

Отзыв
официального оппонента на диссертационную работу
КОНОВАЛОВОЙ ИРИНЫ АЛЕКСАНДРОВНЫ
«Биоморфология *Solanum dulcamara* s.l.»,
представленную на соискание ученой степени
кандидата биологических наук по специальности 1.5.9. – Ботаника

Диссертационная работа И.А. Коноваловой «Биоморфология *Solanum dulcamara* s.l.» посвящена разностороннему исследованию растений данного вида, произрастающих на территории Кировской, Ярославской и Нижегородской областей. Работа была выполнена автором в Вятском государственном университете.

При анализе содержания диссертации она производит положительное впечатление и представляет собой научную работу, в которой автор сумел достичь поставленной цели – выявления поливариантности развития *Solanum dulcamara* на основе биоморфологии для определения механизмов адаптации растений к биотопам с различным режимом увлажнения. Так как биоморфология находится на стыке экологии, морфологии, систематики, биологии развития, физиологии, биоценологии, биогеографии и эволюционного учения, И.А. Коновалова применила в своей работе системный подход, используя разнообразные методы исследований (как морфологические, так и онтогенетические, ритмологические, анатомические, геоботанические), что придало диссертации комплексный характер.

Обращают на себя внимание следующие аспекты диссертационной работы.

Актуальность темы. Один из узловых вопросов биоморфологии – изучение адаптаций растений к меняющимся условиям среды и способов трансформации жизненных форм – по-прежнему актуален в ботанических исследованиях. В этом плане больше работ посвящено растениям наземных местообитаний, но не меньший интерес вызывают водные и прибрежно-водные виды. *Solanum* L. как древнейший род, включающий до двух тысяч видов,

обладает высокой морфологической пластичностью, и в спектре жизненных форм имеет однолетние и многолетние травы, полукустарники, лианы, кустарники, в тропиках – деревья. Наиболее изменчив габитус полудревесной лианы умеренного климата – паслёна сладко-горького (*Solanum dulcamara* s.l.). Растения этого вида встречаются в условиях с различным режимом увлажнения в виде нескольких экобиоморф. При этом подробных исследований структурной организации, процессов побегообразования, онтоморфогенеза, ритмов сезонного развития для данного вида не проведено. Поэтому актуальность диссертационной темы И.А. Коноваловой не вызывает сомнений.

Научная новизна. Научная новизна работы определяется проведенным автором всесторонним изучением и анализом биоморфологии *Solanum dulcamara*. В работе впервые описаны особенности структуры, онтоморфогенез, побегообразование, модульная организация, ритм сезонного развития и анатомическое строение отдельных органов *S. dulcamara*. С позиций системного подхода определена основная жизненная форма вида, описаны пять онтобиоморф и четыре экобиоморфы. Установлена морфологическая пластичность, структурная, динамическая, экологическая поливариантность развития, поливариантность размножения и путей онтогенеза. Выявлены способы адаптации растения к условиям с разным режимом увлажнения и механическим составом субстрата, установлены признаки лиан. Показана способность *S. dulcamara* к корнеотпрысковости на подвижных песчаных почвах, формированию в воде особой экобиоморфы «малолетник вегетативного происхождения». Описаны модусы морфологических преобразований биоморф *S. dulcamara*, определены возможные линии их формирования и дальнейшей эволюции.

Теоретическая и практическая значимость работы. Теоретическая ценность проведенного исследования состоит в существенном дополнении основных разделов теоретической ботаники полученные автором данными о морфологии, онтоморфогенезе, жизненных формах, побегообразовании, модульной организации, анатомии отдельных органов *S. dulcamara*. Заключение

И.А. Коноваловой о различных типах поливариантности развития, способах адаптации растений на разных уровнях организации, возможных путях и линиях эволюции биоморф существенно расширяют наше представления об адаптационных способностях и приспособленности растений к меняющимся условиям среды. Сведения о побего- и корнеобразовании у особей *S. dulcamara* в условиях затопления могут быть использованы для расширения представлений об особенностях растения при молекулярных и генетических исследованиях по акклиматизации и адаптации растений. Практический аспект заключается в возможности применить биоморфологические данные для составителей «Биологических флор», региональных определителей растений и флористических сводок, «Онтогенетических атласов».

