

ОТЗЫВ
официального оппонента Силаевой Татьяны Борисовны
на диссертацию Кайбелевой Эльмиры Исмаиловны
«Дикорастущие злаки Нижнего Поволжья: способы семенной
репродукции и фитоценотическая роль», представленную на соискание
ученой степени кандидата биологических наук по специальности
1.5.9. Ботаника

Важнейшее из условий сохранения экологического равновесия – это сохранение биологического разнообразия, поэтому всестороннее изучение фитобиоты является актуальным. Оно имеет большое теоретическое значение и представляет практический интерес. В рецензируемой работе изучены способы семенной репродукции и фитоценотическая роль дикорастущих злаков Саратовской области, важнейшего таксона сосудистых растений, играющего большую ценоценотическую роль.

Диссертация имеет значительную научную новизну. Автором впервые проведено масштабное цитоэмбриологическое исследование дикорастущих злаков, произрастающих в Саратовской области. Достоверно подтверждено произрастание двух видов злаков, отсутствующих в последней сводке по флоре Саратовской области. Диссертантом при исследовании 117 ценопопуляций у 71 вида выявлен способ семенной репродукции. Для трех видов злаков впервые установлен тип гаметофитного апомиксиса. Выявлены новые местообитания для двух видов злаков, внесенных в Красную книгу Саратовской области. Проведен сравнительный анализ фитоценотической роли половых и апомиктических видов злаков. Установлено, что во флоре Саратовской области апомикты часто выступают доминантами и содоминантами степных фитоценозов.

Работа включает введение, пять глав, выводы, список литературы и два приложения. Текст работы расположен на 163 страницах, в нем 18 таблиц и 25 рисунков. Список литературы включает 326 наименований, в том числе 239 на иностранных языках.

Первые три главы диссертации ожидаемы и традиционны. Первая из них обозначена непосредственно как «Способы размножения покрытосеменных растений (обзор литературы)». В ней с необходимой долей подробности рассмотрены эмбриологические особенности полового и апомиктического способов семенной репродукции растений. Анализируются данные о распределении апомиктических видов в разных таксонах покрытосеменных, их распространение во флорах разных территорий. ДискуSSIONируется эволюционный потенциал апомиксиса. Вторая глава содержит краткое описание природных условий Саратовской области: ее

рельефа, климата, почв и растительности. Для подобного рода работ это принципиально важно, так как биота территории во многом определяется такими условиями.

Третья глава содержит описание материалов и методов, использованных диссертантом. Ее прочтение убеждает, что в основу работы положен значительный и обширный материал. Проведен цитоэмбриологический анализ более, чем в сотне ценопопуляций 71 вида злаков, широко представленных в степных фитоценозах и на экотонах в разных районах Саратовской области. Используются современные и адекватные методы фиксации и анализа цитоэмбриологического материала, адекватные методы статистической обработки полученных данных.

Фитоценотическая роль злаков с разными способами семенной репродукции определена на основе 160 геоботанических описаний степных фитоценозов из 11 муниципальных районов Саратовской области. Обработка геоботанических описаний и интерпретация полученных данных проведена с использованием доминантно-детерминантного подхода.

Основные результаты исследования диссертанта представлены в двух последующих главах диссертации. Глава 4 обозначена как «Представленность половых и апомиктичных злаков во флоре Нижнего Поволжья (в границах Саратовской области) и их участие в сложении степных фитоценозов». В ней показано, что на основе цитоэмбриологического анализа у 71 из 133 видов флоры области установлен способ семенной репродукции.

Глава содержит несколько разделов. В разделе 4.1.1 показано, что у 51 вида из 71 диагностирован облигатно половой способ семенной репродукции. У этих злаков прослежены типичные процессы гаметофитогенеза, эмбрио- и эндоспермогенеза. Отклонения отмечены лишь у *Melica altissima*, у которого рано разрушаются антиподы, поэтому зрелый мегagamетофит четырехклеточный и пятиядерный. В разделе 4.1.2 приведен видовой состав злаков с эмбриологическими признаками апомиксиса. Их оказалось 20. У *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *Lolium giganteum* и *Poa nemoralis* зафиксирована диплоспория. Она наблюдается в том случае, если в мегаспорогенезе выпадает второе деление мейоза и зародышевый мешок с нередуцированным числом хромосом развивается из халазальной клетки диады мегаспор. У этих растений наблюдались одно-, двух- и четырехъядерные зародышевые мешки, над которыми находилась одна крупная дегенерировавшая клетка. Зрелые семязачатки содержали по одному зародышевому мешку, имеющему семиклеточное строение и содержащего 8 ядер, что соответствует диплоспории Тагахасум-типа. У большинства злаков

выявлены эмбриологические признаки апоспории Hieracium-типа. Их семязачатки содержат от 2 до 5 мегагаметофитов, а в нуцеллусе присутствовали инициальные клетки апоспорических зародышевых мешков.

