

"Утверждаю"
проректор по научной работе
Санкт-Петербургского университета



Отзыв

Ведущей организации о диссертации
Ивана Алексеевича Савинова
"Система и эволюция порядка Celastrales на основе данных
сравнительной морфологии",
представленной на соискание учёной степени доктора биологических
наук по специальности 03.02.01 – ботаника

Современная систематика растений, начиная с 90-х гг. 20-го века, переживает эпоху революционных изменений, связанных с широким применением молекулярных методов. С 1998 г. «Группой филогении покрытосеменных» (Angiosperm Phylogeny Group) были разработаны три системы магнолиофитов (APG I, APG II и APG III), основанные на кладистическом анализе последовательностей хлоропластных и рибосомных генов. Эти системы значительно отличаются от систем, созданных в конце 20-го века на основе «синтетического, интегративного подхода» (Тахтаджян, 1987, С. 16), при котором учитываются широкий круг морфологических, палинологических, эмбриологических и иных данных. В системах APG был пересмотрен объём некоторых семейств магнолиофитов, многие семейства цветковых растений изменили своё положение, оказались в составе иных порядков рядом с семействами, с которыми ранее не считались родственными; изменились представления и о родственных связях между порядками. Возникает вопрос о возможности современного синтеза молекулярных и сравнительно-морфологических данных в систематике растений. Диссертация И. А. Савинова посвящена сравнительно-морфологическому исследованию представителей порядка Celastrales, в особенности семейства Celastraceae R. Brown. Объём порядка и состав входящих в него семейств являются предметом обсуждения. Например, в последнее время на основании молекулярно-систематических исследований к порядку Celastrales относят сем. Parnassiaceae S.F. Gray, которое раньше в системе стояло весьма далеко от Celastrales. В конечном итоге автор диссертации нацелен на поиск синтетического подхода в систематике растений на примере порядка Celastrales (бересклетоцветных), поэтому исследование, предпринятое И. А. Савиновым, является актуальным.

Основной метод исследования И. А. Савинова – сравнительно-морфологический. Автор провёл анализ жизненных форм представителей Celastrales, листовых серий, анатомическое исследование черешков у представителей семейств Celastraceae и Aquifoliaceae Bartling, оценил

структурное разнообразие соцветий у 35 родов из 4 подсемейств Celastraceae и у 4 родственных с бересклетовыми семейств, исследовал морфогенез и структуру зрелых цветков сближаемых с Celastraceae родов *Brexia* Noronha ex Thouras и *Parnassia* L., морфологию нектарного диска цветков Celastraceae. Сравнительно-морфологическое исследование плодов и семян проведено на обширном материале. Автор применил кладистический анализ признаков 5 триб и 3 подсемейств бересклетовых (метод J.H. Camin & R.R. Sokal). Метод SYNAP v. 4 использован для анализа взаимоотношений между родами *Brassiantha* A.C. Sm., *Dicarpellum* (Loes.) A.C. Sm., *Sarawakodendron* Ding Hou и трибой Lophopetaleae Loes., а также для анализа взаимоотношений между 20 секциями и рядами рода *Euonymus* L. Развитие цветков, а также поверхность плодов и семян изучены с использованием сканирующего электронного микроскопа. Материалом для исследований служили коллекции отечественных и зарубежных гербариев (ВКФ, С, Е, НН, К, Р, КВ, LE, MW, МНА и др.), а также собственные сборы автора в природных условиях и в ботанических садах. Всего было изучено около 10000 гербарных образцов. Очень важно, что И. А. Савинов изучал отдельные виды бересклетовых в природных условиях тропических стран – Таиланда, Малайзии, Сингапура, Вьетнама, поскольку Celastraceae – преимущественно тропическое и субтропическое семейство.

Глава первая диссертации посвящена истории таксономического изучения порядка Celastrales. Автор наметил несколько этапов в познании бересклетоцветных. Период, условно названный Линнеевским, охватывает весь 18-й век, начиная с работы Ж. Турнефора (Tournefort, 1700) и заканчивая публикацией К. Тунберга (Thunberg, 1794). Сам К. Линней составил диагнозы нескольких родов бересклетовых (Linnaeus, 1754). Систематики 19-го века разрабатывали естественные системы покрытосеменных и впервые описали семейство Celastraceae и ряд семейств, сближаемых тогда или в наши дни с бересклетовыми. В 20 в. Т. Лёзенер (Loesener, 1942) подытожил все сведения об этой группе и предложил новую систему Celastraceae, принятую в дальнейшем с незначительными изменениями многими известными систематиками, в том числе А. Л. Тахтаджяном (1966, 1987). Много новых сведений о представителях порядка Celastrales было получено авторами, обрабатывавшими семейства бересклетоцветных для региональных флор, таких как «Flora of Australia» (1984), «Flora of India» (2000), «Flora of China» (2008) и других. Рассмотрены важнейшие работы российских и советских ботаников, посвящённые систематике родов *Euonymus* и *Celastrus* L. Приведён весьма полный обзор работ по кладистическому анализу морфологических признаков, хемосистематике, сравнительной геномике. Тем не менее, автору следовало бы упомянуть о работе В. Плувье (Plouvier, 1965), который провёл сравнительно-биохимическое исследование *Brexia* и *Saxifragaceae* Juss.: эту работу цитирует, в частности, А. Л. Тахтаджян (1987). Работы М. В. Чейса с соавторами (Chase et al., 1993), Д. Солтис и П. Солтис (D. Soltis, P. Soltis, 1997) также следовало учесть в обзоре молекулярно-филогенетических исследований Celastraceae и близких семейств. Нельзя согласиться с тем, что автор называет *Euonymus* х *miniata* Tolm. видом (С. 22), используя при этом знак «х», указывающий на его

гибридное происхождение. Следует или рассматривать этот бересклет как вид (гибридогенный вид) и называть *Euonymus miniata*, или считать межвидовым гибридом и указывать на это в названии - *Euonymus* x *miniata*. Сомнительно также отнесение Мьянмы (без указания северная это или южная Мьянма) и Таиланда к Голарктике, а не к Палеотропическому царству (С. 24).

Во второй главе диссертации дан обзор работ, посвящённых жизненным формам, структуре вегетативных органов, соцветий, цветков, плодов и семян. Рассмотрены также данные палиноморфологии, эмбриологии, антэкологии бересклетовых, приведены сведения о консортивных связях бересклетовых в природных экосистемах и палеоботанические данные. Широта охвата работ и их тщательный анализ производят благоприятное впечатление. В отношении содержания главы у нас есть лишь 2 небольших замечания. Не вполне точно утверждение автора, будто «во многих районах земного шара бересклетовые ... являются излюбленной пищей ... мелких млекопитающих (грызунов, лемуров)» (С. 58), ибо лемуры могут лакомиться плодами и семенами бересклетовых только на Мадагаскаре и на Коморских о-вах; в других областях земного шара лемуры не водятся. Автор указывает, что 6-мерный цветок не характерен для типичных бересклетовых и для большинства двудольных, «хотя случаи известны среди паразитических представителей пор. Balanophorales» (С. 59). Однако есть примеры двудольных покрытосеменных с 6-мерным цветком более близкие, чем экзотические баланофоровые, например отдельные представители сем. Lythraceae J. St.-Hil. или некоторые виды рода *Gentiana* L.

Третья глава диссертации посвящена материалам и методам исследования.

В четвёртой главе И. А. Савинов проводит комплексный сравнительно-морфологический анализ представителей порядка Celastrales на основе оригинальных материалов. Автор характеризует жизненные формы представителей семейств Celastraceae, Brexiaceae Lindley и Stackhousiaceae R. Brown в соответствии с системой И. Г. Серебрякова (1962). Жизненные формы бересклетовых относятся к отделу Древесные растения, к трём типам (Деревья, Кустарники, Кустарнички), *Brexia madagascariensis* Thouras ex Ker Gawl. – это вечнозелёное одноствольное дерево, а жизненные формы стакхузиевых относятся к отделам Полудревесные растения и Наземные травянистые растения. Также отмечено, что представители сем. Parnassiaceae – это многолетние травянистые растения с прикорневой розеткой листьев. Сравнительно-морфологический анализ листовых серий показал, что более резко форма листовых пластинок изменяется у некоторых австралийских бересклетовых, растущих в аридных условиях. Петиолярная анатомия изучена у 14 видов из 11 родов, относящихся к 4 подсемействам Celastraceae, и у 2 видов разных родов Aquifoliaceae. Отмечено мощное развитие колленхимы в черешках большинства исследованных видов бересклетовых, колленхимы и склеренхимы у тропических представителей семейства. В черешках вечнозелёных растений механические ткани развиты лучше, чем у листопадных видов Celastraceae. Сравнительная архитектура соцветий бересклетоцветных была описана на основе типологического подхода (Troll, 1964; Кузнецова,

