

## «УТВЕРЖДАЮ»

Директор Федерального государственного  
бюджетного учреждения науки Институт  
биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина  
Российской академии наук



д.б.н.  А. В. Крылов

« 30 » мая 2022 г.

## ОТЗЫВ

Ведущего учреждения на диссертационную работу  
**Коноваловой Ирины Александровны «Биоморфология**  
***Solanum dulcamara* s.l.»**, представленную на соискание учёной степени кандидата  
биологических наук по специальности 1.5.9. – Ботаника

Систематические группы растений с высоким богатством жизненных форм и морфологической пластичностью отдельных их представителей всегда представляют неизменный интерес ботаников. Среди них особо выделяется древнейший род *Solanum* L., возникший около 82–86 млн. лет назад (Wikstom et al., 2001; Magallon, 2004), который входит в десятку наиболее богатых по видовому составу родов (включает до 2 тыс. видов) и признан самым представительным в семействе Solanaceae (Weese, Bohs, 2007). В рамках этого рода широкой габитуальной изменчивостью отличается полудревесная лиана умеренного климата – паслён сладко-горький (*Solanum dulcamara* L.), которая в зависимости от режима увлажнения может менять свой габитус, произрастая в виде полудревесной лианы, полукустарника с приподнимающимися побегами, корнеотпрыскового полукустарника и малолетника вегетативного происхождения.

К сожалению, в связи с техническими и методическими трудностями, связанными с изучением подобных растений, им уделяется очень мало внимания, а комплексных работ, всесторонне рассматривающих биоморфологию таких видов крайне мало.

Все вышеизложенное, безусловно, говорит об актуальности темы исследования, выбранной диссертантом, о теоретической и практической значимости работы.

Диссертационное исследование Коноваловой Ирины Александровны посвящено изучению морфологии, структурной организации, онтоморфогенезу и



разнообразие жизненных форм *Solanum dulcamara*. В этом контексте, работы, выполненные отечественными и зарубежными авторами, отсутствуют. В этой связи понимание структурных особенностей побегового тела растения и влияния на них различных факторов среды в том или ином онтогенетическом периоде является актуальным и своевременным. Указанное выше служит важным моментом для понимания специфики воспроизведения и расселения, самоподдержания популяций различных видов наземных и водных растений.

Необходимо отметить крайне удачный выбор диссертантом в качестве объекта исследования *S. dulcamara*. Вид имеет большой ареал, произрастает на разнообразных почвах, в достаточно широком спектре освещённости и условий увлажнения и, поэтому обладает значительным разнообразием жизненных форм. Поэтому для данного вида свойственно наличие большого и разнообразного «арсенала» адаптационных механизмов.

Научная новизна диссертационной работы Коноваловой Ирины Александровны состоит в том, что в ней впервые детально описаны особенности анатомии и морфологии, онтоморфогенеза, побегообразования, ритма сезонного развития *S. dulcamara* на различных типах почв и в широком спектре биотопов с различным увлажнением. С позиций системного подхода в биоморфологии диссертантом определена основная жизненная форма *S. dulcamara*, описаны пять онтобиоморф и четыре экобиоморфы, показана морфологическая пластичность побеговой системы растения, выявлена поливариантность онтогенеза. Показана способность *S. dulcamara* к корнеотпрысковости на подвижных песчаных почвах. Впервые оценены основные модусы морфологических преобразований в эволюции *S. dulcamara*, рассмотрены его ксерофильный и гигрофильный эволюционные пути.

Диссертация изложена на 203 страницах машинописного текста и состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 444 источника, в том числе 140 иностранных и одного приложения – сводной таблицы геоботанических описаний с участием *S. dulcamara*. Работа содержит 55 рисунков и 6 таблиц.

Вполне логично выглядят начальные главы работы. Первая из них представляет собой обзор большого числа отечественных и зарубежных литературных источников по представителям рода *Solanum* L. В главе обобщены и критически проанализированы работы, посвящённые систематическому положению, географическому распространению, экологической и фитоценотической приуроченности, морфологии и характеристике жизненных форм, а также практическому значению представителей рода *Solanum*.

Во второй главе диссертационной работы изложена физико-географическая характеристика регионов исследования (Кировская, Нижегородская и Ярославская обл.). Наиболее полное представление о физико-географической характеристике



диссертантом дается для основного региона исследований – Кировской области. Важным завершением главы служит вывод диссертанта об оптимальности условий произрастания *S. dulcamara* на территории исследованных регионов.

Третья глава «Материал, методы исследования и терминология, используемая при описании объекта». Из данного раздела следует, что достоверность и обоснованность научных выводов и положений работы основаны на изучении различных морфологических параметров более тысячи особей в течение 5 лет, что подчёркивает большую проделанную работу. В главе присутствует иллюстративный материал, наглядно показывающий основные места отбора образцов для биоморфологического анализа на территории Кировской, Нижегородской и Ярославской обл. Примечательно то, что наряду с исследованным живым материалом, диссертантом просмотрены гербарные фонды 10 ведущих гербариев России. Всего диссертантом было просмотрено более 3,5 тыс. гербарных листов. Далее в данной главе описаны геоботанический, классический анатомо-морфологический (включая применение современного подхода, связанного с модульной и структурно-функциональной организацией побеговой системы), онто-морфологический (в том числе учение о поливариантности онтогенетического развития), ритмологический подходы, перечислены основные направления, в контексте которых диссертант далее планирует рассмотреть основные модусы морфологической эволюции исследуемого им вида. Ириной Александровной представлена ссылка на методику определения экологической валентности видов. В работе раскрывается весь перечень ставших классическими терминов, применяемых при разработке указанных выше методов и подходов.

Четвертая глава диссертации, большей частью, посвящена обзору литературы по географии, экологии, числу хромосом, практическому значению и консортивным связям объекта исследования диссертанта – *S. dulcamara*. Особый интерес вызывает раздел «Местообитание и экология», основанный на анализе различных экологических шкал, оценка которых позволила Ирине Александровне сделать вывод о том, что эффективность освоения экологического пространства видом максимально полная (60–100%). При этом в ряде местообитаний, вид использует свои экологические потенции лишь наполовину.

Основные материалы диссертации изложены в пятой и шестой главах.

В пятой главе рассмотрена морфология вегетативной и генеративной сферы, а также онтоморфогенез. Глава снабжена детально проработанными рисунками и схемами, а также пояснениями к ним. Последнее дает наиболее четкое представление о структуре побеговых систем *S. dulcamara*. На основе анализа вегетативной сферы растения диссертант приходит к выводу о том, что исследуемый ею вид очень полиморфен. В различных экологических условиях у



растений варьирует число побегов, число порядков ветвления, морфологические характеристики листовой пластинки и т.д. В рамках рассмотрения генеративной сферы диссертантом было показано, что соцветие на побегах *S. dulcamara* имеет терминальное положение. Кроме того, установлено, что соцветие у исследованного растения – синфлоресценция, основным фрактальным элементом которой выступает неравнобокий дихазий. В этой же главе рассмотрены онтоморфогенез, а также модульная и структурно-функциональная организация растения. При рассмотрении онтоморфогенеза у *S. dulcamara* выделено четыре фазы с образованием пяти онтобиоморф и шести экобиоморф. Примечательно, что диссертант постаралась рассмотреть онтоморфогенез исследованного вида в динамическом аспекте. В рамках онтоморфогенеза присутствует краткое описание онтогенетических состояний и фаз. Показано, что онтогенез *S. dulcamara* (методика по: Жукова, 1995), неполный и заканчивается многократной партикуляцией особи в зрелом генеративном состоянии (Г-тип, Г1-подтип). В этой же главе диссертантом рассмотрено влияние условий окружающей среды на ход онтоморфогенеза. Исследования модульной и структурно-функциональной организации особей позволили диссертанту подчеркнуть поливариантность структуры растения на уровне двух категорий модулей: элементарного и универсального. Последнее, по мнению Ирины Александровны, обеспечивает приспособление растения к условиям места произрастания. Анализ фенологического развития вида показал, что развитие силлептических побегов в конце вегетационного периода указывает на аperiodичность развития *S. dulcamara* и подтверждает тропическое происхождение рода в целом. В этом моменте также состоит новизна данной работы. Анатомическое строение вегетативных органов позволило сделать заключение о том, что у *S. dulcamara* существуют некоторые черты характерные для лиан. В целом, изучение анатомии показало, что исследованный вид также проявляет ряд адаптационных черт к условиям повышенного увлажнения, характерных для водных и прибрежно-водных растений.

Особенный интерес вызывает глава 6 – «Эволюция жизненных форм *Solanum dulcamara* s.l.» в которой диссертант не только приходит к важному выводу о том, что наблюдающиеся изменения габитуса паслёна в онтогенезе можно оценить, как преобразования основной биоморфы в ходе эволюции, но также определяет исходную жизненную форму *S. dulcamara* как «стержнекорневой прямостоячий полукустарник» (СПП) и следующие модусы вероятных её изменений. Здесь же подробно изложены представления о возможных изменениях габитуса этого растения в рамках ксерофильной и гигрофильной линий эволюции биоморф, что позволило диссертанту продемонстрировать возможные этапы трансформации жизненных форм у *Solanum* и сделать интересное предположение



о том, что, по-видимому, формирование трав в этом роде в условиях современной геологической эпохи в отличие от многих других таксонов цветковых растений пока не завершено.

Далее следует заключение, которое четко обобщает основные результаты диссертационной работы.

Серьезный критический анализ 444 разноплановых литературных источников (в том числе 140 иностранных), проведенный Ириной Александровной в главах диссертации, свидетельствует о прекрасном знании научной литературы. Подобный критический подход к литературному и своему собственному материалу пронизывает всю работу, что, безусловно, повышает ее значимость.

Выводы, завершающие работу, кратки, четко и ясно сформулированы и полностью отражают полученные результаты проведенного исследования.

Материалы работы Ирины Александровны существенным образом дополняют сведения о поливариантности онтогенеза и морфогенеза, способах адаптации растений к различным экологическим условиям, возможных путях и линиях эволюции биоморф. Полученные сведения могут найти применение для составителей «Биологических флор», региональных определителей растений и флористических сводок, «Онтогенетических атласов». Полученные материалы уже широко используются в лекционных, практических, лабораторных занятиях по биоморфологии и анатомии, систематике и экологии растений, а также на занятиях по эволюционному учению со студентами Вятского государственного университета, экскурсий со школьниками.

Материал прекрасно иллюстрирован и хорошо скомпонован. В работе содержится 55 иллюстраций в виде схем, рисунков и фотографий, а также 6 таблиц.

Текст автореферата соответствует тексту диссертации, он хорошо структурирован, материалы изложены логично, доступно.

Полученные автором материалы в достаточной мере апробированы – они в полной мере отражены в 28 публикациях, в том числе трех изданиях, рекомендованных ВАК РФ для защиты кандидатских диссертаций, и одной статье в издании, включённом в международную реферативную базу данных Scopus, а также обсуждены на 20-ти конференциях и совещаниях различного уровня (региональных, Всероссийских, международных).

В целом, следует отметить, что по актуальности, теоретической и практической значимости, новизне полученных результатов диссертационная работа представляет собой квалификационную работу и является самостоятельным законченным научным исследованием.

Вместе с тем эта большая и многоплановая работа не лишена некоторых недостатков. В качестве замечаний по существу работы нам бы хотелось отметить следующие:



В главе «Материал, методы исследования и терминология, используемая при описании объекта», диссертант указывает на то, что она выполнила «...300 морфометрических измерений по указанным признакам...» и провела их статистическую обработку (с. 41). Отсюда не совсем ясно, какое общее количество растений было измерено и сколько морфометрических измерений было выполнено по каждому изучаемому параметру? Какую статистическую обработку и в каких программах проводил автор работы? Из материалов также не ясно, какое число побегов/особей диссертант изучала в живом виде?

В диссертационной работе не даны пояснения об использованных автором подходах и методах классификации растительности, а также составления названий ассоциаций и формаций, в составе которых изучались особи *S. dulcamara*. Поэтому вызывает сомнение трактовка названий ассоциаций, представленных в работе.

