

Отзыв официального оппонента

на диссертационную работу НОХСОРОВА Василия Васильевича «Адаптивные изменения состава и содержания липидов растений криолитозоны Якутии при гипотермии», представленную к защите на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.01.05 – физиология и биохимия растений

Одной из центральных проблем фундаментальных исследований является выживание организмов в экстремальных условиях среды обитания. Она связана как с зимующими растениями, находящимися обычно в состоянии покоя, так и с вегетирующими, которые, будучи в активном состоянии, на протяжении всего вегетационного периода испытывают воздействие разнообразных факторов окружающей среды. Изучение пластичности видов приобретает особую остроту в регионах, расположенных в пограничной зоне произрастания древесно-кустарниковой растительности, к которым относится, например, территория Центральной и Северо-Восточной Якутии. Дополнительным фактором, препятствующим произрастанию здесь растительности, является то, что этот макрорегион находится в области сплошного распространения многолетней мерзлоты. Познание механизмов приспособления растений Крайнего Севера к абиотическим и антропогенным факторам может способствовать сохранению и рациональному использованию природных ресурсов, а также оптимизации хозяйственной деятельности человека и его культуры к экстремальным условиям Севера. Исследования многих авторов показывают, что в процессе длительной эволюции растения выработали большое количество защитно-приспособительных реакций, в числе которых существенную роль играет метаболизм липидов. В связи с этим, актуальность выполненной работы не вызывает сомнений. Полученные данные расширяют имеющиеся знания об участии липидов в повышении устойчивости растений при действии абиотических факторов в экстремальных климатических условиях криолитозоны. Научная новизна диссертационной работы включает в себя как теоретические, так и прикладные аспекты. В данной работе впервые изучено содержание и жирнокислотный состав липидов у растений, подвергнувшихся травматическому действию в результате, например, хозяйственного скашивания, объедания травоядными животными или других факторов повреждающего характера.

Цель представленной диссертационной работы – изучение липидного и жирнокислотного состава тканей летне- и осенневегетирующих травянистых, древесных и кустарниковых растений криолитозоны Якутии в связи с их адаптацией к низким температурам и повреждающим факторам.

Диссертационная работа В.В. Нохсорова состоит из списка сокращений (26 наименований), введения, трех глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 178 наименований (из которых 50 – на иностранных языках), изложена на 141 странице, содержит 21 таблицу, 33 рисунка.

Во Введении автор описывает актуальность поставленной темы, формулирует цель и задачи исследования, излагает основные положения, вынесенные на защиту, обосновывает научную новизну, теоретическую и практическую значимость работы, приводит общее число публикаций и список конференций, на которых были представлены полученные результаты. В автореферате данный раздел соответствует «Общей характеристике работы».

Глава 1, объемом 30 страниц, посвящена обзору литературы и состоит из четырех разделов относительно равных по объему. В первом разделе даны общеизвестные понятия онтогенеза растений, тропизмов, регенерации. Более подробно излагаются представления об устойчивости растений к действию низких температур. Во втором разделе дается общее представление о структуре мембран и составляющих их липидных компонентов, а также об участии десатураз жирных кислот в регуляции текучести мембран. В третьем разделе особое внимание уделяется публикациям, затрагивающим вопросы функциональной роли липидов в адаптации растений к холоду. В четвертом разделе автор останавливается на вопросах многолетней мерзлоты и особенностей роста и развития растений в экстремальных условиях такого рода. В пятом разделе на основании анализа литературы автор сделал ряд выводов, которые легли в основу его методологических подходов, использованных при постановке и проведении собственных экспериментальных исследований.

Вторая глава, объемом 20 страниц, содержит 3 раздела. В первых двух поочередно даны описания природных условий регионов исследования (Центральный и Северо-Восточный районы Якутии). Детально описаны особенности климата и почвы, приводятся графики изменения температуры воздуха (максимальная, средняя и минимальная), зафиксированные в период исследований: с августа по сентябрь 2013–2015 гг. (имеется ссылка на сайт), а также карта флористического районирования Якутии. В третьем разделе представлены характеристики основных объектов исследования, среди которых были как травянистые растения (однолетний овес посевной *Avena sativa* L., многолетний кострец безостый *Bromopsis inermis* Leys.), так и древесные (сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., ель сибирская *Picea obovata* Ledeb., береза плосколистная *Betula platyphylla* Sukacz. и ольха кустарниковая *Alnus fruticosa* Rupr.), произрастающие в Центральной Якутии, а также хвощ пестрый *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. и хвощ камышковый *E. scirpoides* Michx, произрастающие в Северо-Восточной Якутии. Описана схема полевого опыта и методы исследования.

Результаты собственных исследований автора и обсуждение полученных данных представлены в третьей главе.

