



"Утверждаю"

проректор по научной работе  
Санкт-Петербургского университета

С.П. Туник

№ 12 2015 г.

Отзыв

Ведущей организации о диссертации

Александра Петровича Сухорукова

"Карпология семейства *Chenopodiaceae* в связи с проблемами филогении,  
систематики и диагностики его представителей",

представленной на соискание учёной степени доктора биологических наук по специальности 03.02.01 – ботаника

Семейство *Chenopodiaceae* Vent. (маревые) насчитывает более 100 родов, приблизительно 1600 видов и распространено космополитно. Особенно многочисленны и разнообразны маревые в аридных и семиаридных областях земли – пустынях, полупустынях, степях и саваннах. Роль маревых в формировании растительности постепенно возрастает в связи с увеличением аридизации некоторых участков суши по естественным причинам. Свой вклад в натурализацию маревых на новых территориях вносит антропогенная трансформация обширных регионов. Среди представителей семейства имеются важные пищевые и кормовые растения, много рудеральных и сеgetальных видов, некоторые из которых обладают высокой инвазионной способностью. Всё это определяет ресурсную значимость сем. *Chenopodiaceae* и интерес к нему специалистов. Диссертация А. П. Сухорукова посвящена сравнительному изучению особенностей строения околоплодника и семенной кожуры представителей сем. *Chenopodiaceae* в филогенетическом и систематическом контекстах. Не вызывает сомнения актуальность выбранной темы, поскольку признаки строения репродуктивных диаспор разнообразны и вместе с тем консервативны, что обуславливает их традиционное использование для целей систематики. Однако до недавнего времени степень изученности анатомических признаков плодов и семян представителей сем. *Chenopodiaceae* была весьма ограниченной: менее 4% видов этого семейства были исследованы в этом отношении. В последнее десятилетие был произведён пересмотр места семейства *Chenopodiaceae* в порядке *Caryophyllales*, выдвинуто предложение объединить данное семейство с сем. *Amaranthaceae* Juss., представления о взаимоотношениях

таксонов внутри семейства подвергнуты ревизии. Всё это вызывает необходимость анализа морфологических, в особенности связанных с биологией размножения, признаков для использования их в систематике, диагностике, а также для реконструкции эволюционной истории этих признаков на основе существующей молекулярной филогении.

Во «Введении» автор обсуждает степень изученности карпологических признаков в *Chenopodiaceae*. В 20 веке наибольшее число работ было посвящено изучению строения плода и семени представителей подсемейства *Chenopodioideae*, в особенности видов *Chenopodium* L. s.l. Недавно были изучены карпологически некоторые представители *Salicornioideae* Ulbr.. Сведения об анатомических признаках диаспор видов из подсемейств *Betoideae* Ulbr., *Salsoloideae* Raf., *Corispermoideae* Ulbr. и *Suaedoideae* Ulbr. сравнительно немногочисленны и фрагментарны. До сих пор карпологические признаки не использовались широко ни для характеристики подсемейств маревых, ни для определения представителей семейства, обладающих зрелыми плодами. Не проводился и реконструкционный анализ эволюции карпологических признаков на основе молекулярной филогении. Учитывая те проблемы карпологии и систематики маревых, которые необходимо решить, А. П. Сухоруков формулирует цель и задачи исследования. Целью работы является сравнительное изучение плодов и семян представителей *Chenopodiaceae*, а также выявление тенденций в эволюции карпологических признаков семейства. В соответствие с целью автор формулирует 4 задачи исследования, 3 из которых относятся к решению вопросов эволюционной морфологии маревых, а четвёртая является сугубо систематической.

Глава первая диссертации посвящена фитосоциологической и морфолого-анатомической характеристике *Chenopodiaceae*, а также краткому изложению истории таксономического изучения этого семейства. Отмечена приуроченность большинства видов маревых к засушливым территориям, где они нередко являются доминантами и эдификаторами растительных сообществ. Указаны немногочисленные примеры произрастания представителей семейства в условиях влажного климата. Рассмотрены особенности высотного распределения маревых, которые наиболее обильно представлены в нижнем горном поясе, но могут расти на высоте до 5500 м над уровнем моря, наибольшей возможной для покрытосеменных высоте. Отмечена роль *Chenopodiaceae* в формировании растительности морских побережий. Рассмотрены особенности распределения маревых в полупустынях и степях Евразии по элементам микрорельефа. Описана роль представителей семейства в сложении растительности естественных и вторичных местообитаний в бореальной зоне. Наиболее часто встречающиеся в лесной зоне Европейской России маревые являются заносными растениями и населяют вторичные местообитания. Украшением этой части главы являются оригинальные фотографии маревых, сделанные автором в

природной обстановке в Израиле, на Кипре, в Непале и в Волгоградской области России.

Жизненные формы представителей семейства разнообразны и относятся к наземным травянистым, полудревесным и древесным растениям по классификации И.Г. Серебрякова. Приведено описание листьев, характерного для маревых опушения, типов соцветий, строения цветка и его отдельных частей. Особенно подробно описаны плоды и семена представителей *Chenopodiaceae*. Отмечено наличие у зрелых семян маревых экзотельно-эндотегмальной спермодермы, спиралевидного или кольцевидного зародыша, что коррелирует с систематическим положением того или иного таксона, перисперма у многих видов семейства. Рассмотрено характерное для однолетних растений из подсемейств *Chenopodioideae* и *Suaedoideae* явление гетероспермии, приведено мнение специалистов о важном адаптивном значении этого явления в условиях аридного и семиаридного климата. Из недостатков этой части первой главы отметим, что типы филлотаксиса, характерные для маревых, в ней не названы, хотя в дальнейшем неоднократно упоминаются при описании отдельных таксонов. Отметим также, что эпитет «двувильчатый» вряд ли уместен по отношению к волоскам (стр. 38), так как слово «вильчатый» имеет значение «разделённый надвое».

