

О Т З Ы В

официального оппонента на диссертационную работу Матюхина Дмитрия Леонидовича «Моноритмические системы побегов у хвойных», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.9.

– Ботаника

Диссертация Д.А.Матюхина «Моноритмические системы побегов у хвойных» посвящена исследованию вегетативной морфологии хвойных во всём их огромном разнообразии. Работа выполнена на кафедре ботаники, селекции и семеноводства садовых растений Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева».

Диссертация является целостным, самостоятельным научным исследованием, с научной новизной мирового уровня. Автором разработана концепция моноритмических систем побегов как универсальный инструмент для анализа вегетативной морфологии хвойных на разных уровнях организации их разнообразия, включая культивары. Цели и задачи работы сформулированы корректно и последовательно. Так же корректно и последовательно они достигнуты и решены.

Актуальность работы Д.Л.Матюхина определяется двумя обстоятельствами. (1) Критической важностью хвойных для природы и хозяйства внетропической области северного полушария, а особенно России. (2) Отсутствием полной научной сводки по морфогенезу систем ветвления хвойных, основанной на их последовательном анализе всех ключевых таксонов с использованием единых методических принципов. Диссертация Д.Л.Матюхина - первая такая работа не только на российском, но и на мировом уровне. Теоретическая фитоморфология в отличие от большинства других научных направлений, если так можно выразиться, национально окрашена. В ней налицо существенно обособленные немецкая, французская, американская и российская традиции, которые различаются концептуально. Российская традиция занимает в этой системе очень сильные позиции. Важно, что Д.Л.Матюхин основывает свою работу именно на ней, при этом творчески ассимилирует многие ценные идеи других научных школ. Все теоретические конструкции в этой области науки разработаны на примере цветковых как абсолютно доминирующей в растительном покрове нашей планеты группе высших растений. Актуально, что Д.Л.Матюхин в своей работе не только адаптировал их для хвойных, но и креативно развил до полноценной теории.

Научная новизна работы Д.Л.Матюхина не вызывает сомнения. В диссертации впервые глубоко и всесторонне проанализировано разнообразие элементарных систем ветвления у хвойных всех современных и отчасти даже вымерших семейств хвойных. На основании этого анализа впервые разработаны принципы классификации и иерархической организации элементарных систем ветвления, включая их многочисленные декоративные культивары. В отношении последних впервые обоснована идея их возникновения в результате аномального комбинирования имеющихся в геноме программ морфогенеза. Специализированные вегетативные побеги хвойных впервые логично и последовательно представлены в единой онтогенетической и филогенетической системе координат. Принципиально новой является также идея псевдоциклов как важнейшего принципа эволюции систем ветвления у хвойных.

В работе Д.Л.Матюхина не применялись никакие современные методы исследования. Зато все использованные традиционные фитоморфологические методы были строго адекватны поставленным задачам. Это позволило получить отличные результаты. Достоверность и репрезентативность собранного материала сомнений не вызывает. Заключение и выводы вполне обоснованы.

Защищаемые положения представляют собой целостную концепцию морфогенеза элементарных систем ветвления у хвойных. Они сформулированы вокруг центрального понятия – моноритмическая система побегов (МСП), перспективность которого в этом качестве Д.Л.Матюхин впервые обосновал. Это его бесспорное достижение. Защищаемые положения, в основном, убедительно защищены. Правда, несколько удивляет отсутствие в защищаемых положениях даже упоминания о формах, которые отличаются от типовых, им в работе посвящена целая глава.

Теоретическая и практическая значимость работы не вызывает сомнений. Результаты исследования вносят существенный вклад в фундаментальную фитоморфологию. Они актуальны также для преподавания дендрологии на высоком уровне (магистратура, аспирантура) и уже широко используются в процессе преподавания курсов морфологии, систематики растений и экологии в РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева. Автор утверждает также, что его новые представления о моноритмических системах побегов у хвойных имеет разнообразное практическое значение, вплоть до работ по укреплению терриконов. Думаю, последнее несколько преувеличено (терриконы можно укрепить и без знаний о МСП). Но для интродукции в Россию экзотических иноземных видов, а также для селекционной работы с хвойными, результаты, изложенные в диссертации Д.Л.Матюхина, несомненно, могут быть широко востребованы.

