

**ОТЗЫВ официального оппонента на диссертацию КОБОЗЕВОЙ Елены Валерьевны
«Видовая специфичность и таксономические взаимоотношения видов
StY-геномной группы рода *Elymus* L. Азиатской России»,
представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук**

Применение современных экспериментальных методов, в том числе молекулярно-генетических, открывает новые возможности для изучения механизмов видообразования. В диссертации Е.В. Кобозевой представлены результаты исследований пяти видов рода *Elymus* (Poaceae), для которых характерна геномная конституция StY, одна из трех, выявленных в данном роде. Целью работы стало изучение репродуктивных барьеров в данной группе видов для последующей оценки их таксономического статуса.

В качестве методологической установки диссертантом принято положение о том, что генотипическое своеобразие StY-видов должно найти отражение в системе рода.

Согласно материалам, представленным в диссертации, в составе генома видов рода *Elymus* разными авторами были выявлены пять гапломов: St (раньше он обозначался как S), H, Y – наиболее обычные, и два более редких гапллома – P и W. Гаплом – это гаплоидный набор из семи хромосом ($n=7$). Специалисты в этой области (Love, Dewey, Yen и др.) считают, что разные гапломы унаследованы от разных родов трибы Triticeae. На основе этих взглядов разрабатывается геномная система пшеницевых злаков. Названные выше гапломы происходят из следующих родов: St – от *Pseudoregneria*, H – от *Hordeum*, Y – несколько версий, в том числе автоплоидная от St (Lu, Liu, 2005; Liu et al., 2006; и др.), P – от *Agropyron*, W – от *Australopyrum*, либо от гапллома Y (Zhang et al., 2009).

Согласно недавно опубликованным данным (статья в журнале Genome, 2009; Okito et al.), для приблизительно 40% видов рода *Elymus* геномная формула пока не определена, а для некоторых других не была повторно подтверждена. Это говорит о том, что возможно нахождение других гапломов у видов рода *Elymus*. Пока же достоверно определены семь гапломных формул: два тетраплоидных – StStHH, StStYY (характерна для рода *Roegneria*) и пять гексаплоидных – StStStStHH, StStStStYY, StStHHYY, StStYYWW и StStYYPP.

Диссертация построена по следующей схеме. Во введении определена актуальность темы, цель и задачи исследования, защищаемые положения, научная новизна, личный вклад автора, теоретическая и практическая значимость, сведения по апробации работы и публикациям. Считаю необходимым высказать соображения по этому разделу диссертации, поскольку именно защищаемые положения определяют основной характер и важнейшие результаты исследования.

Первое защищаемое положение определяет эффективность изучения отношений скрещиваемости между локальными биотипами рода *Elymus* и их последствий в поколениях для выявления специфики внутривидовых и межвидовых отношений. Хочу сразу высказать возражение по данному тезису: отношения скрещиваемости между локальными биотипами в условиях эксперимента неизбежно отличаются от природных, поэтому нет объективных оснований по результатам интродукционного эксперимента судить о микроэволюционных процессах, происходящих в реальной природной обстановке.

Второе защищаемое положение утверждает необходимость группировки изученных видов в новую секцию и четыре подсекции. Это защищаемое положение, на мой взгляд, не может быть основано на результатах выполненных исследований, что будет рассмотрено ниже.

В главе 1 приведены: краткая характеристика рода *Elymus* L., различные подходы к разработке системы рода, включая традиционные и геномные, существующие точки зрения на объем рода *Elymus*, отдельный раздел посвящен роду *Roegneria*, который,

включает StY-геномные виды. На основе литературных сведений рассмотрены гипотезы происхождения гаплома Y, изложены принципы комплексного подхода в систематике растений.

В главе 2 приведены материалы и детально описаны методы исследования. С учетом идентичности подходов главы 3 и 4 следовало объединить в одну главу, в которой выделить две подглавы по объектам исследования. Глава 5 посвящена вопросу изменчивости признака «форма верхушки верхней цветковой чешуи», не форме самой верхней цветковой чешуи, как это дано в названии главы. Глава 6 содержит конспект пяти изученных StY-геномных видов рода, в котором не представлены ключ для определения таксонов, морфологические описания видов и другая информация, характерная для глав такого содержания, но содержатся диагнозы новой секции и четырех подсекций, одна из которых намечена к описанию впервые. Типом новой секции и монотипной подсекции выбран *E. gmelinii*. Работу завершают выводы, их семь, и список литературных источников (их 240), из них 147 на иностранных языках. В качестве очевидных достоинств работы следует отметить проработку диссертантом новейшей специальной литературы, большой экспериментальный материал и широкий спектр примененных методов анализа.

