

**ОТЗЫВ официального оппонента**  
**на диссертацию на соискание ученой степени**  
**доктора биологических наук Антала Тараса Корнелиевича на тему:**  
**«Механизмы адаптации фотосинтетического аппарата к недостатку**  
**основных элементов минерального питания»**  
**по специальности 03.01.02 – «Биофизика»**

Работа Т.К. Антала, представленная на соискание ученой степени доктора биологических наук, посвящена реакциям фотосинтетического аппарата оксигенных фототрофных организмов (цианобактерий, одноклеточных водорослей и высших растений) на дефицит элементов минерального питания. Важность этой темы трудно переоценить: в природе одноклеточные фототрофы существуют, главным образом в олиготрофных условиях, т.е. испытывают воздействие той или иной степени дефицита азота, фосфора и (или) других минеральных элементов. Доступность элементов минерального питания в сочетании с доступностью световой энергии определяет распространенность, видовой состав и продуктивность фототрофных организмов в водной среде, а в сочетании с доступностью воды — и в наземно-воздушной среде. По всей видимости, одноклеточные фототрофы эволюционно адаптированы к существованию в условиях недостатка минеральных элементов. Флуктуации содержания азота и фосфора определяют фактическую продуктивность различных регионов мирового океана. Избыток этих минеральных элементов вызывает вспышки численности («цветение») микроводорослей, в том числе токсичных видов,

что приводит к эвтрофикации и иным негативным последствиям для биоты водоемов. Доступность макроэлементов в почве определяет продуктивность фитобиоценозов на суше, а также урожайность культурных растений в агроэкосистемах. Стресс, вызванный лишением клеток минеральных элементов — важный стимул, традиционно применяемый для управления скоростью деления и биохимическим составом клеток при промышленном культивировании микроорганизмов. В целом, обеспеченность элементами минерального питания в значительной степени определяет способность растений и микроводорослей к фотохимической утилизации поглощенной ими энергии светового излучения. Понимание механизмов, лежащих в основе этих процессов и их регуляции — ключ к пониманию процессов, протекающих как в отдельной клетке, так и в биосфере, к управлению продуктивностью искусственных экосистем (повышению урожайности), а также к получению возобновляемых энергоносителей (биоводорода), использованию минеральных удобрений без нанесения вреда окружающей среде. В силу сказанного выше тема работы Т.К. Антала исключительно актуальна, а само исследование и его результаты — своевременны и востребованы фундаментальной наукой и практикой.

Выполненное исследование отличается широким методическим арсеналом, включающим как традиционные микробиологические, альгологические, биохимические и биофизические методы, так и оригинальные методики, не имеющие, насколько известно оппоненту, аналогов в литературе. Особенно следует отметить глубокое понимание и мастерское владение автором работы современными методами функциональной неинвазивной диагностики фотосинтетического аппарата по амплитудно-кинетическим характеристиками флуоресценции хлорофилла. Существенным преимуществом данного исследования является сбалансированный подход к дизайну экспериментов и комбинированию методов: все ключевые экспериментальные результаты и основные выводы подтверждены данными, полученными несколькими независимыми

методами, как биофизическими, так и аналитическими, чего нельзя сказать о многих современных работах в этой области.

В диссертационной работе Т.К. Антала «проинтегрирован» громадный массив результатов, полученных автором за многие годы самостоятельной работы и в сотрудничестве с сильными коллективами исследователей (кафедра биофизики биологического факультета МГУ, отдел биохимии Университета Турку). Эти результаты отражены в длинной серии публикаций в высокорейтинговых международных журналах, являющихся классическими для специалистов в области фотосинтеза («Photosynthesis Research», серии ВВА, «Physiologia Plantarum» и многих других). Они также получили исключительно положительную оценку коллег на множестве международных конференций высокого уровня.

В ходе исследований получено множество прорывных результатов, но ключевым итогом работы в целом является формулирование универсальной схемы, обобщающей все известные на сей день механизмы ответов фотоавтотрофной клетки на дефицит элементов минерального питания. В рамках сформулированной автором гипотезы эти механизмы непротиворечиво связаны с действием иных стрессоров (высокая интенсивность света), механизмами из восприятия и ответами клетки. Автором в серии изящных экспериментов показана важная роль межсистемных переносчиков электронов в ЭТЦ хлоропластов как универсальных сенсоров стрессовых состояний и триггеров стрессовых ответов фототрофных организмов. Впервые приводится четкая систематизация наблюдаемых ответов (редукция фотосинтетического аппарата на уровне хлоропласта и на уровне клетки, активация нефотохимического тушения, перехода состояний и альтернативных путей транспорта электронов, в т.ч. на гидрогеназу) в рамках генерализованного стрессового ответа фотосинтезирующих организмов на действие неблагоприятных факторов окружающей среды. Четко охарактеризована роль фотосинтетического аппарата и определенных его компонентов (КВК,

антенна, пул пластохинона) как интегратора восприятия стрессовых воздействий и запуска клеточных ответов на них.