Диссертационная работа изложена на 246 страницах (203 страницы основного текста + приложение на 45 страницах), включает введение, 6 глав, заключение, выводы, список литературы и приложение. В диссертации 4 таблицы, 46 рисунков. Кроме того, работа отлично иллюстрирована качественными цветными фотографиями в количестве 80, которые целиком находятся в приложении. Список литературы представлен 282 источниками, в том числе 102 – на иностранных языках. Структура работы, в целом, соответствует предъявляемым требованиям.

Из недостатков укажу на недостаточную структурированность текста. Так, результаты нигде не отделены от обсуждения. Это в некоторых случаях затрудняет их разграничение. Есть огромные главы по 60 страниц (например, глава 4) написанные сплошным текстом, без какой бы то ни было внутренней системы подзаголовков. Такой принцип организации материала сильно затрудняет его восприятие. Такой же негативный эффект оказывает и размещение всех без исключения фотографий в Приложении. Ведь на самом деле все эти фотографии – вовсе не приложение, а настоящие текстовые иллюстрации, которые очень важны для восприятия текста, ибо на каждую из них автор индивидуально ссылается в ходе изложения. Диссертационные работы, обычно заканчиваются либо Заключением, либо Выводами. В работе Д.Л.Матюхина есть и то, и другое. Это, пожалуй, полезная инновация, поскольку два раздела представляют как бы два уровня генерализации и конкретизации достижений.

Глава 1 - это аналитический обзор литературы с целью обоснования применявшихся в работе подходов, принципов, методов и терминологии, а также с целью показать наличие «белого пятна» в области вегетативной морфологии хвойных. Всё это автору, в целом, удалось. Он убедительно обосновал целесообразность рассматривать морфогенез хвойных через призму МСП, хотя сам этот термин показался мне излишне вычурным. Автор не ввел его, а лишь слегка видоизменил относительно Л.Е.Гатцук. Смысл введения и использования этого термина такой: у многих хвойных за один цикл роста образуется не просто элементарный побег, а целая система ветвления. Возможно, в рамках устоявшейся системы терминов ее логично было бы назвать «элементарной системой ветвления». Если такие системы ветвления образуются в течение года не один раз, то это могла бы быть «годовая система ветвления» по аналогии с полициклическим годичным побегом.

Автор вслед за Л.Е.Гатцук понимает под МСП то, что возникает за один период ВИДИМОГО РОСТА. Однако большая часть разнообразия в структуре побегов детерминируется на этапе морфогенеза почек возобновления. Так, в зимующих почках некоторых сосен (*Pinus banksiana* и др.) присутствует несколько элементарных побегов, которые в дальнейшем растягиваются за один период роста. Поэтому концепцию морфогенеза вегетативных побегов логично обогатить этим подходом для приближения ее корректному описанию разнообразия. Это не замечания, скорее предложения.

Из замечаний укажу, что автор почему-то не использует в своей работе достижения современной филогенетики. Она в последние два десятилетия бурно развивалась в результате «молекулярной революции». Так, в современной мировой ботанической литературе уже почти 15 лет используется новая схема систематики высших растений, согласно которой хвойные – это не класс, а всего лишь подкласс внутри класса Equisetopsida (Chase, M.W. & Reveal, J.L. (2009) A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. Botanical Journal of the Linnean Society 161: 122–127). Похоже, что и в качестве подкласса хвойным осталось жить совсем недолго. Современная наука показала, что семейство сосновые значительно ближе к гнетовым, чем к остальным хвойным (Lu Y, Ran J-H, Guo D-M, Yang Z-Y, Wang X-Q (2014) Phylogeny and Divergence Times of Gymnosperms Inferred from Single-Copy Nuclear Genes. PLoSONE 9(9): e107679). Уверен, что знание этой информации существенно помогло бы автору в интерпретации его результатов.