В разделе 4.2 рассматриваются способ опыления и энергетические затраты на опыление у половых и апомиктических видов. Отмечено, что способ опыления определяет эффективность репродукции, адаптивные и эволюционные возможности вида. Косвенным индикатором типа опыления является соотношения количества пыльцевых зерен к количеству семязачатков (P/O – *pollen/ovule ratio*). Этот показатель специально изучен у 10 апомиктических и 10 половых злаков. Выявлено, что у всех изученных видов характерные для ветроопыляемых аллогамов мелкие пыльцевые зерна (25-35 мкм). Степень дефектности пыльцы (СДП) варьировала от 4 до 15% у половых видов, а у апомиктов – от 20 до 30%. Но в целом корреляции между способом репродукции растений и значением P/O не выявлено и установлено, что злаки при переходе на факультативный псевдогамный апомиксис сохраняют способность к амфимиксису, к производству количества пыльцы, достаточного для реализации перекрёстного опыления. Это позволяет апомиктическим видам использовать для адаптации и эволюционных преобразований рекомбинационный потенциал аллогамии, а также обеспечивает возможность переноса генов апомиксиса при внутривидовых и межвидовых скрещиваниях, создавая предпосылки для гибридогенного образования новых апомиктических форм.

В последнем разделе четвертой главы 4.3 «Участие злаков с разным типом семенной репродукции в сложении степных фитоценозов» приводится материал на основании изучения 160 фитоценозов в разных природных зонах и разных муниципальных районах Саратовской области. В них зарегистрированы злаки 51 вида, при этом число видов с половым способом репродукции преобладает в целом во флоре Саратовской области (24 к 109) и в изученных фитоценозах (17 к 34). Однако с учетом роли злаков доминанты и субдоминанты в изученных фитоценозах в равной степени представлены как амфимиктами, так и апомиктами. Апомиктические виды не уступают половым по числу фитоценозов, в которых они доминируют (48 и 64, соответственно), а по числу сообществ, в которых являются содоминантами, даже превосходят половые виды (46 и 22). На основе использования нескольких индексов (Сёренсена-Чекановского, Шеннона, Жаккара, У-критерия Манна-Уитни) проведен сравнительный анализ фитоценозов с доминированием апомиктов и амфимиктов. Достоверных различий не выявлено, поэтому справедливо автор утверждает, что способ семенной

репродукции не влияет на фитоценотическую роль вида, она определяется другими факторами.

Последняя пятая глава обозначена как «Апомиктичные злаки флоры Саратовской области и их фитоценотическая роль». В ее начале приводится перечень 9 родов, в которых зарегистрированы апомикты. Полученные в диссертации материалы подтвердили мнение о том, что наибольшее число апомиктов свойственно полиморфным и многовидовым родам, кроме *Dactylis*, но, если учесть, что этот род выделен из высоко полиморфных и апомиктичных *Koeleria* и *Festuca*, противоречий не возникает. Не согласуются результаты исследования с мнением о том, что чаще апомикты встречаются в горных странах и высоких широтах (теория географического партеногенеза), а также с тем, что апомикты, это виды с низкой конкурентной способностью. На примере злаков Саратовской области автором показано, что апомиктичные злаки успешно конкурируют с половыми видами, во многих сообществах они выступают доминантами и содоминантами.

Диссертация удачно иллюстрирована и документирована многочисленными выразительными рисунками, оригинальными фотографиями, картами, таблицами.

Однако работа не лишена недостатков. Ниже привожу вопросы и замечания к ней. В работе есть неоправданные повторы, например, по названию и содержанию пятая глава значительно перекрывается с последним разделом главы 4. Непонятно почему автор ссылается на определение видовой принадлежности злаков по монографии Н.Н. Цвелева 1976 г., в то время как есть его более современная работа в соавторстве с Н.С. Пробатовой («Злаки России», 2019 г.), в которой отражены многочисленные таксономические и номенклатурные перестройки в системе семейства злаков, предпринятые после 1976 г. При этом в списке литературы вторая монография приводится.

