

ВІДГУК

офіційного опонента на дисертаційну роботу Цимбалюк Зої Миколаївни "Паліноморфологічні особливості порядку Lamiales L.: філогенетичне значення та напрямки еволюції", подану до спеціалізованої вченої ради Д 26.211.01 Інституту ботаніки імені М.Г.Холодного НАН України для здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю "03.00.05 – ботаніка"

Дисертаційна робота З.М.Цимбалюк присвячена паліноморфології дуже великого за обсягом у сучасних системах порядку Lamiales, який об'єднав представників декількох порядків трубкоцвітих дводольних класичних філогенетичних систем покритонасінних середини XX століття. Традиційні для домолекулярної ери філогенетичної систематики погляди на межі родин і порядків трубкоцвітих склались переважно на підставі аналізу діаграм квітки, карпологічних ознак, морфології суцвіть та особливостей вегетативних органів. Знаково, що ці комплекси ознак дуже сталі і мало змінні у групі, про яку йдеться, а межі об'єднаних нею таксонів майже не викликали сумнівів, щонайменш на родинному рівні.

Революція у систематиці покритонасінних, пов'язана із широким використанням філогенетичних реконструкцій за молекулярно-генетичними даними, принесла результати, які умовно можна поділити на наступні групи. Першу складають підтвердження вже широко визнаних або обговорюваних, але ще недостатньо обґрунтованих таксономічних рішень. Другу – принципово нові таксономічні рішення, які знайшли підтвердження на множині немалекулярних даних. Третю – неочікувані філогенетичні гіпотези, які, наприклад, вимагають дезінтеграції явно природних таксонів або зближують явно неспоріднені групи.

На тлі таких загальних тенденцій у сучасній філогенетичній систематиці покритонасінних "дезінтеграція родини Scrophulariaceae s.l." створила проблему, до другої чи то до третьої групи результатів філетичного аналізу слід віднести таку дезінтеграцію. Верифікація чи фальсифікація нових таксономічних рішень об'єктивно ускладнена однорідністю класичних морфологічних ознак у групі. Тому надзвичайну актуальність дисертаційному дослідженню З.М.Цимбалюк надає не лише вибір таксонів для вивчення, але й множина ознак, які традиційно не слугували їхньому структуруванню у філогенетичній систематиці – дані паліноморфології.

В цілому дисертація З.М.Цимбалюк побудована за класичною і стандартною схемою. Вона містить вичерпний огляд наявних публікацій з паліноморфології представників порядку Lamiales. Він дозволив критично та об'єктивно оцінити таксономічну неповноту дослідження різноманітності пилкових зерен і запланувати набір таксонів для спеціального дослідження, зокрема з території України. Окрім того, оцінена

методична довершеність публікацій попередників та виявлені існуючі лакуни у паліноморфологічних описах.

Аналіз літератури із таксономії та філогенетики Lamiales вичерпний на рівні регіональних флористичних зведень, таксономічних обробок родин, внутрішньородинних таксонів та проблемних родів. Для аналізу поглядів на положення таксонів у загальній філогенетичній системі за основу використані пізні системи А.Л.Тахтаджяна, у тому числі і її самий останній варіант. Він критично і повно порівняний із системами, побудованими за даними молекулярної філогенетики, у тому числі із переліками визнаний APG родин та порядків.

Огляд публікацій попередників завершується обґрунтованим висновком про достатню різноманітність пилкових зерен Lamiales для тестування висловлених гіпотез щодо таксономічного розчленування цієї групи.

У розділі, присвяченому матеріалу та методикам власних досліджень, не лише підтверджена об'єктивність і достатність дослідженого матеріалу та адекватність і повнота застосованих методик (стандартної світлової та скануючої електронної мікроскопії). Цей розділ дозволяє оцінити величезний обсяг покладеного в основу висновків дисертанта матеріалу, яка власноруч дослідила пилові зерна 327 видів, що представляють 107 родів з 14 родин порядку Lamiales. Високий її фаховий рівень підтверджує співставлення власних даних із результатами попередньо досліджених пилових зерен представників 300 родів із 15 родин. У сукупності ці відомості дозволяють вважати фактичний матеріал, що використаний З.М.Цимбалюк достатньо репрезентативним для вирішення сформульованих нею завдань дослідження.