История таксономического изучения маревых рассмотрена за период от выхода в свет труда К. Линнея *Species Plantarum* (1753) до начала 21 века. Отмечено большое значение работы К.А. Мейера, впервые разделившего маревые на две группы: subordo *Spirolobeae* и subordo *Cyclolobeae*. Основное внимание в этой части первой главы уделено описанию последней системы семейства, основанной на молекулярно-филогенетических исследованиях (Kadereit et al., 2012). Отмечена возможность рассматривать *Chenopodiaceae* в качестве самостоятельного семейства (но без подсемейства *Polycnemoideae* Raf.), а не в составе сем. *Amaranthaceae*, как это принято в последнее время. В заключение главы приведено развернутое филогенетическое дерево, построенное по маркерам *rbcL* и *matK* и иллюстрирующее родственные взаимоотношения семейств из порядка *Caryophyllales*. Это дерево, взятое из работы А.П. Сухорукова и его соавторов (Sukhorukov et al., 2015), используется в дальнейшем для реконструкций эволюционной истории избранных признаков плода и семени маревых.

Обосновывая допустимость выделения сем. *Chenopodiaceae* s.str., А.П. Сухоруков, в частности, сослался на мнение авторов учебника для вузов «Ботаника» (2008) и на «Конспект флоры Восточной Европы, Том.1» (2012). Вероятно, это не самый удачный вариант подкрепить мнение о самостоятельности семейства маревых. Учебник «Ботаника», хотя среди написавших его специалистов двое являются известными систематиками, преследует дидактические, а не научные цели, в нём принята устаревшая уже система А.Л.

Тахтаджяна (2003) очень далёкая от систем, основанных на молекулярно-филогенетических исследованиях. Что касается «Конспекта...», то его авторы прямо указывают, что принятая в нём система «значительно устарела» (2012, стр. 7). Мы считаем, что мнение самого автора диссертации и упомянутых им зарубежных коллег в отношении признания сем. *Chenopodiaceae* s.str. более ценно и достойно внимательного рассмотрения, так как это мнение специалистов по данной систематической группе.

Из главы 2 «Материал и методика» следует, что материалом для проведенного исследования послужили 2500 плодов из 800 образцов 500 видов сем. *Chenopodiaceae* и других семейств порядка *Caryophyllales* с односеменными плодами. Объем проделанной автором работы по сбору плодов огромного числа видов в естественных местообитаниях впечатляет. В то же время несложный подсчет показывает, что для большей части видов описания особенностей строения покровов плода и семени основываются на исследовании нескольких плодов с единственного экземпляра (более точно оценить объем выборки невозможно из-за отсутствия сведений о том, сколько образцов было изучено для каждого вида, хотя в тексте есть фразы о “видах с большим объемом выборки”). В сводных таблицах (№ 1, 2, 4-8, 11, 12, 14-16, 18) А.П. Сухоруковым широко используются количественные признаки клеток разных зон перикарпия и семенной кожуры, доля клеток определенного типа (например, бархисклереид, стр. 47, 72, 215) в составе тканей, однако в главе “Материал и методика” не описано с помощью каких программ проводились замеры и вычислялись процентные соотношения объема тканей.

В разделе «Материал для филогенетических реконструкций» данной главы приводится краткая информация о том, какие молекулярные маркеры (*rbcL* и *matK*), таксоны внешней группы (*Limonium* Mill., *Polygonum* L., *Drosera* L.), статистические подходы (метод максимального правдоподобия) и пакет программ (Mesquite) использовались автором для построения филогенетических деревьев и реконструкции эволюции признаков соответственно. Однако нет упоминания, что метод максимальной парсимонии тоже был использован при построении филогенетических деревьев, ни в этом разделе, ни в приложениях нет стандартных для работ по молекулярной филогенетике ссылок ни на номера выложенных в базы данных оригинальных последовательностей, ни на те последовательности, которые были взяты из баз данных; нет сведений о том, были ли праймеры оригинальными или взяты из литературных данных, нет и последовательностей самих праймеров; нет упоминающейся в разделе комбинированной матрицы *rbcL* и *matK*, а также матриц признаков (за исключением главы 10) для картирования на полученные филогенетические деревья. На стр. 95 Главы 3 А.П. Сухоруков пишет о том, что филогения видов группы *Oxybasis rubra* (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch была проанализирована на основе

последовательности ITS1 и, наряду с методом максимального правдоподобия, был использован метод максимальной парсимонии. Однако в разделе «Материал для филогенетических реконструкций» информации об этом нет. Отсутствие в разделе стандартного описания процедур работы с ДНК, включая секвенирование, описания приборной базы, ссылки на работы с большим числом соавторов затрудняют оценку вклада диссертанта в молекулярно-филогенетический анализ представителей сем. *Chenopodiaceae* (например, на стр. 95) и пор. *Caryophyllales* (глава 10).

Глава 3 – самая объемная в диссертации (96 страниц) – посвящена описанию и анализу особенностей в строении покровов плода и семени представителей подсемейства *Chenopodioideae*, объединяющего не менее половины всех видов маревых в контексте систематики этой сложной в филогенетическом контексте группы.

В разделах 3.3-3.6 А.П. Сухоруковым описано строение околоплодника и семенной кожуры 103 видов из рода *Chenopodium* L., родственных ему родов *Chenopodiastrum* S. Fuentes, Uotila & Borsch, *Lipandra* Moq., *Oxybasis* Kar. & Kir. и несколько более отдалённых в систематическом отношении родов *Blitum* L., *Spinacia* L., *Micromonolepis* Ulbr., *Dysphania* R.Br. и *Teloxys* Moq., документированное 4 фототаблицами, иллюстрирующими особенности ультраструктуры поверхности перикарпия и спермодермы (илл. 3, 6, 7, 8), одним рисунком и тремя фотографиями срезов околоплодника, а также двумя рисунками общих очертаний семени (илл. 4) и микрофотографиями листочков околоцветника четырех видов р. *Dysphania* (илл. 5). Для некоторых (евразийских, азиатских) видов родов *Dysphania* и *Oxybasis* выявленные особенности в строении репродуктивной сферы сведены в таблицы 1 и 2. В целом все приведенные описания являются достаточно подробными и терминологически точными, хотя используемая терминология не традиционна для карпологических описаний (например, термин эпидерма вместо экзокарпий). Однако эти описания трудны для восприятия, поскольку ссылки на иллюстрации в тексте описаний отсутствуют. Иллюстрирующие особенности строения плода и семени фототаблицы скомпонованы по отдельным признакам и располагаются в разделах, посвященных анализу разнообразия отдельных признаков в строении плодов и семян, на 20 страниц позже, чем описания. Число иллюстраций, на наш взгляд, также не достаточно для того, чтобы оценить разнообразие описанных признаков (например, высказывание А.П. Сухорукова на стр. 75 о том, что «у большинства изученных видов толщина тесты варьирует от 15 (20) до 50 мкм» подкреплено ссылкой на единственную фотографию 4.4) или составить мнение о проведенном диссертантом описательном анализе изученных признаков, на основании которого автор выделяет в р. *Chenopodium* 3 типа плодов по степени прилегания перикарпия к семенной кожуре (стр. 73).