Несомненно, возникает противоречие между ссылкой на эти работы и использованием названий в соответствии с «The World checklist of Vascular Plants» (WCVP) из-за разного понимания объема таксонов. Например, в начале девятого вывода при понимании объема таксонов по Н.Н. Цвелеву и Н.С. Пробатовой (2019) в составе изученных родов были бы *Hierochloë*, *Bromopsis*, *Schedonorus*, *Drymochloa*, а родов *Bromus*, *Lolium* не было бы. Думаю, что в диссертации был бы полезен список видов злаков Саратовской области по Н.Н. Цвелеву и Н.С. Пробатовой (2019). Это устранило бы путаницу с названиями. Например, ошибочно в списке злаков в приложении

приведен душистый колосок *Anthoxanthum odoratum* L., вероятно, вместо *Anthoxanthum nitens* (Weber) Y.Schouten & Veldkamp.

Среди изученных в диссертации апомиктичных злаков нет однолетников. Хочется узнать закономерно ли это, если таковые среди злаков вообще.

Неудачными надо признать обозначения в таблице 18, где третий столбец обозначен как способ вегетативного размножения, а приводятся жизненные формы: «однолетник», «длиннокорневищный многолетник», «плотнoderновинный вегетативно неподвижный многолетник» и отдельно, что странно, «плотнoderновинный многолетник» (куда отнесены *Festuca valesiaca*, *Agropyron desertorum*, *Koeleria pyramidata*). Ошибочно жизненная форма мятлика луковичного обозначена как «луковичный вегетативно подвижный многолетник» и утверждение, что он вегетативно размножается за счет «базальной луковицы». Неудачно название сообщества узкомятликовые (стр. 53), надо узколистномятликовые

С ошибкой в некоторых местах в диссертации обозначен Hieraceum-тип (стр.16 в автореферате, стр. 112 в диссертации (правильно Hieracium-тип).

Отмечены неточности в латинских названиях (например, 8, 13 в автореферате; стр. 56, 57, 98, 102, 105, 151 в диссертации).

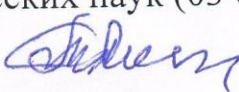
Выявленные недостатки, в том числе оформительского характера, несомненно снижают впечатление от работы, но не мешают сделать ниже следующее положительное заключение.

Исследование Э.И. Кайбелевой выполнено на высоком научном и современном методическом уровнях, выводы его обоснованы и достоверны. Диссертация апробирована многими публикациями. Результаты исследования доложены на многих конференциях разного уровня. Автореферат отражает содержание диссертации и соответствует положениям, выносимым на защиту.

Выявленные и изученные апомиктичные виды могут использоваться как модельные объекты в дальнейших эмбриологических и генетических исследованиях. Материалы диссертации полезны в применении к редким видам злаков в разработке мер по их сохранению, а по отношению к чужеродным видам – для изучения причин и механизмов биологических инвазий, для разработки мер по ограничению их распространения. Как вузовский профессор считаю, что результаты диссертации Э.И. Кайбелевой могут использоваться также в учебном процессе в вузах.

Таким образом, диссертационная работа «Дикорастущие злаки Нижнего Поволжья: способы семенной репродукции и фитоценотическая роль» является законченным научно-квалификационным исследованием,

полностью соответствующим требованиям, предъявляемым к таким работам пт 9–11, 13, 14 Постановления Правительства Российской Федерации «О порядке присуждения ученых степеней» от 24 сентября 2013 г № 842, а соискатель, Кайбелева Эльмира Исмаиловна, заслуживает присуждения искомой ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1 5 9 Ботаника.

Официальный оппонент,
профессор кафедры общей биологии и экологии
ФГБОУ ВО «Национальный исследовательский
Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарёва»,
доктор биологических наук (03 02 01 Ботаника),
профессор  Татьяна Борисовна Силаева

430005, Республика Мордовия, г Саранск,
ул. Большевистская, дом 68
телефон (8342)32-25-07
электронная почта. tbsilaeva@yandex.ru

«02» сентября 2022 г

