

ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

**доктора биологических наук Казниной Натальи Мстиславовны на диссертацию
Нестерова Виктора Николаевича на тему «Экофизиологические механизмы
реализации адаптивных стратегий галофитов», представленную на соискание
ученой степени доктора биологических наук по научной специальности**

1.5.21. Физиология и биохимия растений

Актуальность исследований. Засоление почв является глобальной проблемой, остро стоящей во многих регионах мира. Известно, что почти 9% территории планеты имеют высокий уровень засоления, и площадь засоленных территорий постоянно увеличивается. Во многом это связано с возрастающим антропогенным воздействием на природную среду, а также с глобальным изменением климата. Высокое содержание солей в почве отрицательно сказывается на жизнедеятельности и продуктивности большинства видов растений, и лишь солеустойчивые виды (галофиты) успешно произрастают на засоленных почвах. На сегодняшний день накоплен довольно обширный материал, касающийся механизмов устойчивости галофитов к засолению. Обнаружен целый ряд морфологических, анатомических, физиолого-биохимических и молекулярно-генетических механизмов, лежащих в основе высокой солеустойчивости этих видов. Известно также, что солеустойчивость растений напрямую связана с процессами, происходящими на биологических мембранах, структурной основой которых являются липиды. И именно липидам отводится ведущая роль в регулировании текучести мембран – важнейшего свойства, обеспечивающего многие клеточные функции растительного организма. Однако целый ряд вопросов связанных с механизмами реализации адаптивных стратегий галофитов, изучен довольно слабо. В том числе, исследования липидного состава и связанных с ним физиологических процессов у галофитов. Работы по этой теме единичны. Вместе с тем изучение механизмов устойчивости галофитов к засолению, действующих на уровне физиолого-биохимических процессов, имеет не только научный интерес, но и большую практическую значимость, в том числе с точки зрения возможного их использования в ремедиации засоленных почв. Исходя из вышеизложенного актуальность представленной работы не вызывает сомнения.

Научная новизна и практическая значимость. В ходе проведенных исследований В.Н. Нестеровым впервые выявлены экофизиологические закономерности изменения адаптивных стратегий галофитов, связанных с регуляцией солевого обмена. При этом учитывался тип фотосинтеза, характерный для данного вида растений. В зависимости от стратегии солеустойчивости и типа фотосинтеза обнаружены механизмы структурно-

функциональной адаптации растений, действующие на разных уровнях организации. Доказано, что липидный компонент мембран является одним из ключевых элементов адаптации растений при их «продвижении» по градиенту засоления. Автором впервые обнаружены липидные рафты в хлоропластах и митохондриях галофитов и показано их участие в клеточном ответе растений на воздействие высоких концентраций хлорида натрия. Кроме того, в ходе работы установлена взаимосвязь климатических условий и физиолого-биохимических параметров галофитов, определяющих хозяйственно-ценные свойства. Выявленные закономерности вносят заметный вклад в понимание механизмов устойчивости галофитов к высоким концентрациям солей в почве, что предоставляет возможность применять их в ремедиации засоленных территорий, а также при разработке технологий выращивания солеустойчивых растений в качестве масличных и энергонасыщенных культур. Полученные в ходе исследования результаты могут быть рекомендованы преподавателям вузов для использования при чтении курсов и спецкурсов по физиологии растений, экологической физиологии растений и экологии.

Степень обоснованности научных положений и выводов, сформулированных в диссертации, их достоверность. Основные положения и выводы, сделанные автором, научно обоснованы и достоверны. Степень обоснованности результатов обусловлена большим количеством изученных видов растений из разных семейств, большим объемом экспериментов с привлечением разных методических подходов и методов, адекватных поставленной цели исследований. Достоверность полученных данных доказана результатами статистической обработки. Идея работы, а также выдвинутые в ней задачи базируются на обобщении имеющихся в литературе сведений по обсуждаемой проблеме. Основные положения диссертации доложены и обсуждены на многочисленных конференциях разного уровня. По материалам диссертации опубликована 31 работа, в том числе 1 статья из перечня журналов, рекомендованных ВАК, 10 публикаций из перечня изданий ВАК-МБД, 11 статей из перечня изданий Web of Science и Scopus, 9 из которых относятся к Q1 и Q2 WoS, напечатана глава в монографии, разработана методика выделения липидных рафтов из эндомембран клеток листьев растений.