1991). По мнению И. А. Савинова, для большинства представителей *Celastraceae* характерны интеркалярные соцветия, но для многих – терминальные. Оба типа цветорасположения встречаются у многих родов. Отмечены особенности строения соцветий у семейств *Brexiaceae*, *Parnassiaceae*, *Lepidobotryaceae* J. Léonard и *Stackhousiaceae*. Исследован морфогенез цветка *Brexia* и *Parnassia*, дана подробная характеристика зрелых цветков этих растений. Автор подчёркивает, что совокупность нектарников-стаминодиев *Brexia* и *Parnassia* не следует называть нектарным диском, т.к. настоящий нектарный диск *Celastraceae* имеет иное происхождение. Особое внимание И. А. Савинов уделил изучению анатомического строения плодов и семян представителей сем. *Celastraceae*. Внешняя морфология и анатомическая структура плодов и семян изучены у 117 видов из 44 родов, в том числе у 3 родов, имеющих неопределённое положение в сем. *Celastraceae*. Выделены основные морфологические типы плодов и семян бересклетовых. Автор предложил различать три типа семенных покровов у бересклетовых – саркотесту, присемянники (ариллусы, ариллоиды, ариллодии) и крыловидные выросты. Высоко оценивая оригинальные данные автора, представленные в четвёртой главе диссертации, мы считаем необходимым высказать некоторые критические замечания. В классификации жизненных форм представителей сем. *Celastraceae*, основанной на системе И. Г. Серебрякова, из 14 принятых автором секций, подгрупп и прочих разделов примеры родов или видов с соответствующими биоморфами приведены лишь для 5 (С. 68-69). На С. 67 и С. 72 автор утверждает, что в соответствии с классификацией Х. Раункиера (1934), все виды *Celastraceae* являются фанерофитами. При этом *Euonymus nana* Vieb. и *Pachistima myrsinites* Raf. названы кустарничками (С. 66, 67, 69). Очевидно, что низкорослые кустарнички в системе Раункиера должны быть отнесены к хамефитам, а не фанерофитам. Автор отмечает корреляцию анатомического строения черешков видов *Celastraceae* с жизненными формами и условиями роста растения, но разнообразие строения черешков не связано с системой семейства. Не сказано даже, чем именно поперечные срезы черешков падубовых отличаются от таковых бересклетовых.

Пятая глава диссертации посвящена оценке таксономической значимости морфологических признаков в пор. *Celastrales*. И. А. Савинов назвал признаки, редко встречающиеся у представителей порядка и характеризующие отдельные семейства, подсемейства, трибы, в некоторых случаях – роды и виды. Также перечислены признаки, часто встречающиеся у *Celastrales* и характеризующие сам порядок и семейство *Celastraceae*. Автор привёл списки апоморфных и плезиоморфных признаков в пор. *Celastrales*. В результате проведённого анализа И. А. Савинов выявил 57 таксономически значимых признаков бересклетоцветных: 4 признака жизненных форм и побеговых систем, 2 признака листовых серий, 6 признаков строения черешка листа, 4 признака структуры соцветий, 11 признаков структуры и морфогенеза цветка, 16 признаков структуры плода, 14 признаков структуры семян. В результате апостериорного взвешивания признаков автор диссертации составил перечни признаков-маркёров, которые являются диагностическими на уровне всего

порядка, семейств, подсемейств (для Celastraceae), триб, родов и на видовом уровне. Следует отметить, что из 14 признаков, характеризующих семейство Celastraceae и порядок Celastrales, по меньшей мере 8 (жизненная форма - невысокое дерево, дихазальные и многоцветковые соцветия (см. С. 262), синкарпный гинецей и 4-5 гнездная завязь, 5-членный андроцей (стаминодии не в счёт), верхняя завязь, локулицидные коробочки, многослойный перикарпий, семена с эндоспермом (С. 248)) характерны и для семейства Brexiaceae. Если учесть, что не у всех бересклетовых имеется присемянник и притом цельный (2 признака из 14), то сходство между семействами Celastraceae и Brexiaceae оказывается весьма значительным. Вероятно, не меньшее сходство с семейством Celastraceae имеет и семейство Lepidobotryaceae, у представителей которого семена с присемянником. Это сходство между таксонами в отношении часто встречающихся признаков необходимо учитывать при обсуждении вопроса, следует ли сравнительно близкие к бересклетовым семейства Brexiaceae и Lepidobotryaceae включать в состав порядка Celastrales.

