

ОТЗЫВ
официального оппонента на диссертацию
Здравчева Никиты Сергеевича
«Сравнительная карпология представителей семейства Hamamelidaceae»
представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по
специальности 1.5.9. – Ботаника

Актуальность исследований. Диссертационная работа Н.С. Здравчева, посвященная изучению строения, развития и эволюции плодов представителей семейства Hamamelidaceae, является актуальной в связи с пересмотром, по данным молекулярной филогении, ранее предполагаемых филогенетических связей семейства. Оно является в настоящее время частью порядка Saxifragales (APG IV, 2016). Для текущей переоценки филогении семейства важно выявление апоморфий и плезиоморфий в этой группе, также заслуживает внимания гистогенез репродуктивных структур. Сравнительное изучение плодов у современных таксонов Hamamelidaceae актуально также в связи со сложностью идентификации ископаемого материала. Семейство Hamamelidaceae интересно также морфологически, плоды-коробочки его представителей разнообразны, они развиваются из верхней, нижней или полунижней завязи, содержат разное число крылатых или бескрылых семян; по-разному вскрываются. Коробочки в подсемействе Hamamelidoideae замечательны тем, что при их вскрывании происходит взрывной выброс семян, тип диссеминации автомеханохория.

Научная новизна работы. Диссертантом впервые изучены морфология, анатомия и вскрывание плодов-коробочек у большого числа видов из 23 родов семейства Hamamelidaceae, у 11 видов плоды исследованы в процессе развития. Выявлены особенности строения плода во всех 4 подсемействах Hamamelidaceae и во всех трибах подсемейства Hamamelidoideae. Показано, что коробочки гамамелисовых анатомически разнообразны и относятся к 4 морфогенетическим типам, различающимся по происхождению и числу непрерывных склеренхимных слоев в стенке плода. Из них 3 типа (Eriocoelum, Disanthus и Forsythia) впервые описаны у Hamamelidaceae, а Disanthus-тип коробочки впервые установлен для покрытосеменных. Впервые сведения о строении плода сопоставлены с данными молекулярной филогении семейства. Автором также предложена, основанная на сравнительно-морфологическом анализе, гипотеза о путях трансформации структуры плодов Hamamelidaceae в процессе эволюции семейства.

Теоретическая и практическая значимость работы. Диссертант сделал вклад в карпологию семейства Hamamelidaceae, в изучение структурного разнообразия плодов в этом семействе и плодов типа коробочка у покрытосеменных в целом. Выдвинута гипотеза о возможных направлениях эволюционных преобразований плода гамамелидовых. Карпологи-

анатомические признаки, изученные практически для всех родов Hamamelidaceae, могут быть использованы для идентификации гербарных образцов, в определителях, монографиях и учебниках. Они особенно важны для диагностики ископаемого материала, морфологически очень однообразных ‘эндокарпиев’ и семян подсемейства Hamamelidoideae, которые довольно обычны в третичных отложениях Европы (Endress, 1989).

Степень обоснованности и достоверности научных положений, выводов и рекомендаций. Тщательность исследований, выполненных на современном уровне, их большой объем и масштабность позволили Н.С. Здравчеву успешно решить задачу по выяснению особенностей строения и развития плодов в семействе Hamamelidaceae и предложить гипотезу их эволюционного развития. Обоснованность и достоверность защищаемых положений и большинства выводов, подтвержденных большим числом иллюстраций, не вызывает сомнений. Вывод 6 представляется недостаточно обоснованным, гипотеза о возможных направлениях эволюции плода в сем. Hamamelidaceae требует дальнейшего рассмотрения и подтверждения, что соискатель несомненно осуществит в будущем.

Объем и структура диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Текст изложен на 192 страницах и включает 41 иллюстрацию (3 таблицы и 38 рисунков, включая приложение). Библиографический список включает 142 наименования, из которых 109 на иностранных языках.

В первой главе сделан подробный обзор литературы по морфологии, систематике, палеоботаническим находкам и филогении семейства Hamamelidaceae. Показана длительная история изучения филогении семейства на основе морфологических и молекулярных данных. Изложение в хронологическом порядке результатов разноплановых исследований, к сожалению, несколько затрудняет знакомство с историей изучения карпологии этого семейства.

Во второй главе приведены материал и методы исследования, применяемые в диссертационной работе. Указаны места сбора и Гербарии, из которых получен карпологический материал. Очень ценно, что подробно описаны методы исследования, включающие световую микроскопию и микрокомпьютерную томографию, способы макрофотографирования и реконструкции предковых состояний признаков. Приведены терминология и принятая в работе система семейства Hamamelidaceae, которым следует автор. Удивительно, что соискателю удалось изготовить неплохие срезы очень твердых каменистых плодов Hamamelidaceae.

В третьей главе очень подробно и довольно однообразно изложены результаты наблюдения морфологии, анатомии и развития плода у представителей семейства *Namamelidaceae*.

3.1. на примере модельного вида *Sycopsis sinensis* из трибы *Fothergilleae* (подсемейство *Namamelidoideae*) изучен гистогенез перикарпия.

3.2. на примере вида *Fothergilla latifolia* из этой трибы выяснены особенности высотной организации полунижнего плода гамамелисовых.

3.3. – 3.6. Исследованием охвачены все подсемейства и трибы семейства *Namamelidaceae*, почти все рода. Для каждого вида отмечены степень участия экстракарпеллярных органов в формировании плода и особенности вскрывания коробочек. Глава богато иллюстрирована многочисленными фотографиями хорошего качества. Впечатляет количество сделанных диссертантом срезов (139) и фотографий (только микрофотографий насчитывается 40000!).

В четвертой главе результаты сравнительного изучения плодов гамамелисовых обсуждаются в связи вопросами их морфогенеза в процессе эволюции.

4.1. Для *Namamelidaceae* установлены основные 10 морфологических и 15 анатомических признаков плодов и различные состояния этих признаков. Для выяснения закономерностей развития плода на стадиях опыленной завязи, незрелого и зрелого плода выделены важнейшие для каждой стадии признаки.

4.2. Важным итогом исследования является выделение в семействе *Namamelidaceae* четырех морфогенетических типов коробочек, различающихся по числу и происхождению непрерывных склеренхимных зон в перикарпии/стенке плода. Из них 3 типа коробочек впервые описаны у *Namamelidaceae*, а *Disanthus*-тип впервые установлен для покрытосеменных. Отмечено, что положение завязи не является критерием для выделения морфогенетического типа плода

4.3. Состояние карпологических признаков *Namamelidaceae*. В этом разделе диссертации на основе оригинальных морфологических и анатомических данных установлены карпологические апоморфии и плезиоморфии семейства *Namamelidaceae*. Произведено картирование карпологических признаков на молекулярно-филогенетическое дерево семейства. Была выбрана топология семейства *Namamelidaceae* согласно Боброву и др. (2020).

4.4. Сравнительно-морфологический анализ (морфологическая филогения) имеет, по мнению автора, и в настоящее время большое значение для реконструкция морфогенеза плодов. Соискателем выделен последовательный однонаправленный ряд морфогенетических трансформаций плода *Namamelidaceae*. В противоположность представлениям Боброва и

др.(2009, 2012), в диссертации сделан вывод о том, что трансформация плода гамамелисовых происходила путем постепенной редукции количества склеренхимных зон в перикарпии /стенке плода от сильно склерифицированной коробочки *Eriosoelum*-типа (у *Mytilaria* и *Maingaya*) к коробочке *Disanthus*-типа (у *Disanthus*), далее к коробочке *Hamamelis*-типа (у *Exbucklandioideae* и *Hamamelidoideae*, кроме *Loropetalum* и *Maingaya*) и затем к коробочке *Forsythia*-типа у *Loropetalum*, у которой утрачена склеренхимная зона в эндокарпии. Последний общий предок *Hamamelidaceae* мог иметь, таким образом, плод двухгнездную синкарпную коробочку *Eriosoelum*-типа с несколькими семенами в каждом гнезде.

Нужно отметить, что определение возможных направлений эволюционного развития структур является сложной задачей, и возможны альтернативные гипотезы. Более подходящей для объяснения событий, происходивших в семействе *Hamamelidaceae*, кажется гипотеза, предложенная Бобровым и др. (2009, 2012), согласно которой наиболее склерифицированная коробочка *Eriosoelum*-типа не является исходным типом плода, она может быть произведена от коробочки *Hamamelis*-типа путем лигнификации экзокарпия и периферических зон мезокарпия. Характерные для подсемейства *Exbucklandioideae*, (базальной клады *Hamamelidaceae*) коробочки *Hamamelis*-типа могли трансформироваться как в сторону большей ее склерификации, так и редукции склеренхимной ткани, с образованием в вышестоящих кладах (подсемейства *Mytilarioideae*, *Disanthoideae*, базальная триба *Loropetaleae* подсемейства *Hamamelidoideae*) коробочек других описанных типов.

