рабат и Салоники, то почему было бы не заехать в Тбилиси, Ереван и Баку?

Глава 4 — важнейшая в диссертации, в ней изложены результаты исследований. В первом разделе главы приведены результаты морфологических исследований. Все исследованные виды автором отнесены к 5 группам жизненных форм по классификации И. Г. Серебрякова (1962), хотя большинство видов принадлежит лишь к двум из них. Также дана характеристика подземных органов, стебля и листьев, цветков, соцветий. Но наибольшее внимание (что и следовало бы ожидать при изучении рода именно зонтичных) было уделено исследованию анатомического строения черешков прикорневых листьев и, конечно, строению плодов, особенно анатомии мерикарпиев. Эти данные подробно и детально иллюстрированы.

Следующий раздел главы 4 посвящен результатам изучения нуклеотидных последовательностей видов рода *Carum* s.l. и других родов зонтичных. Основное внимание было уделено последовательностям внутренних транскрибируемых спейсеров ядерной рибосомальной ДНК (ITS). На основании этих данных методами максимальной экономии и Байеса были построены филогенетические деревья (в целом конгруэнтные), в которых выделяются 6 крупных клад, при этом виды рода *Carum* s.l. оказались в 5 из них. Каждая клада в диссертации подробно охарактеризована.

Для решения более частных задач были использованы данные по последовательностям внешних транскрибируемых спейсеров ядерной рибосомальной ДНК (ETS), при этом в построенных деревьях выделяются 2 крупные клады. Также 2 крупные клады выделяются на дереве, построенном на основании последовательностей хлоропластного маркера *psbA-trnH*.

Заключительный раздел главы 4 представляет собой анализ экологических особенностей и географического распространения видов *Carum* s.l. Важнейшая часть этого раздела — карты ареалов большинства исследованных видов. Все исследованные виды распределены по группам типов ареалов.

Глава 5 посвящена обсуждению полученных результатов. Важнейший вывод, который делает автор, состоит в том, что морфологически род *Carum* является весьма полиморфным, а на основании исследования нуклеотидных последовательностей — полифилетическим и включает, по крайней мере, 10 групп видов, представители которых находятся в 5 различных кладах филогенетического дерева. На основании синтеза морфологических и молекулярных данных автор предлагает выделить уже 13 групп родства, из которых только одна, включающая 5 видов, соответствует роду *Carum* в узком смысле. Далее каждая из этих групп родства детально обсуждается, а для всех видов, включенных в исследование (т.е. для *Carum* в широком смысле), приводится подробная синонимика с типификацией, морфологическое описание, характеристика географического распространения и экологических особенностей, сведения о хромосомных числах, необходимые примечания.

Естественно, наибольшее внимание уделено роду в узком смысле, в его новых границах. Оказалось, что в эту же кладу входят и представители родов *Chamaescidium*, *Grammasciadium* и *Fuernrohria*, морфологически довольно заметно (хотя и в разной степени) отличающиеся от «ядра» *Carum*. Эта ситуация подробно обсуждается, но каких-либо таксономических выводов в отношении представителей этих родов автор не делает, оставаясь на позиции «непредрешения» и ограничиваясь выводом о том, что в узком смысле род *Carum* является парафилетическим таксоном.

В отношении других групп родства *Carum* s.l. автор поступает по-разному. В одних случаях виды, ранее относимые к *Carum*, переносятся в другие роды (*Aegopodium*, *Helenocarum*, *Afroligusticum*, *Trachyspermum*) и делаются соответствующие номенклатурные комбинации. Один вид, долгое время неоднократно менявший свою родовую принадлежность, обособлен в монотипный род, для которого найдено приоритетное название *Trocdaris*. Надо отметить, что все таксономические новации не только предложены, но и уже действительно обнародованы. В других же случаях просто фиксируется явное морфологическое и молекулярное несходство видов группы родства с *Carum* s.str., делается вывод о необходимости исключения видов из рода *Carum*, но конкретные таксономические решения не предлагаются, что обосновывается недостатком данных.

Оценивая научную значимость исследования Е. А. Захаровой, необходимо отметить следующее.

1. Автором успешно проведено комплексное исследование таксономической группы, традиционно воспринимаемой как род, фактически — ее полная критическая ревизия.

2. Для всех изученных видов получены новые, весьма значимые данные по морфологии, в том числе традиционно активно используемые в систематике зонтичных.

3. Подробно изучено географическое распространение всех видов на значительном коллекционном материале.

4. На основании как собственных, так и литературных данных по нуклеотидным последовательностям трех различных маркеров построены филогенетические деревья, которые дают представления о молекулярной филогении данной группы.

5. Тщательно сопоставлены результаты морфологических, географических и молекулярных данных. На основании такого сопоставления предложен ряд вполне обоснованных таксономических решений, в том числе восстановлен ранее забытый род, сделан ряд номенклатурных комбинаций.

6. Сделан обоснованный вывод о полифилетичности рода *Carum* в широком смысле и его парафилетичности в узком смысле.