Особое внимание в работе уделяется молекулярным механизмам индукции генерации водорода клетками микроводорослей и ключевым закономерностям этого процесса. Данный раздел представляет исключительную ценность для биотехнологии «зеленых» возобновляемых источников энергии. В частности, изложенные в нем результаты могут служить фундаментальной основой для рационального дизайна фотобиологических производств биоводорода.

Работа написана, в целом, хорошим литературным языком. Хотя выполненные исследования основаны на сложных концепциях функционирования фотосинтетического аппарата, эти разделы изложены доступно для понимания. Текст иллюстрирован достаточным числом графиков и диаграмм, продуманно скомпонованных и качественно выполненных.

Основные замечания к работе касаются соответствия ее названия и сути выполненных экспериментов. Исходя из формулировки названия, можно ожидать подробного анализа эффектов дефицита азота и фосфора у всех исследованных объектов. Тем не менее, в фокусе исследования — влияние серного и магниевого голодания у микроводорослей, а у высших растений — влияние дефицита азота. При этом ничего не говорится о влиянии фосфора — важнейшего макронутриента, дефицит которого постоянно испытывают и одноклеточные, и многоклеточные (наземные) фототрофы. Впрочем, универсальность стрессовых ответов на дефицит элементов минерального питания позволяет до некоторого предела экстраполировать эффекты, зарегистрированные при недостатке одних элементов, на случаи дефицита других элементов. Это подтверждается известными оппоненту данными других исследователей, опубликованными в литературе.

Другое замечание, связанное с предыдущим, касается формулировок приоритета полученных результатов. Раздел «Научная новизна» в автореферате начинается словами «*Впервые выявлены основные механизмы адаптации ФСА зеленых микроводорослей и высших растений к минеральному стрессу*». По всей видимости, термин «минеральный» стресс является калькой с англоязычного термина и не является принятым в русскоязычной литературе, так как не вполне отражает суть исследованных автором явлений (что изучали — голодание или избыток?). Далее, многие аспекты акклимации фотосинтетического аппарата к действию дефицита азота у микроводорослей исследуются уже достаточно давно и в определенной степени описаны в литературе. Заслуга же автора диссертации исследования в случае азотного голодания, по мнению оппонента, состоит, скорее, в систематизации накопленных к настоящему данных и выработке общей гипотезы, связывающей влияние дефицита минерального питания и универсальных и специфических явлений, наблюдаемых в работе фотосинтетического аппарата при действии данного стрессора. В этой связи аспекты новизны, как название работы, следовало бы сформулировать точнее.

Вместе с тем, указанные замечания не умаляют значимости диссертационного исследования. Диссертация отвечает требованиям, установленным Московским государственным университетом имени М.В.Ломоносова к работам подобного рода. Содержание диссертации соответствует паспорту специальности 03.01.02 – «биофизика» (по биологическим наукам), а также критериям, определенным пп. 2.1-2.5 Положения о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова, а также оформлена, согласно приложениям № 5, 6 Положения о диссертационном совете Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Таким образом, соискатель Антал Тарас Корнелиевич заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.01.02 – «биофизика».

Официальный оппонент:

доктор биологических наук,  
профессор кафедры биоинженерии биологического факультета  
ФГБОУВО «Московский государственный университет имени  
М.В.Ломоносова»

Соловченко Алексей Евгеньевич



4 ноября 2018

Контактные данные:

тел.: 7(903)593-40-44, e-mail: [solovchenko@mail.bio.msu.ru](mailto:solovchenko@mail.bio.msu.ru)

Специальность, по которой официальным оппонентом  
защищена диссертация: 03.00.12 – Физиология и биохимия растений

Адрес места работы:

119992, г. Москва, Ленинские горы, МГУ им. М.В.Ломоносова  
Дом 1, строение 12, Биологический факультет, кафедра биоинженерии  
Тел.: +7(495) 939-25-87; e-mail: [solovchenko@mail.bio.msu.ru](mailto:solovchenko@mail.bio.msu.ru)

Подпись сотрудника Биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова  
А.Е. Соловченко удостоверяю: