

## Отзыв

официального оппонента к.б.н. Вороновой Ольги Николаевны на диссертационную работу Кайбелевой Эльмиры Исмаиловны «Дикорастущие злаки Нижнего Поволжья: способы семенной репродукции и фитоценотическая роль», представленную на соискание учёной степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9. Ботаника

**Актуальность избранной темы исследования.** Диссертационная работа Кайбелевой Э.И. посвящена выявлению апомиктических видов дикорастущих злаков, изучению их представленности во флоре Нижнего Поволжья и оценки их роли в сложении степных фитоценозов. Апомиксис широко распространен у дикорастущих злаков наряду с половым способом размножения. Выявление апомиктических видов и изучение их распространения во флоре актуально не только в теоретическом плане для формирования целостных представлений о широте распространения, адаптативном потенциале и эволюционной роли апомиксиса у покрытосеменных растений, но может иметь и более практическое значение и помочь при выборе модельных объектов для изучения генов апомиксиса и поиска потенциальных доноров генетических факторов апомиксиса среди диких сородичей ценных сельскохозяйственных культур.

**Научная новизна исследований.** На основании детального цитоэмбриологического анализа диагностирован способ семенной репродукции у 71 (53%) из 133 видов злаков флоры Саратовской области. Показано, что апомиктические виды составляют весомую долю (18%) среди злаков флоры изученного региона и относятся к категории обычных и нередких видов. Впервые установлен тип гаметофитного апомиксиса у трех видов злаков: *Agrostis stolonifera* L., *Bromus inermis* Leyss. и *Dactylis glomerata* L. Уточнено произрастание на территории Саратовской области *Anthoxanthum nitens* (Weber) Y.Schouten & Veldkamp. Описаны новые точки произрастания двух видов злаков, занесённых в Красную книгу Саратовской области: *Eragrostis minor* Host и *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link. На основе проведенного сравнительного анализа растительных сообществ впервые показано, что во флоре Нижнего Поволжья апомиктические злаки широко представлены доминантами и содоминантами степных фитоценозов.

**Теоретическая и практическая значимость работы** многогранны. Выявленные апомиктические злаки могут использоваться в качестве модельных объектов при изучении эмбриологических механизмов и генетической детерминации апомиксиса, а также в качестве доноров генов апомиксиса. Информация о способе семенной репродукции злаков необходима для работки селекционных схем при выведении новых сортов кормовых и газонных трав, эффективных программ по сохранению редких и исчезающих видов, мер по борьбе с инвазивными видами, а также для прогнозирования состояния фитоценозов при сукцессиях. Полученные диссертантом сведения об особенностях проявления апомиксиса у злаков, распространении

апомиктичных видов во флоре могут использоваться в учебном процессе. Они уже сейчас включены в курс лекций дисциплин «Ботаника» и «Биология и генетика систем репродукции», которые реализуются при подготовке бакалавров по направлению 06.03.01 «Биология» в Саратовском государственном университете имени Н.Г. Чернышевского.

**Положения, выносимые на защиту,** отражают полученные автором основные результаты и согласуются с выводами.

**Результаты работы** апробированы на 15 российских и международных научных мероприятиях. По материалам исследования опубликована 21 работа, в том числе 3 статьи в журналах, рекомендованных Перечнем ВАК РФ. Публикации отражают все результаты, полученные автором.

#### **Общая характеристика диссертационной работы.**

Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и двух приложений. Материал изложен на 163 страницах, иллюстрирован 25 рисунками и содержит 18 таблиц. Библиографический список включает 326 наименований, в том числе 239 на иностранных языках.

**Во введении** автором обоснована актуальность темы исследования и степень ее разработанности, сформулирована цель работы, перечислены задачи, научная новизна, теоретическая и практическая значимость полученных данных, приведены положения, выносимые на защиту. Также отмечается степень достоверности результатов и личный вклад автора, принимавшего участие на всех этапах – планирование и проведение исследования, анализ литературы по теме диссертационной работы, подбор методов, сбор материала и его обработка, обобщение результатов и выводы, представление результатов на конференциях.