В главе 2 описаны объекты и методы исследования. Методы применялись проверенные, традиционные, которым не одна сотня лет. Они вполне адекватны поставленным целям. Ценность работы в том, что автор на основе нового подхода проанализировал структуру элементарных систем ветвления почти у всех современных хвойных, включая экзотические: тропические, южные. Эту на редкость амбициозную задачу автор попытался решить, не выезжая за пределы России. Поэтому большая часть использованных объектов – это растения, живущие за пределами естественных ареалов, вплоть до оранжерейных. Отсюда вопрос: насколько корректно судить о морфогенезе тех или иных таксонов, если их анализируемые образцы живут в совершенно иных по отношению к природным условиям. Известно, например, что некоторые сосны, перенесенные из сезонного переменного-влажного климата в бессезонный, растут непрерывно, не образуют ни элементарных, ни годичных побегов (Lanner R.M. The phenology and growth habits of pines in Hawaii // USDA Forest Serv. Res. Pap. PSW-29. 1966. 25 p.). Как автор решил для себя эту проблему? Интересно было бы услышать ответ автора на публичной защите.

Огромная (70 страниц) глава 3 представляет собой серию стандартных описаний МСП у разных видов хвойных со стандартными же схематическими рисунками. Их ценность в том, что они сделаны по единой тщательно продуманной схеме. Это большое достижение.

Однако в расположении материала лично меня очень удивил алфавитный принцип. Удивил потому, что он применен не в телефонном справочнике, а в научной исследовательской работе. Феодосий Дображанский в свое время написал так: ничто в биологии не имеет смысла кроме как в свете эволюции. Правильно написал! С тех пор, как в систематике растений возобладал принцип естественной классификации, описание любого разнообразия проводится в соответствии с ним. В учебной и «монографической» литературе описанию родов предшествует описание семейства, описанию семейств предшествует описание порядка и т.д. Это позволяет понять структуру разнообразия, представить уровни его организации. В исследовательской работе логичен обратный порядок: на основе описания какого-то признака или явления у видов делается обобщение по роду, на основании описания родов – обобщение по семейству и т.д.

Даже в обобщающей части главы 3 автор не делает попытки проанализировать огромный материал в соответствии с этим принципом: в сводных таблицах роды размещены в соответствии с тем же алфавитным принципом. На мой взгляд, это серьезно ограничило возможности понять природу описанного разнообразия. Возможно, в таком подходе заложена некая базовая идея: эволюция и структуризация разнообразия хвойных по МСП происходит, в основном, на уровне родов; поэтому на уровне родов и анализируется. Если так, не исключено, что это перспективная идея, но ее полезно было бы сформулировать и обосновать.

Еще больше удивило полное отсутствие анализа описанного разнообразия МСП в связи с экологией таксонов, их принадлежностью к биомам, биотопам (баланс теплообеспеченности и увлажнения), ярусам ценозов (светолюбивые и теневыносливые) и т.д. Ведь ареал хвойных это вся наша планета: от Гренландии до Патагонии, от пустыни Сахара до дождевых тропических лесов. Если в разнообразии репродуктивных структур главный фактор филогенетический, то в разнообразии вегетативных структур, наоборот, экологический (адаптации).

В конце главы автор делает вывод: «Для каждого рода характерно упорядоченное множество МСП. Элементы множества имеют общий план строения и обусловлены местом и закономерностями заложения боковых почек или силлептических побегов, особенностями роста и ветвления». Это верно и важно, но наука призвана отвечать не только на вопрос «как устроено», но и на вопрос «почему». Последнее применительно к элементарным системам ветвления хвойных чрезвычайно затруднено без анализа эволюции хвойных в экологической системе координат. После появления цветковых и их бурного развития в первую половину кайнозоя многие группы хвойных оказались оттеснены из продуктивных экотопов в маргинальные (холодные, сухие). Это стало главным фактором их морфологической эволюции. Однако некоторые группы хвойных остались «играть на поле» цветковых, в экотопах с оптимальным балансом тепла и влаги. Это опять же стало главным фактором их морфологической эволюции. Слабый интерес автора к теме адаптивной морфологической эволюции существенно сокращает возможности интерпретации полученных результатов о разнообразии МСП у хвойных.