К сожалению, не могу не остановиться на недостатках и ошибках выполненного исследования, рассмотрение которых начну с наиболее серьезных.

1.1. Диагноз новой секции *Gmelinia* практически совпадает с диагнозом секции *Goulardia*, из которой она выделена. Это исключает возможность определения секционной принадлежности *E. gmelinii* и других видов, перенесенных из прежней в новую секцию. Секционный ранг нового таксона никак не обоснован.

1.2. Подсекции *Curvati*, *Pendulini* и *Ciliares* просто перемещены в новую секцию, без определения их отличий от других шести подсекций, которые оставлены в составе прежней секции. Оставшиеся шесть подсекций должны образовать морфологически обособленную группу. НО: в составе этих шести подсекций также есть StY-геномные виды, которые образуют близкородственные группы с видами иной геномной конституции. Следовательно, несмотря на эти геномные различия, они филогенетически близки и образуют естественные группы (подсекции *Subsecundi*, *Canini*, *Trachycauli*, *Borealis*, *Pubescentes*, *Fibrosi*) в составе единой секции *Goulardia*. Подсекция *Subsecundi* в системе рода *Elymus*, предложенной Н.Н. Цвелевым (2008), и в последнем варианте Н.Н. системы (Цвелев, Пробатова, 2010) помещена между подсекциями *Curvati* и *Pendulini*, которые диссертант предложил перенести в новую секцию, а подсекцию *Subsecundi* оставил в прежней, без указания причин. Здесь необходимо определить авторскую позицию и привести все необходимые для этого обоснования, либо пока не вносить таких изменений в систему рода.

1.3. На с. 61 в названии рисунка 5 нижние цветковые чешуи названы семенами (?!). На данном рисунке приведены фотокопии цветковых чешуй, а не семян.

1.4. В методологическом отношении недопустимо по признакам небольшой выборки растений из локальной популяции, без определения репрезентативности такой выборки, характеризовать сами популяции, а вряде случаев описывать межпопуляционные различия по различиям отдельных растений из таких популяций (см. например, вывод по подглаве 3.1, «морфологически популяции видов *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* из северного Тянь-Шаня и Алтайских гор отличаются от популяций Гиссаро-Алая в большей степени, чем образцы этих видов из мест общего произрастания»).

1.5. Необходимость выделения пяти StY-тетраплоидов из секции *Goulardia* в самостоятельную секцию не обоснована иными причинами, кроме их геномной конституции. Но секция *Goulardia* включает 40 видов, со многими из которых сравнение не проводилось. Такой подход к вопросам надвидовой систематики исключает возможность объективной

оценки полученных результатов и указывает на крайне малую доказательную базу для принятия таксономических решений такого уровня. В этой связи второе защищаемое положение и седьмой вывод лишены научного обоснования, это всего лишь гипотезы, не более.

1.6. Незавершенный характер выполненного исследования определяется отсутствием конкретных таксономических решений по видам, для которых не была доказана их самостоятельность. Если они по мнению диссертанта должны быть включены в состав другого вида, то нужно предложить и обосновать их новый внутривидовой статус (подвид, разновидность) и предложить соответствующие номенклатурные комбинации. Например, не определен статус *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* в составе *E. pendulinus* s.l. (глава 4).

1.7. Считаю недопустимым рыхлодерновинный или не образующий дернины *E. gmelinii* (эти признаки вида приведены на с. 78) помещать в монотипную подсекцию *Gmelinia*, диагноз которой содержит характеристику «растения плотнодерновинные» (с. 201).

1.8. С морфологической точки зрения ошибочно продолговатую по форме цветковую чешую называть широко-округлой (рис. 6,D уна с. 6 автореферата), и др.

1.9. Ошибочно заявлено, что «длина пыльников не может рассматриваться как диагностический признак, поскольку она напрямую зависит от мощности растений и изменяется в зависимости от условий среды и стадии развития» (с. 156). Сам тезис не подкреплён данными по исследованным видам. В действительности длина пыльников эффективно используется в диагностике злаков, вопрос заключается в определении пределов варьирования и сопоставимых стадиях развития.