В шестой главе диссертации И. А. Савинов обсуждает возможность синтеза морфологических и молекулярных данных при построении филогенетической системы пор. Celastrales. Рассмотрены теоретические вопросы - понятия естественной и филогенетической систем, проблема определения таксономической значимости признака, критика кладистических методов в систематике, принципы исторических реконструкций в биологии. Автор призывает осторожно относиться к современным системам пор. Celastrales, созданным на основе анализа ядерных и хлоропластных генов, и, вместе с тем, считает, что «будущее систематики... за синтезом морфологических и молекулярных данных» (С. 184). Автор выступает за «синтез трёх моделей систем, основанных на морфологии, биохимии и генетике» (С. 185). Проблемы систематики, обсуждаемые автором в данной главе, сложны, вызывают дискуссии и часто не имеют общепризнанных решений. Спорно уже первое утверждение, открывающее главу: «Задача современной систематики состоит в установлении филогенетического родства между известными естественными группами растений или животных» (С. 178). Точнее было бы сказать, что это лишь одна из задач современной систематики. Не менее важны задачи выделения и описания систематических групп, оценки естественности групп, установленных ранее. Нет уверенности в том, что «понятие о таксономических признаках в современной систематике зародилось в работах Дж. Симпсона... и Э. Майра» (С. 179). По свидетельству историка биологии А. В. Куприянова, само словосочетание «taxonomic character» (таксономический признак) используется в научной литературе по крайней мере с конца 19-го в. и это легко проверить в интернете, используя инструмент Google: <http://ngrams.googlelabs.com/graph?content=taxonomic...> Обсуждая вопрос о числе признаков, используемых в систематике, автор сочувственно пересказывает мнение А. К. Тимонина (1998), о том, что «строго научная систематика возможна только при сведении до минимума числа учитываемых признаков» (С. 180). Без оговорок этот тезис нельзя признать правильным. В кладистических исследованиях специалисты стремятся учесть по возможности

большее число морфологических признаков: вряд ли на этом основании мировое научное сообщество признает кладистический метод систематики не строго научным. Далее, в молекулярно-таксономических исследованиях положение каждого нуклеотида в исследуемых генах является признаком и число таких анализируемых признаков огромно, по сравнению с числом признаков в традиционных исследованиях, использующих сравнительно-морфологический метод. Едва ли на этом основании можно сделать вывод, что молекулярно-таксономические исследования лежат за пределами «строго научной систематики». Обсуждая недостатки кладистических методов в систематике, И. А. Савинов пишет: «Не выдерживает критики и подход, связанный с определением родства таксонов по синапоморфиям (общему апоморфному сходству) Farris, что максимально сближает кладистику с нумерической таксономией» (С. 182). Это утверждение резко контрастирует с высказанным в предыдущей главе диссертации мнением о том, что «группировать естественные таксоны можно только на основе синапоморфий» (С. 172). То, что в кладистических исследованиях при использовании метода максимальной парсимонии применяются формулы, конечно, не сближает кладистику с нумерической таксономией, ибо, например, показатель согласованности в кладистике и любой коэффициент сходства в нумерической таксономии содержательно различны. Наконец, не понятно, почему автор считает равно важными модели систем, созданных на основе сравнительной морфологии, хемо- и геносистематики (С. 181, 185). Традиционные системы и системы, основанные на данных молекулярной таксономии, всем хорошо известны, но затруднительно привести пример системы, основанной на данных хемосистематики, за исключением устаревшего серодиагностического «родословного дерева» растений К. Меца.

Седьмая глава диссертации посвящена таксономической ревизии критических групп порядка *Celastrales*. Автор существенно переработал систему рода *Euonymus*, предложил 2 новые комбинации в ранге секции, 2 новые комбинации в ранге ряда, описал новый ряд *Lianoides* I. Savinov. Были уточнены характеристики подродов и секций в роде *Celastrus*. Составлены характеристики основных подсемейств, триб и некоторых родов семейства *Celastraceae*. Установленные автором диагностические признаки структуры соцветий, плодов и семян будут полезны при решении спорных вопросов систематики бересклетовых. И. А. Савинов совместно с А. П. Меликяном описал новое подсемейство бересклетовых *Sarawakodendroideae* I. Savinov et Melikian, включающее роды *Brassiantha*, *Dicarpellum* и *Sarawakodendron*, предложил перенести трибу *Lophopetaleae* из подсемейства *Celastroideae* в подсемейство *Hippocrateoideae* (A. Juss.) Hook. f. Уточнён объём родов *Pterocelastrus* Meissn., *Gymnosporia* (Wight et Arn.) Hook. f., *Maytenus* Molina, *Tripterygium* Hook. f. и др. Семейства *Parnassiaceae*, *Brexiaceae* и *Stackhousiaceae* рассматриваются как самостоятельные, не входящие в состав семейства *Celastraceae*. Автор проводит кладистический анализ родственных связей между 8 таксонами (трибами и подсемействами) сем. *Celastraceae* (в качестве внешней группы взято сем. *Brexiaceae*) по методу Камина и Сокала (Camin,