Следует ли всё это рассматривать как недостатки диссертации, ставящие под вопрос ее качество? Думаю, что не следует. Автор просто не поставил перед собой те задачи, которые поставил бы какой-то другой исследователь, если бы работал над этой темой. Все поставленные задачи автор неплохо решил, тем самым существенно увеличил объем и глубину знаний в области разнообразия элементарных систем ветвления у хвойных.

Глава 4 повествует о разнообразии уклонений от «дикого» типа, включая обсуждение вопроса о механизме их образования. Все эти уклонения крайне редко были объектом научного анализа. Их если и описывали, то не ботаники, а специалисты в области декоративного садоводства. Автор чуть ли впервые сделал попытку провести их корректный научный анализ. Это его большое достижение.

Все описанные уклонения автор рассматривает как формы: последнюю легитимную единицу внутривидового разнообразия в ряду подвид – разновидность – форма. Это вряд ли оправдано. Форма есть элемент структуры природных популяций. Между тем большая часть уклонений, описанных автором как формы, на самом деле, являются структурными единицами культурного разнообразия растений, которое не имеет популяционной структуры. Поэтому ботаническая иерархия внутривидовых категорий тут неприменима. С 1953 года, когда был принят первый International code of nomenclature for cultivated plants, она заменена системой, основанной на таксономической категории *культивар* (cultivar). Вопрос о происхождении того или иного культивара не имеет значения. Часть возникли в природе, часть -

в культуре; часть – спонтанно, часть – искусственно (включая индуцированный мутагенез и генетические модификации). Важно, что все они различимы по свойствам и поддерживаются культивированием. Называть все это разнообразие природной категорией «формы» не корректно: кодекс надо чтить.

Очень важно, что автор не просто дает описание культиваров в ботанической системе терминов, но и пытается понять структуру их разнообразия. Исходя из общей направленности работы, логично было бы предположить, что он использует здесь свой главный принцип – анализ разнообразия в системе терминов МСП. Однако против ожидания эта аббревиатура встречается в главе 4 только два раза: на первой (с. 117) и последней (с. 132) страницах. Это означает, что концепция МСП почти не используется автором для разграничения форм-мутантов-культиваров и понимания их разнообразия. Почему?

Большую часть разнообразия культиваров автор объясняет гетеротопией: переносом программы морфогенеза из одного места в другое. Это новый и перспективный подход: оперировать не отдельными признаками, а цельными программами морфогенеза. Гетеротопия – это термин из эволюционной биологии. Оправдано ли его применение для интерпретации культурного разнообразия растений? Думаю, вполне оправдано. Ибо развитие культурной флоры происходит на основе генома, который унаследован культурными растениями от диких, а любая сложная группа культиваров – это тоже древо, как и древо филогенетическое. Однако если подходить к культурной эволюции растений с принципами и терминологией из эволюционной теории, то логично использовать не один лишь принцип гетеротопии, а весь «арсенал» этой большой и сложной науки. Так, большая часть описанных в диссертации «переносов» являются вовсе не гетеротопиями, а гетерохрониями, часть – субституциями и гетеробатмиями.

Автор утверждает, что «возникающие морфозы не являются неадаптивными мутациями, приводящими к снижению приспособленности к условиям окружающей среды». Действительно, в основном, не являются, если речь идет о природных формах. Но в той совокупности культиваров, которая описана в работе, добрая половина (во всяком случае в семействе сосновые) происходит от соматических мутаций, главным образом, карликовых. Ни о какой их адаптивности в природных популяциях, конечно, не может быть и речи. Объяснять их появление в терминах гетеротопии вряд ли корректно. Тем более, что некоторые культивары, идентичные по структуре систем ветвления, автор объясняет контрастными гетеротопиями. Например, *Picea glauca* 'Alberta Globe' рассматривается как квазиимматурная форма, а *P. glauca* 'Blue Planet' – как квазисенильная. Это наводит на мысль о некоторой формальности, искусственности подобных логических конструкций.