Глава 3, объемом 60 страниц, состоит из 2-х разделов. В первом из них, включающем 5 подразделов (52 страницы), последовательно излагаются основные результаты исследований, отражающие состав и содержание липидов в тканях разных видов травянистых и древесных растений, произрастающих в Якутии. Автором показано, что основным фосфолипидом в листьях злаковых является фосфатидилхолин, причем его содержание у многолетнего костреца безостого было выше по сравнению с однолетним овсом посевным. Вместе с тем, сезонные изменения индивидуальных фосфолипидов в листьях обоих злаков в период их летне-осеннего развития носили однотипный характер. Полученные результаты свидетельствуют, что в листьях травы, отросшей после скашивания (отавы) происходит увеличение абсолютного содержания как суммарных липидов, так и отдельных жирных кислот. Исследования также показали, что в условиях Якутии уровень накопления суммарных липидов и фосфолипидов в хвое сосны обыкновенной выше, чем у ели сибирской в 1,5 раза. При этом наибольшее содержание фосфолипидов в почках березы плосколистной зафиксировано в конце осеннего периода, тогда как у ольхи кустарниковой заметных сезонных различий не обнаружено. Вызывает интерес факт повышенного накопления насыщенных жирных кислот в почках березы плосколистной в летний период (около 50%). Эти данные, по всей вероятности, могут свидетельствовать об ее адаптивной реакции к условиям резко-континентального климата, характерного для Якутии. Также несомненный интерес представляют результаты

изучения жирнокислотного состава липидов, содержащихся в побегах реликтовых хвощей, произрастающих в Северо-Восточной Якутии. На основании полученных данных диссертантом была идентифицирована юнипероновая (или можжевельниковая) кислота, свойственная древним таксонам хвойных пород (*Ginkgo biloba*, *Juniperus* sp., *Biota orientalis*). Во втором разделе главы (8 страниц) дается обсуждение полученных результатов. Привлекают внимание рассуждения автора, касающиеся возможного пути биосинтеза юнипероновой кислоты у хвощей.

В Заключении приводится обобщенная схема ответных реакций травянистых и древесных растений на холодное воздействие в осенний период в условиях Центральной и Восточной Якутии.

Диссертационная работа заканчивается Выводами, которые в основном соотносятся с задачами, поставленными перед диссертантом.

Основные результаты представленной диссертации достаточно полно апробированы на российских и международных конференциях и опубликованы в 17-ти работах, из них три статьи (в соавторстве) – в рецензируемых изданиях из списка ВАК.

Автореферат в целом соответствует структуре диссертации и отражает ее содержание, однако, по непонятным причинам в нем отсутствуют данные по березе плосколистной и ольхе кустарниковой, которым в диссертации отводится около 30% от общего объема экспериментальной части.

Положительно оценивая диссертационную работу В.В. Нохсорова, ее прочтение вызывает ряд вопросов, замечаний и пожеланий. Вот некоторые из них.

1. Для исследований были выбраны два флористических района Якутии: Центрально-Якутский и Яно-Индибирский, при этом объекты исследований в них оказались разные, почему?

2. Какой смысл вкладывается в понятие «осенневегетирующие травянистые и древесные растения», если у большинства объектов исследования, представленных в диссертации, период вегетации (рост вегетативных органов и образование семян) завершается, как правило, в конце августа?

3. Учитывался ли возраст хвои при отборе образцов у сосны и ели?

4. На каком основании фосфолипиды – фосфатидилхолин и фосфатидилэтаноламин – автор называет фракциями? (см. стр. 39).

5. При сравнительном описании динамики содержания жирных кислот следовало использовать данные, имеющие равнозначные единицы измерения: либо абсолютные, либо относительные (хотя в таблице могут быть представлены и те, и другие). Так, к примеру, на стр. 69 изменения в концентрации насыщенных жирных кислот анализировались в относительных значениях (процент от суммы жирных кислот), а ненасыщенных – в абсолютных (мг/г сухой массы). В результате динамика содержания, например, триеновых жирных кислот в осенний период по сравнению с летним имела противоположную тенденцию: согласно абсолютным значениям она увеличивалась, а относительным – снижалась (см. табл. 5).

6. Фаза закладки (начало формирования) почек у березы происходит уже в июне, а не 29 июля, как, вероятно, ошибочно указано в табл. 9. Более того, на стр. 93 самим автором отмечено, что заложение почек у березы плосколистной и ольхи кустарниковой происходит «более чем за 10 месяцев до их распускания».

7. Чем обусловлено довольно высокое содержание в хвое ели сибирской пиноленовой кислоты C18:3 ($\Delta 5,9,12$) (около 5%), которая является таксономическим маркером

сем. Сосновые?

8. Почему C20:4 ($\Delta 5,11,14,17$) на стр. 106 обозначена как юнипероновая кислота, а на стр. 108 и 119 – как эйкозатетраеновая? Эйкозатетраеновая (известная также как арахидоновая – это C20:4 ($\Delta 5,8,11,14$)).