Поскольку диагностические признаки подсекций и секций не подвергались ранее критическому анализу и статистической обработке, следовало на примере пяти выбранных видов определить вероятность их отнесения к ранее выделенным подсекциям, обсудив, при необходимости, случаи и причины несовпадения диапозона изменчивости морфологических признаков видов и подсекций, в которые они были ранее помещены. Именно такие несовпадения должны быть причиной изменения диагнозов надвидовых таксонов как обобщенных групповых характеристик. Они же могут стать основанием для выделения морфологически обособленных видов в новые ряды, подсекции и секции. Ранг таких надвидовых таксонов не должен устанавливаться произвольно, его следует определять содержательно, как морфологически, так и по признакам генетической обособленности таксонов (их рекомбинационно-интрогрессивным особенностям). Один из способов содержательного определения ранга надвидовых таксонов в роде *Elymus* был предложен при обсуждении результатов диссертационной работы Д.Е. Герус по моделированию и регистрации интрогрессивных процессов между некоторыми видами рода *Elymus*, которую мне довелось оппонировать в 2008 году. К сожалению, высказанные тогда соображения не были приняты во внимание при подготовке новой диссертации по этому роду. Не нашли отражения в новой диссертации и рекомендации по содержательной оценке диагностического значения присутствия или отсутствия конкретных фракций белков в белковых спектрах для целей систематики, то есть вероятностное распределение белковых маркеров и их устойчивых сочетаний в пределах разных видов. *Без такой обработки результаты электрофоретического анализа лишены содержательной перспективы для принятия таксономических решений.*

2. Имеются и другие, более частные замечания.

2.1. Неудачно в названии работы «Видовая специфичность <...> видов ...».

2.2. Во введении (с. 5) значительная часть текста, насыщенная специальной информацией, приведена без ссылок на литературные источники. Возникает вопрос – это чьи данные? Это не единственный случай, когда текстовые данные, имеющие очевидно заимст-

вованный характер, не сопровождаются ссылками на публикации других авторов (например, на с. 25 и 26, и др.).

2.3. Там же, во введении, ошибочно отмечено наличие видов разной геномной конституции в том числе и в секции *Clinelymopsis*, хотя в нее входит единственный вид *E. caucasica* с геномной формулой StStYY.

2.4. На с. 26 диссертации приведена без расшифровки аббревиатура RPB2 – не ясно и по другим страницам текста, что она означает.

2.5. Вызывает вопрос фраза из описания научной новизны работы о том, что исследованы взаимоотношения видов из различных секций рода (с. 7), хотя выше по тексту (с. 5–6) отмечено: «в Азиатской части России распространены виды из секции *Goulardia*.»

2.6. Имеются опечатки в названиях таксонов, например, подсекции в номенклатурной цитате (с. 56).

2.7. С нарушением требований Международного кодекса ботанической номенклатуры даны сведения о типе подсекции (с. 56; дана ссылка на публикацию 2010 года, хотя имеются более ранние: Цвелев, 1973, 2008).

2.8. В списке использованных литературных источников публикации одного автора (без соавторов) должны быть расположены в порядке возрастания года публикации, а в диссертации этот порядок не соблюдается.

2.9. Не объяснен выбор более поздней даты (1936 год) обнародования базисонима для подсекции *Curvati*, хотя он был эффективно обнародован С.А. Невским в 1934 году во «Флоре СССР».

2.10. Очевидным недостатком диссертации следует считать отсутствие определительного ключа для исследованных таксонов (как видов, так и секций и подсекций). Не приведены уточненные (авторские) карты распространения видов, нет даже полных морфологических описаний видов. Отсутствуют списки исследованных гербарных экземпляров, и это при том, что изучены в общей сложности пять видов, имеющих на обследованной территории ограниченное распространение.

Основные положения диссертации изложены в 14 публикациях, из них две статьи в журналах, рекомендованных ВАК для публикации основных результатов диссертаций. Автореферат отражает основное содержание диссертации. Что касается выводов по работе, то они в большинстве своем сформулированы неудачно. Выводы или не подтверждаются результатами исследования, или указывают на незавершенный характер исследования, а вывод 6 содержит очевидное противоречие. Основанное на значительном объеме экспериментальных данных, обработанных в том числе самыми современными методами, и в этом отношении имеющих большую научную новизну, выполненное исследование в части итоговых результатов и выводов носит незавершенный характер, содержит значительное число недостатков и просто ошибочных данных, особенно в части сравнительно-морфологических оснований для принятия таксономических решений, которые не позволяют мне, подводя общий баланс, дать итоговую положительную оценку выполненному исследованию по специальности 03.02.01 – «Ботаника».

Директор Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Институт почвоведения и агрохимии
Сибирского отделения Российской академии наук
доктор биологических наук К.С. Байков

Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки
Институт почвоведения и агрохимии
Сибирского отделения РАН
(ИПА СО РАН)
630090, г. Новосибирск,
проспект Академика Лаврентьева, 8/2



Байков