Описания представителей триб *Anserineae* Dumort. и *Dysphanieae* Pax хотя и документированы ссылками на оригинальные и литературные данные, но в тексте диссертации не проиллюстрированы ни рисунками, ни фотографиями. В отсутствие статистической поддержки не ясно, какой смысл вкладывает диссертант во фразу (стр. 75) «...вариабельность обуславливается наличием гетероспермии ... в таксонах со значительной выборкой или утолщением семенной кожуры ...  $\pm 10$  мкм)». На стр. 75 (илл. 4), на стр. 77, а также на стр. 134, 135 раздела 3.14 при характеристике клеток тесты сформированных семян диссертантом используются термины «сжатый (иногда - сплюснутый) протопласт ... вследствие увеличения объема наружной стенки» и его альтернативное состояние – «несжатый» стр. 76 (илл. 4.6). Не ясно, какой биологический смысл вкладывается в эти термины - ведь в обоих случаях клетки тесты – мертвые, к тому же клеточная стенка – единая структура, и говорить о наружной (или внутренней) стенке нельзя. Точнее было бы охарактеризовать эти признаки как «сильно утолщенная внешняя/внутренняя периклиналильная стенка» и «менее утолщенная внешняя/внутренняя периклиналильная стенка».

Раздел 3.8, посвящен обсуждению выявленных автором двух разных типов гетероспермии (разносемянности) в роде *Chenopodium* и сегрегатных родах: пространственной (разное положение зародыша в семени) и структурной (различия в цвете и разной степени развития покровов плода и семени). В качестве скрытой гетероспермии второго типа автор рассматривает 2 типа морфологически одинаковых семян, различающихся по толщине тесты: 30-50 мкм для одного типа и 17-25 мкм для другого типа. Поскольку эти градации не подкреплены никаким статистическим анализом, не ясно, на каком основании семена разделены именно на такие размерные типы. Обсуждая выявленную им «пространственную гетероспермию», А.П. Сухоруков упоминает (стр. 91), что в родах *Oxybasis* и *Dysphania* горизонтальное и вертикальное положение зародыша описано в литературе как обнаруженное в пределах одного растения; диссертант отметил это явление у *Oxybasis rubra* (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch (стр. 70). Возникает предположение: если хотя бы у некоторых видов этот признак может варьировать, то возможно, в тех таксонах, у представителей которых А.П. Сухоруков наблюдал только один тип ориентации зародыша, это могло стать следствием недостаточности выборки. В обсуждении диссертантом разных структурных типов гетероспермии неоднократно встречаются словосочетания «собственные исследования», «впервые отмечена...», есть словесные описания разных типов семян, имеются ссылки на две публикации А.П. Сухорукова, однако отсутствуют какие-либо документальные подтверждения этих интересных фактов (за исключением илл. 4.2 и 4.3, где показан только один вариант расположения зародыша в семени – вертикальный).

Выявленные А.П. Сухоруковым качественные и количественные различия в строении покровов плода и семени между *Chenopodium* s.str. и родами *Chenopodiastrum*, *Blitum*, *Oxybasis*, *Lipandra* и *Disphania* (сведенные в табл. 3) позволили автору диссертации найти четкие различия между морфологически близкими, но филогенетически далекими родами *Blitum* и *Oxybasis*, предложить рассматривать вид *Oxybasis antarcticum* (Hook. f.) Mosyakin в составе рода *Blitum*. Интересно, что некоторые из названных родов были описаны как самостоятельные ещё в 18 (*Blitum*) или в 19 (*Oxybasis*) веках, но долгое время не признавались большинством систематиков и включались в состав рода *Chenopodium* s.lat. Лишь молекулярно-филогенетические исследования, проведённые в недавнее время, подтвердили родовую самостоятельность *Blitum* и *Oxybasis*. Выявленные диссертантом новые карпологические отличия между родами из *Chenopodioideae*, включая 2 вышеупомянутых рода, позволяют существенно дополнить имеющиеся характеристики этих таксонов. Для таксономически сложной группы *Oxybasis rubra* наряду с признаками перикарпия и семенной кожуры диссертантом изучены признаки цветка, а также выполнен молекулярно-филогенетический анализ, что в совокупности позволило подтвердить с высокой степенью достоверности принадлежность видов *Chenopodium gubanovii* Sukhor. и *Ch. micranthum* Trautv. к роду *Oxybasis*. Диссертант совместно с финским систематиком Pertti Uotila (2013) действительно обнаружил новые комбинации с родовым названием *Oxybasis* для этих 2 видов. Выявлены диагностические признаки трёх родственных, морфологически сходных видов *O. rubra*, *O. micrantha* Sukhor. & Uotila и *O. gubanovii* Sukhor. & Uotila, отмечена важность использования при определении этих видов признаков, проявляющихся на стадии плодоношения. На основе совместного с рядом зарубежных специалистов исследования молекулярно-филогенетического исследования родов из круга родства *Atriplex* L. (Kadereit et al., 2010) автор делает вывод о монофилии этого рода и необходимости признания его в широком смысле при одновременном признании рода *Halimione* Aellen, представляющего на филогенетическом дереве кладу, сестринскую по отношению к кладе *Atriplex*. Сделан вывод о таксономической дивергенции представителей клад *Atriplex* и *Archiatriples* в раннем или среднем миоцене.