Очевидно, что разнообразие культиваров в части их систем ветвления не исчерпывается разнообразием их МСП (многое зависит от взаимоотношений между МСП разного порядка в форме ростовых корреляций), а комбинации МСП у культиваров не исчерпываются гетеротопиями. Для их интерпретации актуально использовать многие другие механизмы регуляции морфогенеза, как упомянутые выше, так и не упомянутые (атавизмы, параллелизмы, принципиальные инновации, интеграция разных механизмов у одного культивара). Если автор их пока не использовал, то это не является существенным недостатком работы, ибо автор и не ставил перед собой такой цели. Это является скорее пожеланием на будущее. Автор в некоторых случаях пытается использовать для систематизации разнообразия культиваров принцип гомологических рядов наследственной изменчивости, предложенный Н.И.Вавиловым (например, на с. 144). Если применить данный принцип широко и последовательно, это будет серьезным прорывом в данной области исследований.

В главе 5 обсуждается разнообразие специализированных трофических побегов у хвойных. Ценной и новой является уже сама попытка анализа этого явления в единой системе терминов. Это существенный вклад в теоретическую фитоморфологию.

Несколько удивляет нетрадиционная концепция брахибласта, которую использовал автор. Суть брахибласта в том, что это побег с предельно укороченными, в сущности, отсутствующими междоузлиями. Непонятно, почему автор называет брахибластами некоторые побеги метасеквойи, таксодиума, тсуги, хотя по его же словам междоузлия на этих побегах довольно длинные (почти не уступают в этом отношении ауксибластам).

Обращает на себя внимание идея происхождения брахибластов *Pinus* как результата гетеротопии семядольного узла на верхушку брахибласта типа *Cedrus* или *Larix*. Это свежая, смелая, красивая мысль. Если подтвердить ее гистологическими доказательствами, то это может стать ярким открытием.

Главы с 2 по 5 содержат не так уж много обобщений и теоретического анализа. Глава 6, наоборот, имеет преимущественно фундаментальное содержание и посвящена эволюции МСП. Теоретической основой избрана идея псевдоциклов - витков эволюционной спирали с возвратом к прежней по сути форме на новом уровне организации (Gaussen, 1952). Автор впервые последовательно применил ее для элементарных систем ветвления у хвойных, что, бесспорно, является серьезным достижением. Во многих случаях (подокарповые, сосновые) эта идея показала себя перспективной и продуктивной.

В то же время, очевидно, что псевдоциклы лишь один из многих путей, направлений, вариантов морфологической эволюции, значение которого не стоит преувеличивать. Соответственно, не стоит всю морфологическую эволюцию хвойных сводить к псевдоциклам. Возьмем в качестве примера эволюцию кипарисовых (с. 151). Современной наукой доказано, что кипарисовые (как *sensu lato*, так и *sensu stricto*) эволюционировали от древних мезофильных форм с плоскими филломорфными ветвями к ксерофильным формам с простыми чешуйчатыми или игольчатыми листьями (Pittermann, J., Stuart, S. A., Dawson, T. E., & Moreau, A. (2012). Cenozoic climate change shaped the evolutionary ecophysiology of the Cupressaceae conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(24), 9647–9652). Однако в диссертации на рис. 43 изображен псевдоцикл в эволюции МСП кипарисовых, где исходной формой показано недавний продукт эволюции - процветающие в наше время можжевельники, а сверхэволюированной формой – вымерший мезозойский род *Protophyllocladus*, к тому же вряд ли имеющий какое-то отношение к кипарисовым. Это вызывает удивление.