Цілком самоцінним розділом роботи є дослідження паліноморфології представників порядку Lamiales, яке навіть саме по собі може розглядатись як підстава для присудження ступеня доктора біологічних наук. На підставі оригінальних даних і методичних підходів у пилових зерен представників цієї групи виділено 13 типів простої та 19 типів складної структури екзини. За сукупністю ознак встановлено 21 паліногрупу (із 84 підгрупами), які розподілені за 7 палінотипами. Підхід автора характеризує абсолютна термінологічна точність та послідовність використання класифікаційних підходів. Критичний аналіз дозволив визначити, за якими ознаками неможливо чітко провести межу між родинами. Виділені своєрідні за паліноморфологією триби та роди із унікальними особливостями пилових зерен. Усі узагальнення цього розділу нові для науки. Вони не тільки важливі для розвитку теорії систематики дводольних покритонасінних, але знайдуть використання у наступних поглиблених таксономічних опрацюваннях окремих груп. Окрім того, вони створюють базу для практичних

досліджень із застосуванням методик спорово-пилкового аналізу, оскільки базуються на енциклопедично вивченому та узагальненому фактичному матеріалі.

У подальших розділах дисертаційного дослідження паліноморфологічні факти, встановлені автором, та отримані узагальнення використані для тестування класичних систем і молекулярних філогенетичних гіпотез. Сама організація тексту дуже оригінальна і логічна. Завдяки чітко структурованому підходу, З.М.Цимбалюк спромоглась реалізувати здавалося б фізично неможливе за величезного обсягу групи завдання – співставити класичні і молекулярні підходи до систематики таксонів Lamiales та побудувати еволюційно-морфологічні ряди ознак їхніх пилкових зерен.

Проаналізована паліноморфологія 10 найбільш критичних та багатих видами родів із окреслених за сучасними принципами родин Plantaginaceae, Scrophulariaceae та Orobanchaceae: *Plantago*, *Veronica*, *Digitalis*, *Linaria*, *Scrophularia*, *Verbascum*, *Rhinanthus*, *Pedicularis*, *Melampyrum*, *Orobanche*. Очікувано обгрунтована гетерогенність роду *Plantago*, доведена суперечливість класичних систем роду та більша відповідність ознак пилкових зерен молекулярним філогенетичним гіпотезам. Натомість класичні системи роду *Veronica* краще за новітні узгоджуються із даними паліноморфології. Паліноморфологічні дані на даному етапі не дозволяють ефективно тестувати гіпотези щодо структури *Digitalis*, зокрема завдяки високій гетерогенності роду. Підтверджена гомогенність *Linaria* та обгрунтованість класичних систем роду. У більш гетерогенних родах *Scrophularia*, *Verbascum*, *Rhinanthus* і *Orobanche* паліноморфологія дозволить уточнити внутрішньородову систематику. Класичні системи родів *Pedicularis* і *Melampyrum* найгірше узгоджуються із даними паліноморфології. Доведено, що на родовому рівні структура пилкових зерен ефективно тестує таксономічні та філогенетичні гіпотези.

Виділені у класичних системах триби в родинях Plantaginaceae, Scrophulariaceae та Orobanchaceae співставлені із неформальними кладами у їх межах, встановленими за результатами молекулярних філогенетичних реконструкцій. В цілому дані паліноморфології краще узгоджуються із останніми, а серед класичних систем – із останньою системою А.Л.Тахтаджяна. Хоча це і не повинно дивувати, оскільки цей варіант системи найбільш повно врахував висновки молекулярної систематики.

В межах родин Plantaginaceae, Scrophulariaceae та Orobanchaceae ознаки пилкових зерен накладені на деталізовані фрагменти кладограм, отриманих методами філогенетичних реконструкцій за молекулярними даними. Для кожної із родин висловлені гіпотези щодо предкових типів та напрямків еволюції пилкових зерен. Про неформальність, глибину еволюційно-морфологічного аналізу свідчить використання

автором антекологічної аргументації запропонованих еволюційних схем у тих випадках, коли це було можливим.