В разделе 3.12 излагаются результаты, по словам автора, «впервые изученной карпологии» представителей клад *Atriplex* и *Archiatriples* в форме сведенных в табл. 4 особенностей в строении перикарпия и семенной кожуры 8 родов, проиллюстрированных пятью рисунками срезов перикарпия изученных видов (илл. 14) и микрофотографиями ультраструктуры поверхности перикарпия видов р. *Atriplex* (илл. 15 и 16). В описаниях ссылки на оригинальные рисунки и работы автора чередуются со ссылками на литературные источники, что в сочетании не позволяет оценить степень оригинальности некоторых

из приведенных описаний. Для большинства представителей рода *Atriplex* А.П. Сухоруковым отмечена гетероспермия (триспермия). Однако, знакомство с данными в сводной таблице 5, не подкрепленные никаким морфометрическим анализом, заставляют усомниться, насколько достоверны, в статистическом значении этого слова, некоторые из выявленных качественных (ориентация зародыша, см. комментарии к разделу 3.8) и количественных различий. В описании спермодермы рода *Microgynoecium* Hook. f. диссертант отмечает наличие подстилающего (промежуточного), хорошо развитого слоя между тестой и тегменом (стр. 110). Возникает вопрос, откуда берётся подстилающий слой? Он является производным внешнего или внутреннего интегумента? В соответствующем тексте нет предположений о гомологии или происхождении подстилающего слоя, что вызывает сожаление. Следует указать на оплошность в оформлении илл. 14 (стр. 119). В подписи к илл. 14-1 утверждается, что там изображено «Строение перикарпия у *Spinacia oleracea*», хотя все условные обозначения даны не для перикарпия, а для обертки – как для *Atriplex fera* (L.) Bunge на илл. 14-2.

Раздел 3.13 (стр 122-133) содержит результаты изучения покровов плодов и семян у представителей трибы *Axyrideae* G. Kadereit & Sukhorukov, документированные иллюстрациями поперечных срезов околоплодника 3 видов рода *Axyris* (Илл. 17), морфологическими рисунками, иллюстрирующими форму диморфных плодов видов рода *Axyris* (Илл. 18, 19), сводной таблицей 6 и ссылками на оригинальные работы автора, которые позволили выявить уникальный в подсемействе *Chenopodioideae* апоморфный признак плодов *Axyris*, наличие в перикарпии склеренхимы, и целый ряд видоспецифичных карпологических особенностей 6 видов этого рода. Выявленные особенности в строении перикарпия и семенной кожуры обсуждаются в связи с проблемами диагностики видов, таксономии и филогении трибы. Раздел включает также оригинальный диагностический ключ для определения видов *Axyris*, включающий наряду с признаками вегетативных органов, выявленные А.П. Сухоруковым различия в морфологии плодов. Несмотря на в целом высокое качество рисунков плодов *Axyris* (Илл. 18, 19), отметим, что светло-коричневый плоды *A. amaranthoides* и *A. sphaerosperma* выглядят на этих рисунках намного темнее, чем черные плоды тех же видов. Не ясно, почему расположенные парно рисунки светло-коричневых и черных плодов *A. amaranthoides*, *A. mira*, *A. prostrata* и *A. caucasica* выполнены в разном масштабе. Это затрудняет восприятие реальных соотношений размеров двух типов плода у этих 4 видов. И все же рисунки плодов являются хорошим дополнением к диагностическому ключу, помогая точной идентификации видов. С территории Тибета и Гималаев автором диссертации описан новый вид, *Axyris mira* Sukhor., морфологически близкий к *Axyris prostrata* L., но отличающийся характером опушения стеблей, ли-

стьев, листочков околоцветника и факультативным содержанием склерейд в перикарпии светлых плодов. Отмечено, что ареал *A. mira* является более южным в Тибете и Гималаях по отношению к соответствующей части ареала *A. prostrata*. Автор успешно разрешил проблему видового состава *Axyris* в этом регионе, которая до сих пор не имела удовлетворительного решения из-за трудностей в диагностике видов. Приведенные в заключение раздела сведения о других представителях трибы содержат указание на то, что А.П. Сухо-руковым, в отличие от предыдущих исследователей, выявлены трихомы в структуре перикарпия р. *Krascheninnikovia* Gueldenst. (стр. 133). Однако этот факт не документирован ни иллюстрациями, ни ссылками на работы диссертанта.

В разделах 3.14 и 3.15 диссертантом предпринята попытка реконструкции эволюционной истории описанных карпологических признаков в контексте молекулярной филогении. В списке признаков в качестве альтернативных закодирован не имеющий ни одного документального подтверждения в диссертации признак горизонтальной (наряду с проиллюстрированной вертикальной) ориентации зародыша. Эволюционная реконструкция каждого из таксономически значимых признаков проведена с учётом двух топологий: по ITS (внутреннему транскрибируемому участку) и пластидной. Эти топологии заметно различаются. Тем не менее, реконструкции эволюционной истории названных признаков во многом совпадают. Анцестральное состояние признака цвета семян остается неопределённым для многих клад, но указано, для каких клад анцестральным состоянием является чёрный или чёрный и светло-коричневый цвет семян. Показано, что коричневые семена возникали в процессе эволюции независимо и многократно. Наиболее хорошее сходство при использовании обеих топологий проявляется в анализе признака «протопласта» в клетках тесты. Реконструкция признака ориентации зародыша показывает, что горизонтальное положение зародыша является анцестральным для клады, содержащей большое число триб, но после клады, содержащей трибу *Dysphanieae* исходным состоянием является вертикальный зародыш. Отмечено, что признак совместимости обоих (горизонтального и вертикального) состояний в пределах одного растения неоднократно возникал как гомоплазия. Укажем на несовпадение обозначения клад в тексте части 3.14 и на илл. 20-25: в тексте клады обозначены обычно по названиям триб, например *Chenopodieae* (incl. *Atripliceae*), *Dysphanieae*, *Axyrideae* и *Anserineae*, а на рисунках клады обозначены справа родовыми названиями, за исключением клады *Axyrideae*. Заключает главу 3 анализ дивергенции карпологических признаков и выводы о характерных особенностях в строении перикарпия (упрощенная структура у большинства видов, вторичность его сетчатой или ямчатой поверхности) и спермодермы (сочетание толстой тесты и тонкого тегмена, видоспе-

цифичное наличие или отсутствие сталактитов в тесте), апоморфности триспермии у представителей п/сем. *Chenopodioideae*.

Глава 4 (стр. 147-151) посвящена изучению «карпологии» представителей подсемейства *Betoideae*. В ней приведены описания особенностей строения покровов плода и семени 4 родов и сделанные на основании их анализа выводы о подразделении подсемейства на две крупные карпологические группы с гомо- и гетероцеллюлярным перикарпием. Диссертант отмечает, что «...Такие пары родов как *Aphanisma* (Северная Америка) и *Oreobliton* (Северная Африка), а также *Hablitzia* (Кавказ, Передняя Азия) и *Acroglochin* (Гималаи) карпологически близки. Этот вывод поддерживается данными молекулярной филогении» (стр. 151). Вряд ли вывод о карпологической близости родов может поддерживаться данными «молекулярной филогении», которая не оперирует признаками плодов. Молекулярная филогения могла бы поддержать вывод о систематической близости родов, если бы такой вывод был сделан. Хотя описания содержат ссылки на монографию диссертанта (Сухоруков, 2014) с указанием, что плоды всех родов этого подсемейства, характеризующиеся толстой 1-слойной тестой со «сталактитами» в ее наружной части и тонкий 1-2-слойный тегмен «изучены только сейчас», никакого документального подтверждения этому в диссертации нет.

Глава 5 (стр. 147-190) содержит карпологическое описание представителей подсемейства *Corispermoidae*. Эта глава – одна из самых богато иллюстрированных. Описания 3 родов (только в роде *Corispermum* L. изучено 66 видов) документированы 8 сводными анатомо-морфологическими таблицами (илл. 26, 27, 28, 29, 31, 32, 33, 34), включающими 10 морфологических рисунков плодов, пять анатомических рисунков срезов плодов, четыре рисунка фрагментов срезов перикарпия, 12 микрофотографий поверхности перикарпия, сводные таблицы признаков плодов у изученных видов р. *Corispermum* (табл. 7, стр. 159-163), в которой изученные виды рода разделены на 13 анатомических групп, оригинальный ключ для определения этих групп по совокупности выявленных карпологических признаков (стр. 167-169) и 3 таблицы (8, 9, 10), где сведены качественные родоспецифичные и факультативные признаки строения перикарпия родов *Corispermum* и *Anthochlamys* Fenzl ex Endl. Однако и в этой главе не все наблюдения диссертанта подтверждены документально. Например, на стр. 180 А.П. Сухоруков описывает результаты собственных опытов по проращиванию семян (об этом стоило бы упомянуть в главе «Материал и методы», описав условия эксперимента), но не дополняет их никаким иллюстративным материалом. Достоверность различий между количественными признаками в сводной таблице 8 не имеет статистической поддержки. Данная глава композиционно отличается от предыдущих: при обилии иллюстраций, текстовая часть содержит не описания отдельных

таксонов, а анализ строения плодов и семян с перечислением таксонов. При знакомстве с оригинальными публикациями А.П. Сухорукова, ссылки на которые приводятся в этой главе нами было обнаружено досадное несоответствие: на илл. 33.2 (стр. 184 диссертации) поперечный срез плода обозначен как относящийся к *Anthochlamys tjanschanica* Пјин ex Aellen, а в статье (Sukhorukov, Konstantinova, 2012) – как принадлежащий *A. polygaloides* Моq. В заключение главы А.П. Сухоруков обсуждает возможность и перспективы применения карпологических признаков для таксономии группы *Corispermum* и всего подсемейства. Систематически близкие роды *Anthochlamys* и *Corispermum* хорошо различаются не только строением околоцветника и характером опушения растения, но и строением плодов. Диссертант приводит в Таблице 9 три родоспецифических анатомических признака плода *Anthochlamys* и *Corispermum*, а в Таблице 10 даны факультативные родовые признаки анатомии плода обоих родов. Отмечено, что карпологические признаки не подтверждают гипотезу о *Corispermum patelliforme* Пјин как о промежуточном звене между *Anthochlamys* и *Corispermum*, несмотря на наличие у этого вида широких листьев, которые более характерны для *Anthochlamys*. Показано, что анатомические признаки плодов *Corispermum* являются ценными в отношении систематики и диагностики представителей этого рода. Отмечены карпологические особенности родов подсемейства *Corispermoideae*, отличающие его от других подсемейств *Chenopodiaceae*.

В главе 6 (стр. 190-193) описывается структура плодов и семян представителей п/сем *Suaedoideae*, преимущественно относящихся к р. *Suaeda* Forssk. Система рода *Suaeda* не представлена чётко в этой главе. Из контекста можно сделать вывод, что род *Suaeda* включает 2 подрода (subgen. *Suaeda* и subgen. *Brezia*), но число секций в обоих подродах остаётся загадкой для читателя. В главе упоминаются подклады «Schanginia, Schoberia, Corniculata, Maritima/Prostrata» из работы Schütze et al. (2003), но для читателя остаётся неясным вопрос, насколько эти «подклады» соответствуют признанным подродовым таксонам (секциям?) рода *Suaeda*. Оригинальная часть представленных в этой главе материалов представляет собой текстовое описание особенностей строения покровов плодов и семян, родов *Suaeda* и *Bienertia* Bunge, подкрепленные ссылкой на монографию автора (Сухоруков, 2014), но не документированные иллюстрациями. У представителей этого подсемейства диссертантом также выявлена гетероспермия, специфичного для разных видов типа: явная, выражающаяся в разном цвете семян, и скрытая как структурного, так и пространственного подтипов. Заслуживают внимания (хотя и не подкреплены иллюстративными данными) наблюдения автора над тем, что у *Suaeda linifolia* Pall. диморфизм семян проявляется и в разном цвете зародыша (стр. 192): бесцветном в темных семенах и зеленом в светлых. Эти данные интересно было бы оценить в отношении жизнеспособно-