«Генеральная линия» развития плодов гамамелисовых связана с появлением у коробочек новой функции, ее участием в диссеминации путем взрывного выброса семян (автомеханохория), с чем функционально связано наличие лишь одного семени в гнездах коробочки (Endress, 1989). Это происходит на основе коробочки *Hamamelis*-типа, однотипной почти для всего крупного подсемейства *Hamamelidoideae*, занимающего терминальные клады на молекулярно-филогенетическом дереве семейства. При сохранении в стенке коробочки числа склеренхимных зон увеличивается их мощность, механическая ткань развита лучше, чем в подсемействе *Exbucklandioideae*. Endress (1989) отмечает, что у *Exbucklandioideae* нет гигроскопической деформации коробочки, отсутствует механизм выталкивания семян, 'эндокарп' (косточка) не каменистая, как у *Hamamelidoideae*, а деревянистая, хрупкая, почти как остальная часть перикарпия. Hildebrand (1873) и Eichholz, (1886) показали, что в обеспечении вскрывания и гигроскопической деформации коробочки *Hamamelis virginiana* участвуют два слоя твердых склеренхимных клеток с разной ориентацией, составляющие внутреннюю часть перикарпия (очевидно, внутренняя склеренхимная зона мезокарпия и эндокарпий), при этом клетки в мезокарпии ориентированы тангентально и косо, а волокна внутреннего слоя ориентированы строго вертикально.

В разделах Заключение и Выводы диссертант приводит и обсуждает основные результаты исследований в соответствии с главами диссертации.

Замечания по диссертационной работе.

Введение: не совсем верно говорить о том, что реконструирован морфогенез плодов внутри семейства Hamamelidaceae. Можно лишь предполагать возможные направления эволюционного развития структуры плода.

В Главе 1 изложение в хронологическом порядке результатов разноплановых исследований семейства Hamamelidaceae нельзя признать удачным. Из-за очень объемного обзора литературных данных уделено недостаточно внимания истории изучения карпологии, незамеченными остались исследования по анатомии перикарпия у *Hamamelis virginiana* посвященные выяснению механизма взрывного вскрывания коробочек (Hildebrand, 1873; Eichholz, 1886).

Среди выбранных для исследования стадий развития плода стадия 2 – незрелый плод, очень неопределённая, она может соответствовать раннему незрелому плоду и позднему. Лучше, в таком случае, сопоставлять стадию развития плода со стадией развития зародыша.

с. 42. Нужны ли особые термины для описания удлинённых и смятых клеток?

с. 45. Информация о том, какая классификация семейства принята в работе, приведена почему-то в разделе «Принципы составления рисунков морфологии и анатомии плодов Hamamelidaceae и их описаний».

С. 149. Термин «субдермальный» в применении к клеткам и слоям клеток не используется в анатомии растений, он скорее медицинский.

В Главе 3 при описании вскрывания плодов для видов не отмечено, выталкивается ли из коробочки семя? Не описана консистенция коробочек, различная в пределах семейства.

Приведенные в диссертации фотографии по большей части хорошего качества, но клетки эндокарпия часто видны плохо. Эти клетки (если они различимы) и клетки внутренней зоны мезокарпия на многих фотографиях ориентированы противоположно. По литературным данным, разная ориентация клеток имеет отношение к гигроскопической деформации коробочки, однако в диссертации она не отмечается и не комментируется.

Некоторые подписи к рисункам не продуманы: например, на рис. 3 и 4 нельзя подписывать фотографии плодов или фрагментов срезов как «морфология» или «анатомия»

Термин «морфогенез» требует уточнения, так как есть морфогенез в индивидуальном развитии (наиболее частое употребление термина) и морфогенез в историческом развитии.

Соискателем опубликовано большое число научных работ по сравнительной карпологии семейства Hamamelidaceae и других семейств цветковых растений в ведущих ботанических журналах, индексируемых в базах данных Web of Science и/или Scopus, в том