В этой же главе диссертационной работы Ирина Александровна даёт краткое описание метода проращивания семян *S. dulcamara*. Однако диссертант нигде не указывает, в каком количестве семена помещались в чашки Петри, в какой повторности проводились эксперименты, не показаны методы предпосевной обработки (если таковые были использованы) и условия постановки экспериментов (освещённость, фотопериод, температурный режим и т.д.). Наконец, в работе не приведено ни одного показателя, характеризующего проращивание семян.

В рамках Главы 5 «Биоморфология и анатомическое строение отдельных органов *Solanum dulcamara*» разделе 5.1 «Особенности морфологии», ряд вопросов вызывает таблица 5.1. – Морфометрические параметры особей *S. dulcamara* в исследованных сообществах.

Так диссертант не сравнила помещённые в данную таблицу показатели статистически, не привела наличие (или отсутствие) значимости различий. Кроме того, почему в таблице показатель площади листовой пластинки не имеет значения среднего или стандартного отклонения?

Было бы логично, если бы в таблице 5.1. были приведены изменения одних и тех же признаков, как при уменьшении интенсивности освещения, так и при увеличении степени увлажнения. Отсюда, например, сложно судить о том, является ли увеличение размерных величин листовой пластинки закономерностью только по мере уменьшения степени освещённости.

Кроме того, насколько визуальное определение особенностей среды (влажность почвы, освещённость, характер напочвенного покрова) (с. 38 работы) позволяет точно определить градации интенсивности освещения и степени увлажнения?

В разделе 5.2 «Онторморфогенез, побегообразование, модульная организация и ритм сезонного развития»:



– по нашему мнению объединение онтогенеза и морфогенеза несколько затрудняет чтение данного раздела 5.2.;

– не указано, какое количество растений было исследовано для характеристики каждого онтогенетического состояния;

– не показано по каким признакам оценён переход растения от одного возрастного состояния к другому (например, от возрастного состояния «проросток» к «имматурному»);

– возникает вопрос о целесообразности выделения первой фазы онтоморфогенеза под названием «Фаза формирования семени», поскольку в рамках фаз морфогенеза этапы развития особи семенного происхождения, как правило, рассматриваются от образования проростка (Ценопопуляции растений, 1976);

– в рамках описания «Фазы формирования одноосного растения» Ирина Александровна указывает, что для прорастания семян исследуемого вида «...крайне важным критерием выступает относительно высокая (25–30°C) постоянная температура почвы...» (с. 97). В работе не указано, на базе каких проведенных экспериментов сделано это заключение;

– в тексте диссертации Коновалова И.А. в рамках фазы онтоморфогенеза «кущение» объединены фазы морфогенеза «первичный куст» и «рыхлый куст» (по: Смирнова и др., 1976). С нашей точки зрения обе они являются самостоятельными фазами морфогенеза;

– название фазы морфогенеза «формирование корневищного растения», с нашей точки зрения не совсем логично, т.к. эта фаза, в целом, соответствует фазе «рыхлый куст». Завершающей фазой морфогенеза должна стать «фаза клона». Об этом можно понять из текста работы.

Автор диссертационной работы на с. 79 указывает, что «...Под исходным понимаем побег, развивающийся из почки регулярного возобновления в текущем году (побег n-го порядка ветвления) ...». В данном случае не понятно, что автор понимает под термином «почка регулярного возобновления» и где она располагается?

На с. 105 диссертации (раздел 5.2) говоря о экоморфе 3, диссертант сравнивает её побеги возобновления с неспециализированными диаспорами (турионами). Отметим, что такое сравнение некорректно. Турион – это прежде всего специализированная структура для переживания неблагоприятных условий. Особенности понимания термина «турион» подробно расписаны в ряде работ зарубежных авторов (Glück, 1906; Sculthorpe, 1967; Adamec, 2008, 2011, 2018).

На с. 107 по степени ветвления монокарпических побегов возобновления диссертант делит их на моно- и дихазии. По нашему мнению, применение этих терминов к побегу не совсем корректно, т.к. эти термины традиционно применяются для характеристики соцветий.