Результаты исследования представлены на 20 научных конференциях.

Диссертация И.А. Коноваловой состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, библиографического списка, включающего 444 источника, в том числе 140 на иностранных языках и приложения. Работа изложена на 203 страницах, включает (вместе с приложениями) 6 таблиц и 55 рисунков.

В **первой главе** диссертации, содержится общая характеристика рода *Solanum* L., приведено систематическое положение этого древнего и богатого видами рода, история его изучения с середины 18 века, современная таксономическая система, основанная на кластерном анализе ДНК, географическое распространение. В этой же главе кратко рассмотрена экологическая и фитоценологическая приуроченность рода *Solanum*. Однако в этом пункте не ясно, дает ли автор характеристику для всех представителей (2000 видов) или для каких-то выборочных. Автор приводит морфологическое описание рода, совмещая литературные данные и собственные наблюдения. Принадлежность к жизненным формам дана по 12 классификациям, рассмотрено практическое значение представителей рода.

Во **второй главе** приведена подробная физико-географическая характеристика районов, где И.А. Коновалова проводила свои исследования

(Кировская, Нижегородская, Ярославская области). В тексте не просто разбираются общепринятые параметры (географическое положение, климат, система водотоков, почвы и почвообразующие породы, растительность и др.), но и убедительно объясняются причины выбора каждой области для сбора материала.

Третья глава содержит материал, методы исследования и терминологию, используемую при описании объекта. Работа проведена в 30 фитоценозах трех областей России на более, чем тысяче особей. Для выявления нюансов структурной организации особей *S. dulcamara* в других регионах и всех возможных его биоморф в районах исследования изучено более, чем 3,5 тыс. гербарных листов в фондах 10 гербариев России, что говорит о большом объеме проделанной автором работы. Применен анализ образцов почвы, анализ геоботанических описаний, определяли экологические позиции вида и амплитуду его экологического ареала. Наиболее важной стала подробная характеристика всех морфологических частей растения. Для схематизации строения особей применена авторская система условных обозначений, что представляют методическую ценность. Вызывает интерес двухмесячный эксперимент по детальному изучению побего- и корнеобразования в лабораторных условиях.

Из основных методов в работе применены: а) сравнительно-морфологический метод описания конкретных структур (побегов), разработанный И.Г. Серебряковым, б) метод модульной организации, развитый Н.П. Савиных. Жизненные формы определяли с применением классификации И.Г. Серебрякова и множественной синтетической. Выделяли модели побегообразования, экобиоморфы, описывали онтоморфогенез, типы онтогенеза и его поливариантность, рассматривали возможные модусы морфологической эволюции. В последней части главы (13 страниц!) автор уделяет внимание понятийному аппарату, что очень важно для возможности адекватного восприятия результатов исследования другими учеными, и сразу отмечает, какие из возможных морфологических вариантов строения свойственны *S.*

dulcamara. Последний момент улучшает восприятие теоретических построений в ботанической морфологии, так как соотносит их с конкретным объектом.

Глава 4 раскрывает вопросы географии, местообитаний и экологии, хромосомного состава, консортивных связей и практического значения главного объекта диссертации — *Solanum dulcamara* L. Исследовательский вклад автора состоит в оценке эффективности освоения экологического пространства *Solanum dulcamara* в изученных сообществах. И.А. Коновалова рассмотрела положение вида на экологических шкалах Э. Ландольта и Х. Эленберга, Л.Г. Раменского и Д.Н. Цыганова, и делает вывод, что условия исследованных биотопов не оптимальны, а лишь достаточны для существования вида, а сам вид (по Л.А. Жуковой) гемизврибионт, лесной нитрофил. Хотелось бы здесь видеть сопоставление результатов работы автора с разными шкалами. Эта глава дополняется данными **Приложения**, в котором приведены геоботанические описания тех растительных сообществ, где автор непосредственно проводил свои исследования.

Центральной главой диссертации стала **глава 5**, в которой автором даются наиболее важные результаты данного исследования. Проведен подробный анализ морфологического строения, онтоморфогенеза, побегообразования, модульного развития и ритмов сезонного развития особей *Solanum dulcamara*. Вид полиморфен, но причин для выделения новых видов на его основе генетические данные не показали. Рассмотрение вопросов морфологии вида (**5.1**) разделено на вегетативную и генеративную сферы. Удачно на наш взгляд, что именно по мере анализа объекта (не где-то после), автор соотносит свои наблюдения с уже имеющимися в науке представлениями по тем или иным вопросам. Убедительно исследован вопрос морфологии листьев паслена, не просто описаны варианты их строения, которых достаточно много, но и проведен анализ переходов в листовых сериях и обсуждены вероятные причины полиморфности среди листьев срединной формации. Показана связь крайних пределов в размерах листовых пластинок и черешков *Solanum dulcamara* с контрастными биотопическими условиями. Завершает раздел 5.1 обзор

морфологии генеративной сферы паслена сладко-горького. Подробно описаны цветок и плод, однако не упоминаются семена. Следовало указать, что их описание содержится в следующей части. Особое место в этом разделе занимает описание соцветия *Solanum dulcamara*. Автор уместно разместила фотографии гербарных экземпляров, живых растений, нестандартные схемы и их интерпретации, характеризуя в итоге соцветие как неравнобокий дихазий.

В разделе 5.2 автор приводит оригинальные данные, касающиеся онтоморфогенеза вида, выделяя 4 его фазы, 5 онтобиоморф, захватывающих 3 периода онтогенеза и 8 онтогенетических состояний, а также 4 экобиоморфы. На фотографиях и схемах четко отражены происходящие процессы. Это интереснейший материал, прекрасно разобранный и проанализированный, показывающий удивительные возможности *Solanum dulcamara* преобразовывать свое тело сообразно возрасту и условиям жизни.

Далее И.А. Коновалова знакомит нас с модульной организацией особей данного вида, тщательно описывает основной, универсальный и элементарный модули, сопровождая текст понятными схемами. Тонкое внедрение в устройство побегов и их систем позволило автору установить факт пластичности симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования и структурной поливариантности ее частей как основы для формирования нескольких экобиоморф в различных условиях среды.

Приличную часть главы 5 занимает описание побегообразования у *Solanum dulcamara* в наземных условиях и условиях переменного увлажнения/обводнения, где детально представлены 4 фазы морфогенеза трех типов побегов, отнесенных автором к универсальным модулям, формирующим разные экобиоморфы. Убедительно показана разница в числе метамеров, длительности жизни, функционировании и степени разветвленности этих побегов в контрастных условиях, что позволило автору выявить размерную поливариантность растений и поливариантность путей их онтогенеза. Текст сопровождается хорошими фотографиями и схемами. Здесь же мы находим морфологическую характеристику почек. Интересен факт обнаружение

сериальных комплексов.

Уделено внимание и сезонному развитию побегов, изучение которого показало наличие феноритмологической поливариантности вида в контрастных биотопах (суша-вода) и подтвердило тропическое происхождение рода.

В разделе 5.3 И.А. Коновалова уделила свое внимание анатомическому строению стебля и корня, стараясь продемонстрировать наличие анатомической поливариантности у вида. Замечателен факт, что даже у прибрежно-водной экобиоморфы корни покрыты перидермой, что дает им возможность работать после спада воды.