Выводы и заключения автора обоснованы и достоверны. Это подтверждено применением различных методов исследования, использованием обширного коллекционного материала, хорошим владением литературой. Работа Е.А. Захаровой — один из хороших примеров того, какой должна быть современная кандидатская диссертация в области систематики сосудистых растений, в которой достигается оптимальный баланс традиционных морфолого-географических и молекулярно-филогенетических методов и подходов.

Обязанностью официального оппонента является поиск недостатков работы, что в данном случае оказалось не такой простой задачей. Тем не менее, кое-какие недочеты, не снижающие общего позитивного впечатления от диссертации, все-таки удалось найти.

1. При анализе последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров указано, что из 536 позиций 100 были удалены, «поскольку представляли собой области неоднозначного выравнивания» (с. 50). Да, так нередко поступают с плохо выравниваемыми участками. Однако мне кажется, что следовало хотя бы попробовать построить филогенетические деревья с использованием и этих областей (возможно, с несколькими вариантами выравнивания) — ведь они представляют собой весьма значительную часть изучаемой последовательности. Возможно, топология получившихся деревьев стала бы стимулом для более глубокого изучения отдельных спорных вопросов, в том числе и состава клады, в которую входит *Carum s.str.*

2. С моей точки зрения, следовало бы все-таки сделать решительный шаг и включить в род *Carum s.str.* виды из других родов, оказавшиеся в соответствующей кладе. Автор дис-

сертации считает, что этого пока не следует делать из-за морфологических различий, а использование дополнительных молекулярных маркеров поможет прояснить ситуацию. Может быть это и так, но опыт работы с другими таксонами, знакомство с литературой свидетельствуют об обратном. С моей точки зрения, практически полное совпадение данных по трем маркерам, высокая поддержка соответствующей клады на деревьях, построенных различными методами — вполне достаточные аргументы для такого шага. Во всяком случае, я настоятельно рекомендую автору его сделать.

3. В ряде случаев автор в синонимике не вполне правильно пользуется значками равенства (=) и тождества (\equiv) для обозначения таксономических и номенклатурных синонимов (на с. 84, 91, 108, 114 и др.). Номенклатурные (гомотипные) синонимы лучше было бы привести в подбор после таксономических (гетеротипных), а не каждый с нового абзаца.

4. Автор диссертации нередко применяет термин «голотип» для названий, обнаруженных в XVIII — XIX в.в. (например, *Carum polyphyllum* Boiss. & Blanche ex Boiss., *Carum caucasicum* (M.Bieb.) Boiss., *Carum porphyrocoleon* (Freyn & Sint.) Woronow и др.). По-видимому, в этих случаях не были приняты во внимание изменения, произошедшие с 2011 г. в Международном кодексе номенклатуры водорослей, растений и грибов; в таких случаях теперь обычно требуется выбор лектотипа, если нет обоснованных данных о том, что речь идет о единственном экземпляре, использованном автором названия. Этот подход еще более усилен в решениях Номенклатурной секции последнего Международного ботанического конгресса.

5. Не вполне корректно соотносить систему Друде (Drude, 1897–98) с «настоящим временем» (с. 20), хотя она и используются до сих пор, а «Flora Iberica» называть «флорой Испании» (с. 17) — ведь она покрывает еще и Португалию.

6. Условные обозначения на картах распространения не всегда хорошо различимы. По-видимому, следовало бы либо на одной карте приводить распространение только одного вида, либо применить в легенде различные цвета.

Указанные замечания, как уже отмечалось выше, не снижают общей положительной оценки диссертации и могут рассматриваться как советы, которые автору рекомендуется учесть в дальнейшей работе.

Автореферат адекватно отражает содержание и выводы диссертации, хотя для прочтения рис. 3 автореферата лицам с пониженным зрением и требуется прилагать некоторые дополнительные усилия. Как диссертация, так и автореферат обладают внутренним единством, изложены хорошим русским литературным научным языком, читаются легко и с интересом. Число опечаток и неудачных стилистических оборотов минимально. Важнейшие результаты работы опубликованы в достаточном количестве статей в рецензируемых науч-

ных журналах, вошедших в соответствующий список, составляемый Высшей аттестационной комиссией РФ и приравненных к нему.

В заключение можно с полной обоснованностью констатировать, что диссертация Е. А. Захаровой «Критический анализ рода *Carum* L. (Umbelliferae) в свете морфологических и молекулярных данных» представляет собой научно-квалификационную работу, в которой содержится успешное решение конкретной актуальной научной задачи, имеющей существенное значение для развития систематики растений и ботаники в целом. Работа соответствует критериям кандидатской диссертации согласно п. 9 и п. 10 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 № 842. Е. А. Захарова, несомненно, заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.01 — ботаника.

Гельтман Дмитрий Викторович,
доктор биологических наук (03.02.01 — ботаника),
директор Федерального государственного бюджетного
учреждения науки Ботанического института
им. В.Л. Комарова Российской академии наук.
197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.
Тел. (812)-372-54-05, факс (812)-372-54-43.
электронная почта geltman@binran.ru

4 декабря 2017 г.