В **Главе 1 (Обзор литературы)** рассматриваются особенности разных способов размножения покрытосеменных растений. Автором представлены литературные данные по вегетативному и семенному размножению цветковых растений. Особое внимание автор акцентирует на апомиктичном способе репродукции, подробно рассматривая проблемы его классификации, описывая различные типы апомиксиса и способы образования зародышевого мешка. В обзоре проанализированы и обобщены литературные данные о распределении апомиктичных форм в системе цветковых растений и их распространении во флоре, рассмотрены работы по генетике и эволюции апомиксиса.

В **Главе 2** приводится характеристика физико-географических условий региона исследования, включая особенности климата, почв и растительности.

В **Главе 3** дано описание объектов и методов изучения (цитозембриологических, геоботанических, статистических). Отмечается, что исследования проводились в период с 2013 по 2020 гг. Объектом цитозембриологического анализа явились растения 117 ценопопуляций 71 вида

злаков. Подробно описана методика сбора материала для цитологического исследования, в таблице приведены данные по видам злаков, датам и местам сбора. Объектом геоботанической части исследования послужили 160 степных фитоценозов из 11 административных районов Саратовской области. Для геоботанических исследований приведен кадастр исследованных фитоценозов.

**Глава 4** содержит результаты проведенных исследований и является самой большой по объему.

В первом разделе главы излагаются данные, полученные в ходе цитоэмбриологического анализа растений дикорастущих злаков. Подробно описаны эмбриологические предпосылки к апомиктичному способу репродукции, зарегистрированные у растений. Выделены шесть основных признаков апомиксиса. Из 133 видов злаков флоры Саратовской области в результате проведенного цитоэмбриологического анализа был определен способ семенной репродукции у 71 вида растений. Апомиксис был диагностирован у 20 видов злаков (28,2% от общего числа проанализированных), соответственно к числу облигатных амфимиктов был отнесен 71,8% изученных видов. Преобладающим типом апомиксиса является апоспория *Nieracium*-типа в сочетании с псевдогамией. У четырех видов отмечена диплоспория *Taraxacum*-типа. Практически у всех апомиктов были зарегистрированы зародышевые мешки атипичного строения: с тремя полярными ядрами и яйцеклеткоподобными синергидами. Отмечено, что у растений с половым способом размножения процессы гаметофитогенеза, эмбрио- и эндоспермогенеза проходили типично для злаков, без каких-либо аномалий. Исключение составила *Melica altissima* обнаружившая раннюю дегенерацию антипод.

Автор обращает особое внимание, что растения разных ценопопуляций одного вида характеризовались сходными эмбриологическими признаками, даже при различных условиях микроклимата их произрастания.

Во втором разделе главы изложены результаты сравнительного анализа качества пыльцы и соотношения Р/О (количества пыльцевых зерен к количеству семязачатков) у половых и апомиктичных злаков. Показано, что апомикты сохраняют возможности для перекрестного опыления. Отмечается, что эту особенность необходимо учитывать при оценке адаптивных возможностей и эволюционных перспектив апомиктов.

В третьем разделе представлены данные, полученные в ходе сравнительного анализа степных растительных сообществ Нижнего Поволжья с участием половых и апомиктичных злаков. Установлено, что количество степных фитоценозов с доминированием апомиктов статистически достоверно не отличается от количества фитоценозов с доминированием половых злаков, а количество фитоценозов, в которых апомикты являются содоминантами, превышает количество растительных сообществ с содоминированием амфимиктов; растительные сообщества с доминированием половых и

апомиктичных злаков не различаются по видовому богатству и выравненности.