Структура диссертационной работы В.Н.Нестерова традиционна. Она состоит из введения, обзора литературы, описания объектов и методов исследования, результатов и их обсуждения, заключения, выводов и списка литературы. Работа изложена на 273 страницах, содержит 25 таблиц и 98 рисунков. Список литературы включает 518 источников.

Во введении автор доказывает актуальность темы своего исследования, обозначает цель и задачи работы, ее научную новизну, теоретическую и практическую значимость. В этом же разделе представлены положения, выносимые на защиту, апробация работы и публикации по теме диссертации, указаны структура и объем диссертационной работы.

Обзор литературы включает 4 подглавы. В обзоре затрагивается проблема засоления почв, указываются экологически специализированные группы растений с точки зрения их отношения к засолению, дается биоэкологическая характеристика галофитов. Анализ имеющихся по этой теме сведений позволил автору говорить об экологической полиморфности галофитов, основанной на многообразии адаптивных стратегий, сформированных в ходе эволюции и естественного отбора. Подробно описываются структурно-функциональные особенности галофитов, обеспечивающих им возможность произрастать на сильно засоленных почвах. Повышенное внимание уделяется адаптации растений с разным типом фотосинтеза, что оправдано в контексте данной работы. Весьма познавателен раздел, касающийся неспецифических механизмов устойчивости галофитов к засолению. Отдельная подглава посвящена роли мембран в солеустойчивости растений. Большой научный интерес представляет и обзор сведений о липидных рафтах, их структуре и физиологической роли, участии в функционировании мембран. В заключительной подглаве литературного обзора обозначен большой экологический и экономический потенциал галофитов в практике народного хозяйства. В целом, обзор литературы содержателен, базируется на большом числе литературных источников. В обзоре автор делает акцент на нерешенные задачи и проблемы, которые имеются на сегодняшний день в этой области физиологии растений.

В главе «Объекты и методы исследований» дается характеристика района исследований, перечисляются объекты исследований, описываются методы отбора проб, указываются методики, используемые в исследованиях. В конце главы дается описание методов статистической обработки данных.

Экспериментальная часть работы состоит из семи подглав. В первой подглаве автор приводит результаты изучения функциональной активности, Na-аккумулирующей способности и экологической приуроченности галофитов с разными стратегиями адаптации. Указываются изученные виды растений, относящиеся к разным группам по стратегии солеустойчивости (эугалофиты, криногалофиты и гликогалофиты), отмечается их тип фотосинтеза (C3 или C4). Даются сведения о том, при каком уровне засоления и влажности почвы произрастают галофиты, различающиеся по стратегии накопления солей. В ходе проведенных исследований автором установлена зависимость скорости фотосинтеза от оводненности тканей листа и степени засоленности почвы, которая

различается у галофитов с разной стратегией солеустойчивости. Важным результатом работы, на мой взгляд, является выявление факта меньшей устойчивости к засолению С4-видов растений в сравнении с С3-видами, несмотря на практически одинаковую их способность накапливать ионы натрия в клетках листа.

Вторая подглава посвящена изучению структурных особенностей листьев галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости и типу фотосинтеза. Отмечая важность изучения этого вопроса, автор приводит интересные данные, которые доказывают наличие у разных типов галофитов различных адаптационных изменений фотосинтетического аппарата, наблюдаемых на уровне мезоструктуры листа и ультраструктуры хлоропласта. Обнаружены также определенные различия в мезоструктуре листьев между видами растений с С3- и С4-типом фотосинтеза.