Заключительная глава 6 очень интересна, так как затрагивает вопросы эволюции жизненных форм *Solanum dulcamara* и, в частности, лиановый путь в эволюции наземных трав. Рассмотрен переход от прямостоячего полукустарника к лиановидному, в котором чаще всего и встречается вид. Выделены этапы и модусы вероятных трансформаций биоморф в эволюции вида. На основании данных всего исследования автором сделаны обоснованные выводы о том, что лиановидная жизненная форма для вида вторичная, и формируется на основе полукустарника с прямостоящими побегами, а стелющаяся биоморфа - факультативная. В рассуждениях автора раскрывается главный биологический смысл тех морфологических особенностей, которые рассмотрены и описаны в предыдущих главах работы. В конце главы обсуждаются преобразования габитуса *Solanum dulcamara* в ксерофильной и гигрофильной линиях эволюции биоморф. Приведена интересная схема эволюции биоморф вида и вероятных путей их будущего.

Выводы, на наш взгляд, несколько расплывчаты относительно поставленных задач, но тем не менее соответствуют общей цели работы.

Основное содержание диссертации опубликовано в 28 работах, из них 2 в журналах, входящих в международные реферативные базы данных и 3 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ. Содержание автореферата адекватно отражает содержание диссертации.

Высоко оценивая работу в целом, тем не менее, следует высказать

некоторые замечания и отметить нераскрытые в исследовании вопросы.

Замечания орфографического и технического характера:

- 1) Стр. 53. Ошибка в характеристике А-типа онтогенеза
- 2) Стр. 55. Написано «мультипатентность», вместо «мультипотентность», стр. 136 написано «группы склереидов», вместо «группы склереид»
- 3) На рис. 5.36 и 5.28 смещены линии, обозначающие границы структурно-функциональных зон.
- 4) Видимо автор меняла положение разделов в работе из-за чего произошла сбивка нумерации рисунков: после рисунка 5.24 идет сразу 5-33-5.37, а потом уже 5.25.
- 5) Стр. 69. Не ясно также почему 49% входит в диапазон от 17 до 45%.
- 6) На стр. 97. Указано, что фаза онтоморфогенеза «формирование семени» соответствует двум периодам онтогенеза — эмбриональному и латентному. Но период в периодизации один «эмбриональный», а это подпериоды.

Неудачные выражения в работе:

- 1) Не однократно применяется словосочетание «видовое разнообразие» в смысле «видового богатства». «Видовое разнообразие» это процентное соотношение особей разных видов, а «богатство» — количество видов.
- 2) Стр. 63. «Способность вида существовать в разных экологических условиях свидетельствует о его экологической валентности». У любого вида есть экологическая валентность, у вида, который может жить в разных условиях, она *широкая*.
- 3) Стр. 40. «До IV декады октября». Что это?
- 4) Стр. 45. Вряд ли «в зависимости от выполняемых функций» побеги делят на побеги регулярного возобновления и другие. Про удлиненные и укороченные тоже можно сказать, что у них разные функции. Эта классификация основана на наличии и длительности периода покоя от момента закладки почки до ее разворачивания в побег.

Вопросы и замечания по Главе 4:

- 1) На стр. 68-69 есть несоответствия между данными таблицы (названия

ассоциаций) и их разбором в тексте.

Глава 5. Вопросы и замечания по разделу 5.1:

1) При морфологическом описании вида не указан тип корневой системы, не уделено особого внимания характеристике корневища (симподиально нарастающее эпигеогенное из резидов — это все, что удастся о нем узнать), совсем отсутствует описание почек (мы находим его позднее, но стоило это оговорить в данном разделе), мало внимания уделено вопросу метатопий, при описании стебля (стр. 78) остается не понятно, весь он покрыт пробкой или какая-то его часть.

2) На рис. 5.5 не понятно, почему паракатафиллы не относятся к листьям срединной формации, если у них есть нормально развитые зеленые листовые пластинки. А на рис. 5.6 б — почему сегменты листовой пластинки названы долями?

3) Что такое «нереализованная пазушная почка». Спящая? На какой момент она не реализована?

4) С чем связаны (таблица 5.1) резко отличающиеся цифры числа побегов в симподии, числа метамеров в составе исходного побега, побегов $n+1$ и $n+2$ в сообществе 6 (хвощево-рогозово-вейниковой ассоциации)?