9. Каким образом подтверждена идентификация юнипероновой кислоты C20:4 ($\Delta 5,11,14,17$) в побегах хвощей? Возможный путь ее биосинтеза представлен в виде схемы (см. рис. 32 в диссертации, стр. 120, в автореферате она отсутствует). Однако, не понятно, чем она отличается (кроме того, что касается биосинтеза одной кислоты) от более широкой схемы, представленной в работе Вольфа с соавт. (Wolff et al., 1999), ссылка на которую дается в В.В. Нохсоровым в диссертации.

10. Список литературы относительно невелик (178 источников) и едва ли с достаточной полнотой представляет имеющиеся по теме диссертации публикации. Обращает на себя внимание и то обстоятельство, что только 30% среди них опубликовано в 2000-е годы.

11. В подрисуночных подписях рис. 4 и 7 отсутствуют ссылки на источники, из которых они заимствованы.

12. Имеются замечания по оформлению списка литературы:

- во внутритекстовых библиографических ссылках часто указан лишь один автор, несмотря на то, что у публикации их два или даже три и более. Например, Генкель (нет Окниной), 1964 (стр. 116); Фуксман (нет Степанова), 1986 (стр. 31); Зингель (нет Репях), 1988 (стр. 32); Сопин (нет Труновой), 1991 (стр. 23); Yoshida (нет Sakai), 1973 (стр. 31); Головкин (нет «и др.»), 2007 (стр. 119); Wilson (нет «et al.»), 1974 (стр. 31); Ketchie (нет «et al.»), 1987 (стр. 31); Ranus (нет «et al.»), 1995 (стр. 33) и т.д.

- имеются случаи, когда у публикации два автора, а в диссертации указано «и др.» или «et al.». Например, Колесниченко и др., 2003 вместо Колесниченко, Войников, 2003 (стр. 113), Bligh et. al., 1959 вместо Bligh, Dyer (стр. 57), Gellerman et al., 1965 вместо Gellerman, Schlenk, 1965 (стр. 101).

- при цитировании нескольких работ одного и того же автора (или одной и той же группы авторов), опубликованных в одном и том же году, не всегда к году добавлены русские или латинские строчные буквы, например, в публикациях Grenier, Willemot, 1974 (стр. 30); Петров и др., 2011 (стр. 101).

- при упоминании в тексте авторов, имеющих одинаковые фамилии, не указаны инициалы, например, Б.И. Иванов или С.Л. Иванов или Н.Н. Иванов (стр. 36); Г.В. Новицкая или Ю.Е. Новицкая (стр. 5, 23, 24, 31, 33, 34, 36, 115).

- имеются публикации, которые внесены в список не в алфавитном порядке. Так, публикация Захаровой В.И. и др., 2005 находится в конце списка под № 93 – между публикациями Радченко С.И. и Родченко О.П., а Евстигнеевой Р.П. и др., 1983 – под № 117 между Фуксман И.Л. и Угаровым Г.С.

- некоторые внутритекстовые библиографические ссылки вовсе отсутствуют: Никитин, 1964 (стр. 36); Денисов, 1979, 1991 (стр. 36), Кротова, 1987 (стр. 36), Каталог растений..., 2012 (стр. 36), Перк и др., 1984 (стр. 38), Салаяев, Кефели, 1988 (стр. 16, 121); Gusta, Wisniewski, 2013 (стр. 15). И, наоборот, в списке литературы имеются ссылки, которые отсутствуют в тексте – это Радченко, 1966; Трунова, 1964; Douce et al., 1996.

- имеются случаи, когда в тексте даны названия сборников, а в списке литературы – авторы. Например, в тексте «Разнообразие ..., 2005» (стр. 47, 48 и 49), а в списке – Захарова и др., 2005; или «Конспект..., 2012» (стр. 41), а в списке – Кузнецова, Захарова, 2012.

В целом, отмеченные недостатки и высказанные замечания не изменяют общего положительного впечатления о работе.

Диссертационная работа на тему «Адаптивные изменения состава и содержания липидов растений криолитозоны Якутии при гипотермии» является законченной научно-исследовательской работой, содержит новые научно обоснованные результаты в области физиологии и биохимии растений, по своему научному содержанию, актуальности, практической и теоретической значимости соответствует критериям, установленным Положением о порядке присуждения ученых степеней, утвержденным постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09. 2013 г. № 842, а ее автор Нохсоров Василий Васильевич заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности «03.01.05 – физиология и биохимия растений».

Официальный оппонент,
доктор биологических наук, доцент,
заведующая лабораторией лесных биотехнологий
Федерального государственного бюджетного
учреждения науки Института леса
Карельского научного центра Российской
академии наук (ИЛ КарНЦ РАН)



Ветчинникова Лидия Васильевна

Адрес: 185910 Республика Карелия,
г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. ИЛ КарНЦ РАН
тел./факс (8142)76-81-60, 76-95-00 e-mail: forest@krc.karelia.ru

28 марта 2017 года

Подпись Л.В. Ветчинниковой удостоверяю

Ученый секретарь ИЛ КарНЦ РАН, к.б.н.




Предтеченская Ольга Олеговна