сти бесцветных зародышей, то есть фертильности темных семян. Анализ приведенных в этой главе данных позволил А.П. Сухорукову установить, что по ряду признаков в строении плода и семени представители этого подсемейства проявляют гомоплазии со многими представителями типового подсемейства, выявить 2 новых карпологических отличия представителей подсемейства – отсутствие папилл во внешнем слое перикарпия и отсутствие утолщения наружных периклиналильных стенок клеток спермодермы одного из двух типов семян (светлых), а также высказать предположение о морфологической природе спермодермы «светлых» семян – это производные внутреннего интегумента семени после облитерации клеток тесты (впрочем, даже по мнению автора требующее дополнительного эмбриологического исследования).

Глава 7 (стр. 195-219) посвящена описанию строения перикарпия и спермодермы представителей п/сем. *Salsoloideae* и содержит сведенное в таблице 12 сравнительное описание качественных и количественных признаков репродуктивной сферы (цветков и плодов) 25 видов рода *Anabasis* L. и описание некоторых других таксонов подсемейства. Описания проиллюстрированы одним морфологическим рисунком, пятью иллюстрациями поперечных срезов перикарпия и двумя фотографиями ультраскульптуры поверхности плода 5 видов рода *Anabasis* и р. *Petrosimonia* Bunge (илл. 36, 37) и подкреплены ссылками на несколько оригинальных работ автора. На основании анализа представленных в этой главе материалов А.П. Сухоруковым выявлен ряд общих особенностей в строении перикарпия представителей п/сем. *Salsoloideae*: различия в структуре перикарпия в верхней и нижней частях плода, его дифференцировка на несколько анатомо-топографических зон, присутствие в перикарпии верхней части плода кристаллоносных клеток с U-образными утолщениями и отсутствие макросклерид; описаны карпологические отличия между *Salsoloideae* s. str. и *Camphorosmeae* Moq.; сделано предложение о включении в состав подсемейства родов *Sevada* Moq. и *Fadenia* Aellen & C.C. Towns., ранее относимых к *Suaedoideae*. Однако и в этой главе достоверность ряда выявленных межвидовых количественных различий в особенностях строения перикарпия изученных видов (табл. 12 и 14) нуждается в статистической поддержке. При изучении приведенных в таблице 13 морфолого-анатомических отличий между родами *Anabasis* s.l. и *Fredolia* Coss. & Durieu ex Moq. & Coss. оказывается, что единственным родоспецифическим признаком рода *Fredolia* является чередование одно- и многослойной эпидермы на стебле, а остальные признаки перекрываются в той или иной степени (ситуация аналогичная той, которая наблюдается в отношении родов *Anabasis* и *Brachylepis* C.A. Mey. ex Ledeb.). Автор совместно с К.С. Байковым (Сухоруков, Байков, 2009) провел эволюционно-морфологический анализ некоторых признаков *Anabasis* и других родов *Salsoloideae* и построил предварительную филоге-

нию для этих таксонов. В результате был сделан вывод о целесообразности признания *Anabasis* s.lat. с включением в него родов *Brachylepis* и *Esfandiaria* Charif & Aellen. Хотя глава 7 называется «Карпологическое изучение представителей подсемейства *Salsoloideae* s.l. (incl. trib. *Camphorosmeae*)», в разделе, посвященном основным выводам по карпологии подсемейства *Salsoloideae* (7.7), характеристика подсемейства дана без учёта карпологических признаков трибы *Camphorosmeae*; по строению плода триба явно отличается от других представителей подсемейства (см. Таблицу 14). Может быть правы те авторы, кто предлагает выделить трибу *Camphorosmeae* из состава *Salsoloideae* в особое подсемейство?

В главе 8 (стр. 220-222) описаны особенности строения плодов и семян 10 видов из п/сем *Salicornioideae*, сведенные в таблице 15, и документированные четырьмя микрофотографиями семян и одним анатомическим рисунком поперечного среза семени (илл. 38, 39). Анализ собственных и литературных данных позволил диссертанту сделать вывод о неправомерности объединения родов *Sarcocornia* A.J. Scott и *Arthrocnemum* Moq, выявить уникальный для семейства признак – папиллянтную тесту спермодермы, обнаружить сходство между родами *Salicornia* и *Sarcocornia* по строению эпидермы околоцветника, покровов перикарпия и спермодермы, а также определить в качестве характерной только для представителей данного подсемейства мамиллянтную или папиллянтную структуру тесты семенной кожуры. Отметим, что в данной главе следовало привести сведения о форме плода рассмотренных таксонов и указать, есть ли межродовые отличия по этому признаку в подсемействе *Salicornioideae*.

Глава 9 (стр. 225-238) содержит подкрепленное ссылками на несколько работ автора обсуждение существующих в научной литературе терминологических и сущностных разногласий при определении явления гетеродиаспории и анализ выявленных диссертантом в разных группах маревых специфики репродуктивных диаспор и гетеродиаспории, включая их типификацию, а также подробный анализ двух разных типов взаимосвязи между гетеродиаспорией, гетероантокарпией и диморфизмом плодов: переходе одной диаспоры в другую и формирования двух разных репродуктивных диаспор. А.П. Сухоруквым выявлено, что у представителей семейства *Chenopodiaceae* структурными единицами диссеминации могут быть: соплодие, плод заключенный в околоцветник (антокарпий) или обёртку из брактеей, собственно плод, семя и даже отламывающиеся участки побега с неотделившимися цветком и плодом, так называемые «членики». На одном растении могут формироваться сразу несколько морфологически разных репродуктивных диаспор. Естественно при этом могут иметь место и гетерокарпия с гетероспермией, а также различные варианты окружающих плод фоллиарных структур в виде гетероантокар-