5) Ольшанник хвощёво-камышевый в Ярославской области: это самое сухое местообитание из изученных (табл. 5.1)? Где в работе находятся результаты обработки геоботанических описаний с характеристикой типов сообществ по экологическим шкалам?

Вопросы и замечания по разделу 5.2:

1) Для улучшения восприятия онтоморфогенеза не лишним было описать онтогенез более подробно, чем это сделано в работе, привести размерные характеристики особей каждого онтогенетического состояния. Не ясно какие критерии взяты для различения g_2 и g_3 ?

2) Фазу онтоморфогенеза IV рекомендую назвать фазой «формирование длиннокорневищного растения», не просто корневищного растения, так как на фазе III «кущение» короткое эпигеогенное корневище уже существовало.

3) При назывании как онтобиоморф, так и экобиоморф хотелось бы некоторого единообразия. Если его нет, то возникают вопросы, почему для наименования одних биоморф использованы одни признаки, а в других наименованиях что-то опускается или добавляется. Это не всегда очевидно! Понятно, что для полукустарника можно не уточнять, что это многолетник. В методике не отражено какие именно признаки (стр. 52) следует применять для характеристики онтобиоморф, а какие для экобиоморф. Так, для экобиоморф не применены признаки числа центров воздействия на среду и типа побеговых систем по способу нарастания, хотя они есть в онтобиоморфах. В онтобиоморфах не применена характеристика морфологической дезинтеграции. Для онтобиоморф 2-4 указан тип корневой системы, а для 5 — нет. В 4-ой экобиоморфе «корнеотпрысковый полукустарник» не указано наличие длинного корневища и специализирована дезинтеграция или нет, а в экобиоморфе 3 «многолетник вегетативного происхождения» не ясно поликарпик он или нет, полудревесный или травянистый, и почему у него ранняя дезинтеграция, если это особи g_2 -состояния.

4) Хотелось бы, чтоб автор при описании объекта разделял нарастание побеговой системы в наземной части (акросимподиальное) и нарастание многолетних участков побеговой системы, приводящих к формированию корневища, сначала короткого (видимо, базисимподиальное), а затем длинного (акросимподиальное). Однако автор везде говорит (стр. 48, 141) только об акросимподиальном нарастании. Крестики отмерших верхушек на рис. 5.22 не дают понять, какой длины была часть отмершего побега, и при описании побегов нигде не оговорено, какая их часть остается зимовать. Вопрос длины побегов (в противовес корням) не раскрыт.

5) В главе 3 (стр. 49) мы узнаем, что «универсальный модуль — это одноосный побег....». В результатах мы видим 29 вариантов этого универсального модуля, причем один из критериев их классификации «степень ветвления»! Так они одноосные или ветвящиеся? Это же не одно и то же.

6) Универсальный модуль обозначен автором по отношению к объекту как

монокарпический побег. Характеристика монокарпического побега предполагает не только признак цветения и плодоношения один раз в жизни, но и наличие части, способной к длительному существованию в составе многолетнего тела особи. При таком классическом подходе к трактовке монокарпического побега из трех типов, выделенных автором, под определение попадают только МПВ — монокарпические побеги возобновления, типично развивающиеся из почек регулярного возобновления за один цикл видимого роста, но в результате силлепсиса формирующие разветвленную ось (разветвленный побег). Отнесение силлептических побегов (побегов обогащения) к монокарпическим не является обычным для морфологии растений, и поэтому требует специального пояснения автора в методической главе, **почему** она считает правильным относить их к монокарпическим. Тем более, сравнивая, МПВ и оба типа СП, автор невольно отмечает, что отличий больше, чем сходства. И странно звучит, что «зона торможения у них выполняет функцию возобновления».