**Глава 5 (Обсуждение результатов)** содержит интересный и разносторонний анализ полученных в ходе проведенного исследования данных о представленности апомиктичных злаков во флоре Саратовской области и их участии в сложении степных фитоценозов. С позиции полученных данных о фитоценотической роли апомиктов обсуждаются их адаптивные возможности. Делается заключение о том, что апомиктичные злаки успешно конкурируют с половыми видами и это обуславливает их весомый вклад в сложение степных фитоценозов Нижнего Поволжья.

**Выводы**, сделанные из результатов проведенного исследования, обоснованны, корректны и полностью соответствуют поставленным задачам.

В **Приложении 1** приводится уточненный список злаков флоры Саратовской области. В **Приложении 2** кратко характеризуются изученные степные фитоценозы с указанием доминантов и содоминантов.

**Автореферат** полностью отражает основные результаты диссертации.


При анализе рецензируемой работы возник ряд вопросов и небольших замечаний:

1. При написании литературного обзора подробно описано развитие взглядов на проблемы, связанные с исследованием апомиксиса, в историческом аспекте, но следовало бы чуть больше внимания уделить и работам последнего десятилетия.
2. При сборе материала для цитозембриологического исследования проводилась одноразовая фиксация растений в разгар цветения. В результате диссертант имел возможность в большинстве случаев анализировать лишь структуру зрелых зародышевых мешков и ранние стадии эмбрио- и эндоспермогенеза. Можно ли с уверенностью утверждать о наличии апомиксиса только на основании результатов изучения этих стадий эмбриологического развития?
3. Заключение о способе репродукции сделано на основании анализа женской генеративной сферы, при этом не изучалась степень дефектности пыльцы (СДП). Однако, как известно, апомиктичные виды характеризуются низким качеством пыльцы, и её оценка могла бы усилить обоснованность выводов о способе репродукции. Почему для диагностики апомиксиса не использовали критерий СДП?
4. Автором неоднократно отмечалось интересное явление – образование не двух, а трех полярных ядер в эуспорическом зародышевом мешке (например, у *Festuca valesiaca*, *F. rubra*). Каким образом может идти их формирование?
5. Есть некоторые недочеты в оформлении нескольких рисунков (перепутаны буквы в нумерации).

Высказанные замечания не носят принципиального характера, и в целом можно отметить, что диссертационная работа Э.И. Кайбелевой представляет собой полноценное законченное научное исследование, которое имеет теоретическое и практическое значение. Оно отличается тщательностью и продуманностью, логическим изложением данных, обоснованностью выводов. Работа выполнена на высоком уровне с использованием большого фактического материала и разнообразных методов исследования. Представленный в диссертационной работе материал хорошо иллюстрирован микрофотографиями, схемами и диаграммами. Количественные данные обработаны с использованием непараметрических критериев статистического анализа.

**Заключение.** Диссертационная работа Кайбелевой Эльмиры Исмаиловны «Дикорастущие злаки Нижнего Поволжья: способы семенной репродукции и фитоценотическая роль» соответствует всем требованиям, установленным пунктам 9–11, 13, 14 «Положения о присуждении ученых степеней» (утвержденно Постановлением Правительства РФ от 24.09.2013 г. № 842) и предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата биологических наук, а её автор безусловно заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9. Ботаника.

Кандидат биологических наук  
(специальность 03.00.05 – «Ботаника»),  
Старший научный сотрудник  
лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии  
Федерального Государственного Бюджетного учреждения науки  
«Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН» (БИН РАН),  
197376, г. Санкт-Петербург,  
ул. Профессора Попова, д. 2  
Телефон: +7 (812) 372-54-42  
e-mail: o\_voronova@binran.ru  
«09» августа 2022 г.

 Воронова О.Н.

Подпись руки   
ЗАВЕРЯЮ *и.о. н.д. оф.к.*  
ОТДЕЛ КАДРОВ  
Ботанического института  
им. В.Л. Комарова  
Санкт-Петербург  
Российской академии наук