В третьей подглаве указываются особенности мембран галофитов с разной стратегией солеустойчивости и типом фотосинтеза. Автор справедливо подчеркивает, что способность клеток контролировать транспорт ионов через мембраны является фундаментальной основой адаптации растений к солевому стрессу. Вследствие этого изучение структуры и проницаемости мембран клеток листьев галофитов чрезвычайно важно с точки зрения изучения механизмов солеустойчивости. В.Н. Нестеровым получены результаты, доказывающие, что состав липидов зависит от фактора засоленности почвы и стратегии солеустойчивости растений и может играть ключевую роль при их адаптации к засолению на клеточном и субклеточном уровне организации.

Четвертая подглава посвящена изучению состава липидных рафтов хлоропластов и митохондрий галофитов, а также влиянию на них засоления. Наличие рафтов в мембране растительных клеток обнаружено относительно недавно, и исследованы они довольно слабо. В.Н. Нестеровым были проведены оригинальные исследования, которые позволили впервые обнаружить наличие липидных рафтов в мембранах хлоропластов и митохондрий у галофитов. Более того, им показано, что липидные рафты отличаются от нативных мембран устойчивостью к действию детергента, повышенной долей рафтоспецифичных липидов (стеринов) и насыщенных жирных кислот. Отмечу также, что автором обнаружена способность рафтов реагировать на засоление среды, в частности, в них увеличивается доля растительных сфинголипидов цереброзидов, что направлено на усиление жесткости и одновременно увеличение проницаемости мембран для ионов. На основании анализа полученных данных высказано предположение о том, что липидные рафты участвуют в минеральном обмене у галофитных растений. Дальнейшее изучение этого вопроса может представлять перспективное направление будущих исследований В.Н. Нестерова.

Пятая подглава посвящена изучению окислительного стресса и активности компонентов антиоксидантной защиты у галофитов. Помимо определения в клетках растений содержания малонового диальдегида (МДА) как показателя интенсивности перекисного окисления липидов, что изучают многие исследователи, автором проведен расчет содержания разных типов мембранных липидов на количество МДА. Хорошо продуманные эксперименты позволили сделать вывод о том, что клеточные мембраны истинных галофитов более стабильны и в меньшей степени подвержены окислительным процессам в условиях засоления, чем у факультативных галофитов, что, вероятно, является одним из важных механизмов их высокой солеустойчивости.

В шестой подглаве описано влияние климатических условий на продуктивность и физиолого-биохимические показатели одного из представителей эугалофитов – *Salicornia perennans* (солерос солончаковый). Отмечу, что дикорастущие виды растений в их естественной среде обитания изучаются в физиологии растений не часто, поэтому полученные В.Н. Нестеровым результаты представляют большой научный интерес. Им показано, что с увеличением температуры воздуха и повышением сухости климата у солероса снижается содержание нейтральных липидов, линолевой кислоты, а длинноцепочечных жирных кислот и линоленовой кислоты, наоборот, возрастает, что важно учитывать при разработке технологии использования этого вида растений в качестве пищевого или кормового.

В седьмой подглаве дана оценка фиторемедиационного потенциала галофитов в отношении загрязненных тяжелыми металлами почв. На основании полученных результатов, в том числе определения содержания кадмия и меди в листьях двух видов галофитов – солероса солончакового и полыни сантонинной, сделан вывод о том, что эугалофиты наряду с ионами натрия аккумулируют в листьях ионы тяжелых металлов, что предполагает их возможное использование для ремедиации загрязненных этими металлами территорий. В отличие от этого гликогалофиты эффективнее применять для озеленения участков с высоким содержанием в почве этих химических элементов.

В целом, можно отметить последовательность и логичность в описании результатов, хорошую структурированность текста этой главы диссертации, что позволяет лучше понять и оценить полученные данные.