Автор в целом осознает ограничения в применении концепции псевдоциклов для интерпретации морфологической эволюции хвойных. Так, он пишет, что у кипарисовых филломорфные ветви диффузно распределены в разных родах, свойственны только части видов рода (как у *Cupressus*), но почему-то не делает даже попытки связать это явление с адаптивной эволюцией. А ведь тут вопрос именно в этом: одно дело кашмирский кипарис и совсем другое дело – сахарский. Интерпретации результатов могло бы сильно помочь также использование современной информации по молекулярной филогенетике, которая за последние 20 лет существенно продвинулась в исследовании «древа жизни» хвойных. Впрочем, автор опять же просто не ставил перед собой перечисленные задачи. Все поставленные задачи он решил довольно успешно.

В **Заключении** диссертации последовательно и аргументировано сформулированы итоги исследований. Кстати, только здесь появляются попытки привлечь экологию для интерпретации морфологического разнообразия. Например, на с. 170 указано, что мощное

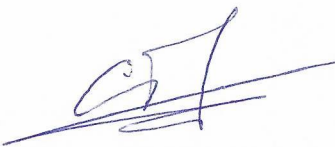
развитие силлептических горизонтальных побегов у тропических хвойных объясняется длительным безморозным периодом. Если бы этот способ интерпретации результатов был сквозным, теоретическое содержание работы сильно выиграло бы. Впрочем, и без этого автору удалось показать, что МСП – перспективная и полезная концепция, позволяющая поднять анализ разнообразия и морфологической эволюции хвойных на новый уровень.

Выводы соответствуют поставленным задачам и содержат четко сформулированные результаты работы. Диссертация написана четким и ясным языком, с использованием принятой терминологии, оформление диссертации существенных замечаний не вызывает. Содержание автореферата полностью соответствует содержанию и результатам диссертации.

Результаты неплохо апробированы: доложены на 39 научных конференциях. Все основные результаты по всем содержательным главам опубликованы в открытой печати. Число публикаций в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, соответствует требованиям, предъявляемым к докторским диссертациям. Однако уровень публикаций несколько удручает. Из них только одна входит в международные базы WoS и Scopus. Это означает, что достижения Д.Л.Матюхина, в сущности, остались за пределами мирового научного процесса, что не может не огорчать. Впрочем, это вопрос не к соискателю степени, а к ВАК РФ, определяющей «правила игры». Автору следует активней продвинуть свои идеи вместе с полученными результатами в мировую фитоморфологию через публикации в международных научных изданиях. Справедливости ради нельзя не обратить внимание на высокую активность Л.Матюхина в области публикации разных полезных книг, имеющих прямое отношение к теме диссертации: научных, учебных, справочных. Из них наиболее заметна 4-томная сводка «Виды и формы хвойных, культивируемые в России» (2009-2021), широко востребованная читателями.

В целом, диссертационная работа Матюхина Дмитрия Леонидовича "Моноритмические системы побегов у хвойных», представленная на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.9. – Ботаника является законченным научным исследованием и квалификационным произведением, имеющим теоретическое значение для фитоморфологии и теории эволюции, а также существенное практическое значение для интродукции и селекции хвойных в России. Она выполнена на высоком методическом уровне. По актуальности, научной новизне, достоверности результатов, объему полученного материала и сформулированным выводам, соответствует требованиям «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденном постановлением правительства РФ № 842 От 24.09.2013 в редакции от 11.09.2021 № 1539, предъявляемым к докторским диссертациям на соискание ученой степени доктора наук по специальности 1.5.9. – Ботаника, а сам автор, безусловно, заслуживает искомой степени доктора биологических наук.

Официальный оппонент


Горошкевич Сергей Николаевич
ФГБУН «Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН»
634055, Томск, Академический пр., 10/3, <http://www.imces.ru/>
Тел. (382-2) 492-265, e-mail: post@imces.ru
Главный научный сотрудник, доктор биологических наук (03.02.01 - Ботаника)
06.03.2023

Подпись Горошкевича Сергея Николаевича заверяю.

Ученый секретарь Института мониторинга климатических
и экологических систем СО РАН, к.т.н.  О.В.Яблокова