7) Удивление вызывает «метамер с боковым вегетативным или генеративным побегом». Как можно эту структуру описывать как «наименьшую неделимую частицу тела растения», если боковая почка уже развернулась, и целый ряд новых метамеров развился на такой «неделимой частице»? Это ведь уже тоже побеговая система. Разве здесь один цикл формообразования? Также не ясно, почему верхушка побега, завершающаяся соцветием относится к метамерам.

8) Почему нельзя катафиллы, закрывающие почку, считать почечными чешуями, и указано, что почки морфологически открытые? Катафиллы не прикрывают ее?

9) Хотелось бы услышать мнение автора о различии понятий «нарастание» и «ветвление» у побега. Стр. 118: одна ось — акросимподиальное нарастание, две — уже акротонное ветвление? Но если они перевершинивают ось предыдущего порядка, то почему это ветвление? Я так поняла из текста на стр. 132, что разница, по мнению автора, в нарастании и ветвлении состоит в

количестве боковых побегов следующего порядка, а не в их пространственном положении относительно побега предыдущего порядка. На стр. 152 и вовсе «итеративное ветвление» в следующем предложении названо «нарастанием». Так это все же разные процессы или нет?

Вопросы и замечания по разделу 5.3:

1) Из описания анатомии стебля осталось не ясным, есть ли перицикл в центральном цилиндре.

2) Склеренхимные элементы на границе первичной коры и флоэмы имеют прокамбиальное происхождение или перициклическое? Это именно склереиды (как пишет автор) или все же волокна? На рис. 5.41 б периферическая часть среза не четкая, и на нем, а также на рис. 5.41 а, не отмечены границы анатомо-топографических зон, чтоб можно было сориентироваться по фотографиям срезов.

3) В описании корней вторичного строения сначала указано, что под перидермой расположена вторичная кора (стр. 139), но потом (стр. 140) сказано, что «при вторичных изменениях длительное время сохраняется первичная кора». Где тогда происходит закладка феллогена?

4) Не отмечено, какая архность первичной ксилемы в корне.

5) Для убедительности утверждения, что «условия среды обитания оказывают влияние на внутреннее строение осевых органов» было бы интересно сравнить анатомию стебля на растениях разных экобиоформ (для корней это сделано), а не просто описать ее на модельном виде, так как в последнем случае не понятно из какого местообитания взяты особи.

6) Из раздела не ясно, была ли анатомия вегетативных органов *Solanum dulcamara* описана до этого другими учеными (Швайнгрубер с соавторами, 2013 — из цитаты в тексте), так как во введении указано, что она никем не изучалась ранее.

Работа достаточно грамотно написана с точки зрения русского языка, содержит лишь небольшое количество опечаток.

В заключении следует еще раз подчеркнуть актуальность и

востребованность темы диссертации, так как важны обнаруженные И.А. Коноваловой связи между морфологическими признаками и условиями среды обитания, когда мы понимаем приспособительные причины тех или иных особенностей во внешнем облике растения, а не просто факт их существования, что делает неразрывными морфологию, биоморфологию и аутоэкологию вида. Все научные положения работы, а также сделанные автором выводы базируются на большом фактическом материале (большая часть которого собрана автором лично) и являются обоснованными и достоверными. Выше указанные замечания не снижают высокого уровня выполненного исследования.

Считаю, что диссертация И.А. Коноваловой «Биоморфология *Solanum dulcamara* s.l.» - полноценная научная работа, актуальная в отношении теории и перспективная для внедрения в практику. Она отвечает требованиям «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного постановлением правительства РФ №842 от 24.09.2013, в текущей редакции от 11.09.2021 № 1539, а ее автор Коновалова Ирина Александровна — заслуживает присвоение ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9 — Ботаника.

Официальный оппонент

Барabanщикова Наталия Сергеевна

ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет»

Институт биологии и химии

129164, Москва, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 2, <http://mpgu.su>

Тел. 8 (495) 683-16-07, e-mail: bio@mpgu.su

доцент кафедры ботаники, кандидат биол. наук (03.00.05 — ботаника), доцент.

05.06.2022