В составе универсального модуля Коновалова И.А. выделяет 3 типа побегов. Следует ли рассматривать последний, третий тип побега (силлептический побег или побег вегетативный) в составе растения, если он, по своей сути, в благоприятных условиях произрастания вида должен стать монокарпическим силлептическим побегом?

Указанные в работе архитектурные модели, в целом, соответствуют приведённым ранее в работах (Halle, Oldeman, 1970; Halle et al., 1978). Однако хотелось отметить, что модель Leeuwenberg имеет одну особенность – уменьшение длины и первичной ширины последовательных модулей, т.е. они качественно, но не обязательно, количественно, равны (Halle et al., 1978). Таким образом, в случае паслёна сладко-горького, уменьшаются ли размерные характеристики следующих друг за другом силлептических генеративных побегов? Если такого не наблюдается, то эту особенность желательно было бы указать в тексте диссертационной работы как единственный признак данной архитектурной модели, который не выполняется.

В работе встречается не правильное написание фамилий цитируемых авторов. Так, например, на с. 48 указано (Hall, Oldeman, 1970; Hall et al., 1978). Должно быть – Halle, Oldeman, 1970; Halle et al., 1978. В тексте работы отмечены неточности, которые мы воспринимаем как опечатки. Например, на с. 28 указано, что средняя температура января на юге Нижегородской области составляет +19°C (очевидно, что должно быть написано -19°C); на с. 32 указана несуществующая сейчас Пермская область (должно быть: Пермский край); на с. 33 приводится «Татария» вместо Татарстана.

В работе встречаются некорректные высказывания. Так в главе «Материал, методы исследования и терминология, используемая при описании объекта», на с. 50 диссертант указывает «...Н.П. Савиных (1998, 2000) охарактеризовала зону ложнотерминального интеркалярного соцветия и скрытогенеративную зону у побегов вероник. Позже эти представления были перенесены на древесные растения (Хохряков, 1976; Мазуренко, Хохряков, 1977; Бобров, 2009), в первую очередь на кустарники и кустарнички...». В этой связи не ясно, каким образом А.П. Хохряков и М.Т. Мазуренко в 1976–1977 гг. могли использовать представления Т.И. Серебряковой (1978–1986), И.В. Борисовой и Т.А. Поповой (1990) и Н.П. Савиных (1998–2000). На стр. 127 диссертант пишет «...грунтовая часть побеговой системы, как и подземная у наземной формы...».

Тем не менее, все вышеназванные замечания не снижают высокого уровня представленной работы, а указывают на попытки автора глубоко разобраться в сути изучаемой проблемы. Следует отметить, что некоторые из указанных нами замечаний носят дискуссионный характер.



Диссертация Коноваловой Ирины Александровны на тему «Биоморфология *Solanum dulcamara* s.l.» предъявляет собой вполне законченное оригинальное научно-квалификационное исследование, в котором представлены данные о биоморфологии и жизненных формах *S. dulcamara* в различных экологических условиях. Исследование выполнено на высоком научном уровне с применением ряда классических и современных методов.

Ведущая организация считает, что представленная диссертационная работа на тему «Биоморфология *Solanum dulcamara* s.l.» соответствует требованиям, предъявляемым к диссертациям на соискание учёной степени кандидата наук, изложенным в пп. 9–11, 13, 14 «Положения о присуждении учёных степеней», утверждённого постановлением Правительства РФ от 24.09.2013 № 842, а её автор, Коновалова Ирина Александровна, заслуживает присуждения учёной степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9. – Ботаника.

Отзыв обсуждён и одобрен на заседании лаборатории высшей водной растительности (протокол № 1 от 26 мая 2022 г.) и рекомендован к утверждению.

Ведущий научный сотрудник лаборатории  
высшей водной растительности  
Федерального государственного бюджетного  
учреждения науки Институт биологии  
внутренних вод им. И.Д. Папанина  
Российской академии наук,  
кандидат биологических наук  
(специальность 03.02.01 – Ботаника),  
Беляков Евгений Александрович

«30» мая 2022 г.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии  
внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук  
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, 109  
Телефон/факс: 8 (48547)24-545, 8 (48547)24-042  
E-mail: [eugenybelyakov@yandex.ru](mailto:eugenybelyakov@yandex.ru)