Sokal, 1965). На основе проведённого анализа получена кладограмма, отражающая родство конечных групп. Был использован метод филогенетического анализа SYNAP для выяснения родственных отношений между 20 надвидовыми таксонами (секциями и рядами) *Euonymus* и получена соответствующая филогенетическая схема (С. 387). Также метод SYNAP был применён для уточнения таксономического положения родов *Brassiantha*, *Dicarpellum* и *Sarawakodendron* относительно трибы Lophopetaleae Loes. и подсемейства Hippocrateoideae (A. Juss.) Hook. f.; отношения между исследованными таксонами отражены на филогенетической схеме (С. 385).

Можно только приветствовать желание автора применять в своём систематическом исследовании кладистический метод и метод SYNAP. Однако полученные результаты заслуживают критического разбора. В обсуждении кладистического исследования следовало объяснить, на каком основании и почему был произведён выбор части триб и подсемейств сем. Celastraceae, а не исследованы все трибы и подсемейства. Не обсуждён выбор сем. Brexiaceae в качестве внешней группы. Анализируя полученную кладограмму (С. 385), автор ничего не говорит о синапоморфиях клады, в которую входят трибы Cassineae Loes. и Perrottetieae Loes. Также ничего не сказано о кладе, включающей, наряду с Cassineae и Perrottetieae, подсемейство Tripterygioideae Loes. и подсемейство Siphonodontoideae L. Croizat (род *Siphonodon* W. Griffith). Про кладу, включающую трибы Euonymeae Loes. и Celastreae Loes., сказано лишь, что представители этих 2 триб обладают «многими плезиоморфными признаками» (С. 218). Известно, что клады выделяют по синапоморфиям, а не по «многим плезиоморфным признакам». Таким образом, представленное обсуждение кладограммы нельзя признать детальным и полным. Обсуждая результаты исследования таксономического положения родов *Brassiantha*, *Dicarpellum* и *Sarawakodendron* методом SYNAP, автор пишет: «... триба Lophopetaleae является близкородственной к подсем. Hippocrateoideae; а три указанных выше рода представляют собой самостоятельную линию эволюции бересклетовых» (С. 218-219). Однако на схеме (С. 385) род *Dicarpellum* образует общую кладу с родом *Sarawakodendron*, а род *Brassiantha* образует свою отдельную кладу. То есть, никакой «самостоятельной линии эволюции», включающей все 3 рода, на схеме нет. Не ясно, на каком основании объединены роды *Dicarpellum* и *Sarawakodendron*, ибо у них нет ни одного общего признака, за исключением признака 2 (утраты саркотесты в семенах), но этот признак является общим для всех анализируемых таксонов, в том числе трибы Lophopetaleae и подсем. Hippocrateoideae. В обсуждении филогенетической схемы сказано, что роды *Brassiantha*, *Dicarpellum* и *Sarawakodendron* характеризуются наличием присемянника (С. 219), но этот признак не был учтён в исследовании по методу SYNAP и не отмечен на схеме (см. С. 385).

Особого разбора заслуживает трактовка автором закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова. В 7-й главе диссертации читаем: «Сравнение структуры перикарпия у своеобразной группы гиппократеевых (Hippocrateoideae) с другими подсемействами бересклетовых (на основании закона гомологических рядов Н.И. Вавилова) позволило нам