пия, и всё это на одном растении. Процесс диссеминации растений с разными гетеродиаспорами может происходить по-разному, разными способами, как указывает автор, в зависимости от экологических условий. В свое время Р.Е. Левина назвала подобное сочетание способов диссеминации диплохорией. Материал диссертации значительно расширяет наши знания о стратегии поведения растений в вопросах репродукции. Оказывается, у некоторых видов растений в течении онтогенеза может происходить преобразование одной морфологической диаспоры в другую. В диссертации хорошо описаны и приведены схемы случаев одноступенчатых переходов, например у рода *Beta* L. от диссеминации соплодиями к диссеминации плодами, и двухступенчатых переходов, например у рода *Atriplex* от диссеминации плодом в обертке к диссеминации отделившимся плодом и, наконец, к диссеминации семенами. Материалы, приведённые в этом разделе диссертации – это прекрасная иллюстрация к характерному для многих групп семенных растений, но мало освещенному явлению – гетерокарпии, в частности гетероспермии. Диссертантом профессионально описаны и проиллюстрированы примеры неоднородности семян одного и того же вида по морфолого-анатомическому строению и биохимическим признакам и, что особенно ценно, обсуждаются физиологические и экологические последствия такой гетероспермии. Диссертационное исследование А.П. Сухорукова показало независимое и неоднократное возникновение этого явления в форме как пространственной, так и структурной гетероспермии у однолетних представителей семейства маревых. Однако называть разное положение зародыша в семени «пространственной разносемянностью» неудачно. Обычно «пространственной» называют гетерокарпию, связанную с развитием плодов в разных участках соцветия. Может быть, лучше использовать термин «ориентационная». Для клад *Chenopodium* s.str. и *Atriplex* показано как минимум двукратное независимое возникновение триспермии с комбинаторным сочетанием явной и скрытой форм гетероморфизма.

Глава 10 (стр. 239-303) представляет собой пионерное масштабное исследование карпологических признаков внешних по отношению к маревым клад «центральных» *Caryophyllales*. В этом разделе диссертации диссертант ставит перед собой три задачи: (1) изучить в сравнительном с *Chenopodiaceae* аспекте признаки плодов и семян представителей сем. *Amaranthaceae* в контексте выявленного методами молекулярной филогении близкого родства этих семейств, (2) проследить вероятные пути становления характерных для маревых карпологических признаков в кладах «центральных» представителей порядка гвоздичных и (3) оценить, имеют ли таксоны «родства *Chenopodiaceae*» уникальные синанпоморфии. Для решения этих задач в главе обобщаются имеющиеся в литературе и оригинальные сведения об особенностях в строении и формировании плодов и семян представителей 20 семейств, представляющих разные эволюционные линии (клады) порядка

гвоздичные, документированные шестью фототаблицами (илл. 44-49). Эти фототаблицы иллюстрируют морфологические особенности плодов, анатомическое строение околоплодника и семенной кожуры и ультраскульптуру спермодермы. 28 карпологических признаков односемянных плодов 288 видов были закодированы в Таблице 19 (стр. 289-301). В итоге были отобраны пять важнейших карпологических признаков, включающих число семян в плоде, ориентацию зародыша в семени и три структурных признака перикарпия, которые были закартированы на оригинальные филогенетические деревья гвоздичных, построенные по маркерам *rbcL* и *matK*, с целью реконструкции их эволюционной истории. На основании анализа результатов такой реконструкции А.П. Сухорукову удалось показать, что предки порядка *Caryophyllales* имели односемянный тип плода с сухим многослойным перикарпием, дифференцированным на склеренхиму и тонкостенную паренхиму и вертикально ориентированный в семени зародыш; этот же набор признаков был характерен для непосредственных предков сем. *Chenopodiaceae*. Было показано, что описанный ранее в литературе для некоторых представителей порядка гвоздичных признак наличия лестничных утолщений стенок клеток тегмена для всех, за исключением трех базальных, представителей порядка и может рассматриваться в качестве дополнительного признака для характеристики центросеменных.

По объему материала, глубине анализа, качеству иллюстративного материала эта глава – одна из самых значимых в диссертации. Однако из ссылок на оригинальные публикации автора можно заключить, что материалы этой главы – результат коллективной работы большого числа исследователей. В связи с этим закономерен вопрос о том, каков личный вклад автора в исследование, материалы которого представлены в этой главе.

Именно включение в анализ карпологических признаков большого числа представителей пор. *Caryophyllales* позволило А.П. Сухорукову более полно проследить и оценить становление признаков плода и семени в сем. *Chenopodiaceae* в закрывающей диссертацию 11 главе. Так, в диссертационном исследовании было выявлено, что все выделяемые в семействе маревых подсемейства характеризуются набором специфичных карпологических признаков, сведенных в таблице 14 и определено наиболее типичное для центросеменного строения семян с утолщенной тестой спермодермы и изогнутым зародышем. Установлено, что односемянные плоды в порядке гвоздичные имеют различное происхождение, иногда возникая в результате реверсии, но для сем. маревых односемянность является исходным состоянием. Показано, что почти все представители порядка *Caryophyllales*, даже в случае реверсии односемянности, имеют вертикальный зародыш в семени; изменение его ориентации на горизонтальную уникально только для некоторых групп сем. *Chenopodiaceae*. Являясь результатом анализа огромного по широте охвата ма-

териала, «Заключение» представляет собой интересный оригинальный взгляд на эволюцию односемянных плодов.