У заключному розділі дисертації здійснений порівняльно-морфологічний аналіз представників порядку Lamiales у обсязі світової флори. В цілому він узгоджується із прийнятими APG на підставі переважно молекулярно-філогенетичних реконструкцій кладограмами порядку. Але положення родин Retziaceae та Avicenniaceae поставлене під сумнів, чому можна знайти обґрунтування і в класичній морфології. Окремо оцінена діагностична значущість паліноморфологічних ознак родин і родів, прийнятих у стандартизованій системі покритонасінних України, запропонованій С.Л.Мосякіним. Ці узагальнення дуже важливі для практичних досліджень із застосуванням спорово-пилкового аналізу.

Висновки дисертаційної роботи З.М.Цимбалюк повністю обґрунтовані достатньо репрезентативним фактичним матеріалом, глибоким аналізом публікацій попередників. Їхнє обґрунтування логічно послідовне, а формулювання дуже коректне, виключає необґрунтовані твердження. Окрім значного обсягу абсолютно нової фактичної інформації та суто паліноморфологічних узагальнень, робота у цілому є мабуть першим дослідженням, у якому на рівні порядку великого обсягу проведено тестування новітніх молекулярно-генетичних реконструкцій на множині нових немoleкулярних даних. Ця робота відкриває новий підхід у філогенетичній систематиці Lamiales і обґрунтовує новий напрямок у філогенетичній систематиці дводольних покритонасінних. Викладені у роботі факти та теоретичні узагальнення в майбутньому будуть використані у таксономічному опрацюванні окремих груп Lamiales. Вони важливі для практичних досліджень із використанням спорово-пилкового аналізу в геології, палеокліматології та палеоекології.

Слід зазначити і деякі недоліки роботи, яких варту було уникнути під час її виконання:

1. В огляді положення таксонів сучасного порядку Lamiales було доцільним розглянути всі основні класичні системи середини XX століття, що дозволило би більш наочно окреслити внесок новітніх підходів у філогенетичну систематику групи. Із цієї причини не дуже вдало у якості своєрідного еталону для порівняння використовувати останній варіант системи А.Л.Тахтаджяна, оскільки він значною мірою врахував досягнення молекулярної систематики.

2. Для більшої об'єктивності і наочності було би корисним за допомогою методів побудови сучасних філогенетичних реконструкцій реконструювати філогенію Lamiales лише за даними паліноморфології. Обсяг фактичних даних автора та різноманітність ознак дозволив би це зробити. Це примусило би автора формалізувати ознаки пилкових зерен у

придатну для філетичних реконструкцій форму. Співставлення паліноморфологічних і молекулярних кладограм мало би високу цінність.

3. Автором не завершена еволюційна оцінка паліноморфологічних ознак Lamiales, хоча окремі її фрагменти розкидані у тексті роботи. Доцільно було би навести перелік плезіоморфних ознак та специфічних для основних еволюційних гілок синапоморфій.

Зазначені недоліки не змінюють високої оцінки дисертаційного дослідження З.М.Цимбалюк і можуть бути використані при складанні наступних наукових програм.

Результати роботи достатньо повно викладені у наукових публікаціях високого рейтингового рівня та оприлюднені на наукових форумах. Автореферат повністю відповідає змісту роботи, хоча формулювання останнього висновку не зовсім співпадають за формою, хоча не за змістом.

Дисертаційна робота З.М.Цимбалюк є актуальним, завершеним і самостійним дослідженням, вагомим внеском у паліноморфологію і новим напрямком у філогенетичній систематиці Lamiales. Високий ступінь його новизни визначають значний обсяг вперше отриманих нових фактів, самостійних узагальнень щодо різноманіття паліноморфологічних ознак у дослідженій групі, новизною підходу у співставленні філогенетичних систем, побудованих за морфологічними ознаками і молекулярно-філогенетичними реконструкціями. Висновки дисертації глибоко обгрунтовані фактами, логічні і коректно сформульовані. Робота прекрасно оформлена. Викладене дозволяє мені стверджувати, що дисертація З.М.Цимбалюк "Паліноморфологічні особливості порядку Lamiales L.: філогенетичне значення та напрямки еволюції" повністю відповідає вимогам ДАК МОН України, зокрема "Порядку присудження наукових ступенів і звань" від 24 липня 2013р., які висуваються до робіт на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю "03.00.05 – ботаніка", а її автор заслуговує його присудження.

06.10.2016р.

Офіційний опонент
завідувач кафедри ботаніки
Східноєвропейського національного університету
імені Ієси України
доктор біол. наук, професор



[Handwritten signature]
С.О.
[Handwritten signature]

С.О.Волгін