установить, что и в других группах наблюдается столь своеобразное строение стенки плода (крупные группы склереид в мезокарпии, 1-2-слойный эндокарпий), а также наличие многослойной, но хорошо дифференцированной семенной кожуры» (С. 219). Весьма спорно, что появление особенной структуры перикарпия или хорошо дифференцированной семенной кожуры у родов из разных подсемейств семейства *Celastraceae* можно считать примером проявления закона гомологических рядов Н. И. Вавилова. В схеме, иллюстрирующей проявление закона, Н. И. Вавилов (1987) обозначал радикалы (специфические различия) родственных родов как G1, G2, G3, радикалы (специфические различия) линнеонов (видов) в составе этих родов как L1, L2, L3, отдельные варьирующие признаки как (a + b + c + ...), различные выражения этих признаков как a1, a2, a3, a4..., b1, b2, b3, b4 Если бы строение стенки плода или степень дифференциации семенной кожуры варьировали так же, как окраска чешуй или степень развития остей у злаков, то мы вправе были бы ожидать внутривидовую изменчивость по этим признакам, например, наличие крупных, средних, мелких групп склереид в мезокарпии и отсутствие склереид в мезокарпии у одного вида. Однако строения перикарпия – мало изменчивый, константный признак, который является, скорее, радикалом линнеонов (видов) или даже родов. Н. И. Вавилов не обсуждал вопрос о существовании параллельных или гомологических рядов радикалов видов в близких родах или радикалов родов в близких семействах. Примеры параллельной изменчивости в отдалённых семействах, которые приводит Вавилов, тоже касаются варьирующих признаков, а не радикалов. Представление о том, что и сами радикалы могут быть изменчивы, не разделялось Н. И. Вавиловым и было высказано позднее, в работах других авторов, например, у С. В. Мейена (2007). Поэтому вывод о том, что названные автором диссертации признаки перикарпия и семенной кожуры, которые встречаются у разных не близкородственных родов *Celastraceae*, распределены в соответствии с законом гомологических рядов, представляется нам неправомерным. Вышесказанное касается и «параллелизма» в анатомическом строении черешка листьев (С. 40), т.к. типы структуры черешка тоже скорее являются радикалами в смысле Н. И. Вавилова.

В восьмой главе диссертации представлена обработка сем. *Celastraceae* флоры России и сопредельных стран. Автор критически проанализировал обширную литературу, посвящённую бересклетовой рассматриваемой территории. Предложены оригинальные ключи для определения 2 родов и 18 видов сем. *Celastraceae*, уточнено распространение некоторых видов *Euonymus* в России, обсуждена возможность использования категорий подвида и разновидности для описания полиморфизма у *E. europaea* L. s.l. Оригинальные данные о типах местообитаний, характерных для того или иного вида, получены на основе наблюдений автора в природе. Положительно оценивая представленную обработку сем. *Celastraceae* флоры России и сопредельных стран, отмечая её оригинальность и высокий уровень выполнения, укажем на замеченные нами недостатки. В ключе для определения родов *Celastraceae* флоры России (роды *Euonymus* и *Celastrus*) автор не противопоставляет в тезе и

антитезе некоторые признаки: признаку *Celastrus* «растение двудомное» нет противопоставления «растение однодомное» у *Euonymus*, признаку *Celastrus* «цветки бокальчато-колокольчатые, раздельнополые» нет противопоставления по форме венчика и полу цветков *Euonymus*, есть указание на то, что присемянник *Celastrus* мясистый, но не указана консистенция присемянника *Euonymus* (С. 221). Автор отмечает, что описанный из Крыма вид *E. pubescens* Stev. «очень близок к *E. velutina* Fish. et Mey. из Кавказа и Средней Азии» (С. 226). Однако *E. velutina* признан в диссертации в качестве вида, а *E. pubescens* не вполне логично сведён в синонимы к *E. europaea*. Наконец, не следует, как уже было отмечено, в название гибридного вида *Euonymus miniata* Tolm. включать значок «х», который используют для обозначения межвидовых гибридов (С. 237-238).

В девятой главе диссертации изложены результаты сравнительно-карпологического анализа некоторых представителей семейств Aquifoliaceae, Phellinaceae Takhtajan, Icacinaceae Miers, Sphenostemonaceae P. van Royen et Airy Shaw, Cardiopteridaceae Blume, Brexiaceae, Celastraceae, Goupiaceae Miers, Lophorhynchaceae H. Pfeiffer, Stackhousiaceae, Salvadoraceae Lindley и Corynocarpaceae Engler, которые ранее были включены в состав пор. Celastrales А. Л. Тахтаджяном (1987). Определённое сходство в строении плодов и семян (например, битегмальные семена) у представителей семейства Celastraceae имеются только с семействами Brexiaceae, Goupiaceae и Stackhousiaceae. Карпологические данные, по мнению И. А. Савинова, свидетельствуют о гетерогенности порядка Celastrales в объёме, принятым А. Л. Тахтаджяном в системе 1987 г. В соответствии с системами APGII (2003) и APGIII (2009) эти семейства нашли своё место в порядках Aquifoliales, Brassicales, Celastrales, Cucurbitales и Malpigiales. Следует отметить, что И. А. Савинов изучал строение плодов и семян икациновых на примере *Citronella vitiensis* R.A. Howard и *Medusanthera vitiensis* Seem., однако по современным представлениям оба рода не входят в состав сем. Icacinaceae s.str.: род *Citronella* D. Don относят к сем. Cardiopteridaceae, а род *Medusanthera* Seem. – к сем. Stemonuraceae (M. Roem.) Kårehed. Согласно APGII оба семейства являются сестринскими и входят в состав порядка Aquifoliales.

В десятой главе диссертации обсуждаются важные теоретические проблемы. Обсуждены основные модусы морфологической эволюции в пор. Celastrales, роль дифференциации побегов, редуционных процессов, развития вегетативной подвижности в эволюционном изменении жизненных форм бересклетовых, значение явления олигомеризации в эволюции фертильных структур. Обсуждено формирование жизненной формы древесной лианы в 3 подсемействах бересклетовых, указаны признаки лиан, адаптивные к окружающей их среде. Подробно рассмотрена структурная эволюция соцветий в пор. Celastrales, выделены 2 основных варианта перестройки цветоносных побегов. Проведено сравнение строения цветка у представителей семейства Celastraceae и родов *Brexia* и *Parnassia*, выявлены определённые тенденции в эволюционном развитии цветка в пор. Celastrales. Обсуждены направления структурной эволюции плодов и семян представителей пор. Celastrales,

предложены схемы, отражающие возможные направления структурной эволюции плодов и мясистых покровов семян у представителей сем. Celastraceae. Автор считает, что исходным типом распространения диаспор у бересклетовых была эндозоохория, а производными типами являются синзоохория, эпизоохория, гидрохория, анемохория и мирмикохория. Обсуждено значение явлений параллелизма и конвергенции в эволюции жизненных форм, особенностей строения цветков, плодов и семян у представителей пор. Celastrales и сем. Celastraceae. Проведён анализ географического распространения представителей семейств Brexiaceae, Lepidobotryaceae, Parnassiaceae, Celastraceae и Stackhousiaceae в соответствии со схемой флористического районирования А. Л. Тахтаджяна (1978). Благодаря проведённому анализу автор установил 3 главных центра разнообразия семейства Celastraceae: 1) Восточная и Юго-Восточная Азия и Австралия, 2) Восточная и Юго-Восточная тропическая Африка и Мадагаскар, 3) Центральная и Южная Америка. На основе анализа географического распространения бересклетовых была разработана классификация типов ареала представителей семейства. Типы ареала сгруппированы по географическим элементам (хорологическим группам). И. А. Савинов проводит сравнительно-исторический анализ происхождения и расселения представителей пор. Celastrales. Сделан вывод о проникновении бересклетовых на Дальний Восток России в раннем - среднем миоцене из Восточной Азии и о том, что во флорогенетическом отношении виды *Euonymus* являются молодыми элементами во флоре северной Азии и Европы. Обсуждён круг возможных предков пор. Celastrales, в качестве вероятных предков названы порядки Saxifragales и Rosales.

В данной главе также есть спорные или неточные утверждения. Автор считает, что «у *Brexia* и *Parnassia* цветки 5-членные, 5-циклические, и наблюдается нарушение принципа чередования» (С. 264), а на С. 96 автор пишет, что цветок *Brexia* «содержит 5 свободных тычинок, в одном кругу с 5 рожковидными стаминодиями». Значит, цветок *Brexia* 4-цикличный, а не 5-цикличный. На С. 273 автор утверждает, что, согласно последней ревизии (Schatz, Lowly, 2004), в роде *Brexia* насчитывается 8 видов, а на С. 200 пишет, что согласно той же ревизии семейство Brexiaceae включает 11 видов. По нашим сведениям, в семействе Brexiaceae 11 видов. И.А Савинов пишет: «Думаю, что для установления круга близкого родства *Parnassia* нет необходимости заглядывать в структуру её ДНК, ведь о выявлении параллелизмов и конвергенций на генетическом уровне мы знаем слишком мало, а достаточно просто посмотреть на облик целого растения и внимательно рассмотреть цветок белозора и, скажем, камнеломки» (С. 272). Эта фраза, возможно наиболее яркая и запоминающаяся в диссертации, должна восприниматься с определённым скепсисом. Во-первых, если уж нашлись исследователи, заглянувшие в структуру ДНК *Parnassia*, то не следует игнорировать данные их исследования. Во-вторых, выдающийся систематик А. Л. Тахтаджян в системе 1987 г. включил в пор. Celastrales 12 семейств не просто взглянув на облик их представителей и внимательно изучив строение

цветка, но приняв во внимание большой комплекс признаков, включая тип соцветий, строение пыльцевых зёрен, гинецея, семязачатков, тип эндосперма и т.д. О том, как пересмотрен объём порядка Celastrales в настоящее время лучше всего свидетельствуют системы растений APG и диссертация самого И. А. Савинова, оставившего в порядке одно семейство - Celastraceae.