К сожалению, в работе для многих клад отсутствуют морфологические описания плодов и их типификация, особенности строения исходного гинецея, тип плацентации при односемянности, не проанализировано, отмечается или нет лизис септ при формировании плода у представителей разных таксонов. В качестве пожелания автору хотим заметить, что изучение не только сформированного плода, но и завязи маревых и других гвоздичных могло бы прояснить некоторые обсуждаемые на страницах диссертации вопросы. Например, о том, является ли неоднократно возникавшая в порядке *Caryophyllales* и анцестральная для сем. *Chenopodiaceae* односемянность следствием образования единственного семязачатка или недоразвития всех кроме одного, которые способны развиваться у плодов с несколькими семенами. Объективными признаками отнесения плода представителей различных таксонов растений к тому или иному типу являются критерии гистогенетической дифференциации перикарпия, в то же время выявление гомологичных структур в перикарпиях разного строения позволяет объяснить морфолого-эволюционные преобразования морфогенеза плода – описать модусы и направления эволюционных преобразований плодов. При заключительной кодировке карпологических признаков А.П. Сухоруковым учитывалась характеристика экзокарпия (признак 15), который легко идентифицируется, как покровная ткань перикарпия. К сожалению, зональность немногослойных и многослойных перикарпиев описывается автором диссертации с использованием разных терминов (сравнить иллюстрации № 26 и № 44). Установить гистогенетическую связь топографических зон сильно редуцированного перикарпия зрелого плода с определенными тканями исходной карпеллы можно только при использовании уже рекомендованного А.П. Сухорукову в дальнейшей работе онтогенетического подхода.

При общем положительном впечатлении от диссертации, в ней имеется два существенных недочета.

В качестве одного из них отметим недостаточное количество иллюстраций, сопровождающих описания в тексте диссертации. Наличие иллюстративного материала, документирующего морфологические и анатомические описания – стандарт, принятый в научных работах по структурной ботанике. Качество иллюстраций можно оценить как среднее (кроме главы 10), не иллюстрирующее всех упоминающихся в тексте особенностей (например, сталактиты в «наружной клеточной стенке», «сжатый/несжатый протопласт»). Выявленные А.П. Сухоруковым и описанные на страницах диссертации новые сведения об особенностях прорастания семян, пространственной гетероспермии, а именно отнесен-

ной к выводам уникальной апоморфии маревых – горизонтального положения зародыша в семени – не имеют документального подтверждения на страницах диссертации.

Хотя не вызывает сомнения тот факт, что изучение 2500 плодов из 800 образцов 500 видов, включающее изготовление срезов, подготовку материала для СЭМ, замеры и фотографирование – огромный труд, закономерен вопрос – насколько при таком объеме выборки статистически достоверны приводимые автором в сводных таблицах и описаниях на стр. 75, 80, 81, 118, 159, 185, 200, 207-209, 218 и др. количественные или даже качественные различия в признаках плода и семени, которые используются диссертантом в качестве диагностических для выделения новых или пересмотра объема существующих таксонов. Заметим, что в наиболее близких по методологическому приему – реконструкции эволюционных тенденций в преобразовании морфологических признаков в пределах конкретного таксона путем их картирования на существующую филогению данного таксона исследованиях А.А. Оскольского (например, Stepanova, Oskolski, 2010) – все тенденции в эволюции отдельных признаков древесины определены с использованием метода анализа главных компонент, в отличие от носящего описательный характер анализа А.П. Сухорукова.

Сопоставляя достоинства и недостатки диссертации, считаем правомерным заключить, что А.П. Сухорукова имеет большое теоретическое и практическое значение.

Теоретическое значение заключается в выявлении эволюционных тенденций строения плода и семени в порядке *Caryophyllales*, обсуждении карпологических признаков с точки зрения кладистического анализа, решении проблемы дивергенции признаков плода и семени во всех крупных кладах порядка. Таксономические новации сделаны для 45 таксонов разного ранга, включая описание новой трибы *Axyrideae* и свыше двух десятков новых для науки видов. Любопытно, что на стр. 6 автореферата А.П. Сухоруков говорит о 23 новых видах, на стр. 37 снижает их число до 22, тогда как на стр. 13 диссертации указано, что ее автор описал 21 новый для науки вид. Вероятно, это несовпадение свидетельствует лишь о спешке, в которой автор готовил к печати свой автореферат.

Практическое значение диссертации определяется изучением механизмов и факторов расселения представителей семейства, проведением таксономической ревизии семейства во многих регионах Евразии (Европейской России, Кавказа, Ирака, исторической Палестины, Непала), составлением удобных и надежных диагностических ключей, возможностью использования её материалов в преподавании теоретических курсов по систематике растений в высших учебных заведениях. Автор проделал большую работу, выбрав лектотипы или неотипы для приблизительно 70 таксонов. Каждый ботаник, знакомый с работой систематика, может по достоинству оценить этот нелегкий, требующий много време

ни и необходимый для ботанической науки труд, который вместе с тем не приносит специалисту таких лавров, как, например, описание новых таксонов.

Выводы диссертации вполне достоверны, т.к. они основаны на тщательном и аккуратном изучении большого фактического материала. Диссертация А. П. Сухорукова содержит много нового, оригинального материала, имеет теоретическое и практическое значение и достойна положительной оценки.

Автореферат полностью соответствует содержанию диссертации, её основные положения опубликованы в 75 работах, в том числе в 6 монографиях и 12 статьях в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Считаем, что рассматриваемая диссертация отвечает требованиям пункта 8 положения II ВАК «О порядке присуждения учёных степеней», а её автор, Александр Петрович Сухоруков, заслуживает присуждения учёной степени доктора биологических наук.

Отзыв составлен доцентом каф. ботаники к.б.н. М.А. Романовой и заведующим кафедрой ботаники биологического факультета СПбГУ, д.б.н. А. А. Паутовым.

Отзыв рассмотрен и утверждён на заседании кафедры ботаники биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета протокол № 4 от 9.12.2015 г.

Заведующий кафедрой ботаники СПбГУ,  
Доктор биологических наук

А.А. Паутов

Доцент кафедры ботаники СПбГУ, к.б.н.

М.А. Романова

199034, Санкт-Петербург,  
Университетская наб. д.7/9 А-Я  
[m.romanova@spbu.ru](mailto:m.romanova@spbu.ru)

Подпись *А.А. Паутов*  
ЗАВЕРЯЮ  
*М.А. Романова*  
*Следующее по курсу*