В разделе «Закключение» автор в лаконичной форме подытоживает результаты своих исследований и представляет схему, отражающую экофизиологические механизмы реализации адаптивных стратегий галофитов. Выводы, сделанные В.Н. Нестеровым, соответствуют поставленным задачам и полностью отражают результаты исследований.

Вместе с тем к диссертации имеются некоторые **вопросы и замечания**.

1. Судя по данным, представленным в таблице 4 диссертации (табл. 1 автореферата) гликогалофиты произрастают на почвах с гораздо меньшим содержанием солей, чем криногалофиты, однако содержание натрия в листьях у них практически равное (рис. 35 диссертации, рис. 5 автореферата). При этом у криногалофитов имеется механизм уменьшения содержания натрия в клетках (выделение солей на поверхность листа с помощью желез), которого у гликогалофитов нет. Какие механизмы позволяют гликофитам защищать фотосинтетический аппарат от избытка солей и поддерживать скорость фотосинтеза на высоком уровне?

2. Возможно низкие значения скорости фотосинтеза у галофитов в дневные часы (рис. 36 диссертации) связаны в большей степени с частичным закрытием устьиц, что необходимо для снижения транспирации в условиях повышения температуры и, как следствие, сохранения оводненности тканей, а не с менее эффективной работой фотосинтетического аппарата, как указано автором (стр. 113)?

3. Из таблицы 5 диссертации (табл. 2 автореферата), где представлены характеристики гран в тилакоидной системе хлоропластов галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости, не понятно, как связан показатель «число тилакоидов в гране» с разными видами растений.

4. На чем основан вывод о том, что при «продвижении» растений по градиенту засоления в клетках возрастает роль липидов (стр. 141), если их содержание в листьях эугалофитов, произрастающих на сильно засоленных почвах, гораздо меньше, чем в листьях гликогалофитов, которые растут на менее засоленных почвах (рис. 50 диссертации)?

5. У солероса устойчивость к засолению во многом связана с механизмом транспорта избыточных ионов натрия через тонопласт в вакуоль клеток листа с участием определенных транспортных белков. Чем можно объяснить способность солероса к накоплению высоких концентраций тяжелых металлов в листьях, учитывая, что двухвалентные ионы кадмия и меди проходят через мембраны клеток с участием других белков переносчиков?

6. Выводы 1 и 2, на мой взгляд, очень общие, без конкретизации установленных фактов.

Однако в целом заданные вопросы носят уточняющий характер, а высказанные замечания не снижают общего положительного впечатления от диссертационной работы В.Н. Нестерова. Судя по объему данных, представленных в диссертации, автором проделана большая экспериментальная работа, несомненным плюсом которой является

использование большого числа видов растений дикорастущей флоры, разнообразных методов, позволяющих изучить ответные реакции растений на засоление на разных уровнях организации. Полученные диссертантом результаты представляют большой научный интерес и содержат новые сведения. Диссертация и автореферат хорошо иллюстрированы. Автореферат соответствует содержанию диссертации.

Учитывая вышеизложенное считаю, что диссертация Нестерова В.Н. полностью соответствует требованиям п.п. 9-11, 13, 14 Положения «О порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства РФ № 842 от 24.09.2013 г. (в действующей редакции), предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук, а ее автор, Виктор Николаевич Нестеров, заслуживает присуждения искомой ученой степени доктора биологических наук по научной специальности 1.5.21. Физиология и биохимия растений.

Официальный оппонент, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений Института биологии – обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук», доктор биологических наук (03.01.05- физиология и биохимия растений)

28.08.2025

Казнина Наталья Мстиславовна

Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук».

Адрес: 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, тел. (8124)774682,

e-mail: kaznina@krc.karelia.ru



Я, Казнина Наталья Мстиславовна, даю согласие на включение своих персональных данных в документы, связанные с защитой диссертации Нестерова Виктора Николаевича, и их дальнейшую обработку.