В конце диссертации И. А. Савинов представил 9 выводов, полно и точно отражающих результаты проведённого исследования. Сомнение вызывает лишь часть вывода 4: «...Своеобразные дробные плоды представителей семейства Stackhousiaceae, распадающиеся на замкнутые односеменные перикарпии, не гомологичны дробным плодам – коробочками некоторых Celastraceae, мерикарпии которых многосеменные (или двухсеменные) и незамкнутые с брюшной стороны» (С. 289-290). Безусловно, дробные плоды представителей семейства Stackhousiaceae гомологичны дробным плодам и иным плодам некоторых Celastraceae, ибо происходят из ценокарпного гинецея цветков 2 близких семейств. Другое дело, что произошли эти дробные плоды независимо, что можно рассматривать как пример параллелизма. Как заметил С.В. Мейен: «...Понятие гомологии в ботанике отражает (как и родственное отношение) только меру некоторой структурной и исторической связи между частями, а не некое абсолютное соответствие частей» (2007, С. 203).

К сожалению, в тексте диссертации встречаются неудачно сформулированные фразы, например: «Нет ничего удивительного в том факте, что при всей поливариантности жизненных форм среди разных видов бересклетов, наличия у них прямостоячих, стелющихся и лазающих побегов, что само по себе говорит о больших потенциях их обладателей, в конечном итоге привело в одной группе к возникновению настоящих лиан» (С. 261). Текст диссертации кажется неотшлифованным, в нём немало опечаток. Слово «стаминодий» - мужского рода, поэтому в родительном падеже множественного числа следует писать «стаминодиев» (С. 97, 170, 272). В некоторых случаях неточно указаны авторы таксонов или допущены ошибки в написании имён авторов, например следует писать *Corynocarpus laevigata* J.R. Forst. et G. Forst., а не *Corynocarpus laevigata* Forst. (С. 13), *Paxistima myrsinites* (Pursh) Raf., а не *Paxistima myrsinites* (Pursh.) Raf. (С. 51), *Ptelidium ovatum* Poir., а не *Ptelidium ovatum* Pain (С. 268). Не следует называть автора типового подсемейства Celastroideae Loes., ибо это автоним (С. 186). Честь И. А. Савинову делает исчерпывающий список благодарностей: он не забыл никого из учителей, помощников и консультантов. Это тем более приятно, что, к сожалению, не всегда в научных работах бывают должным образом отмечены люди, оказавшие то или иное содействие авторам работ.

Высказанные нами замечания не могут повлиять на общую высокую оценку данной диссертации. В результате проведённой И. А. Савиновым научной работы получены оригинальные данные, имеющие большое теоретическое значение. Предложена новая система порядка Celastrales, из которого исключены семейства Brexiaceae, Parnassiaceae и Stackhousiaceae. Существенно переработаны системы некоторых родов семейства Celastraceae. Монофилетическим и монотетическим таксоном признано подсемейство

Tripterygioideae. Семейство Celastraceae обработано для «Флоры России», составлены определительные ключи, все виды типифицированы. Уточнено положение в системе семейства Celastraceae отдельных видов и родов. Показаны возможные направления эволюции жизненных форм, соцветий, плодов и семян в семействе Celastraceae.

Практическое значение диссертации определяется возможностью использования её материалов в преподавании теоретических курсов по систематике растений в высших учебных заведениях, а также в таксономических исследованиях.

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

Автореферат полностью соответствует содержанию диссертации, её основные положения опубликованы в 66 работах, в том числе 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, Иван Алексеевич Савинов, заслуживает присуждения учёной степени доктора биологических наук.

Отзыв составлен доцентом кафедры ботаники биолого-почвенного факультета СПбГУ, к.б.н. Ю. А. Иваненко.

Отзыв рассмотрен и утверждён на заседании кафедры ботаники биолого-почвенного факультете Санкт-Петербургского государственного университета протокол № 2 от 13.09.2011 г.

Заведующий кафедрой ботаники СПбГУ,
Доктор биологических наук
А. А. Паутов



Доцент кафедры ботаники СПбГУ, к.б.н.
Ю. А. Иваненко

