

УТВЕРЖДАЮ:

Врио Директора Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н.А. Аврорина – обособленного подразделения
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Федерального исследовательского центра «Кольский научный центр
Российской академии наук»,

кандидат биол. наук,

Е.Ю. Полоскова

«09» августа 2022 г.



ОТЗЫВ

ведущей организации на диссертацию

**Гуляевой Елены Николаевны «Адаптация фотосинтетического аппарата растений к условиям приморских территорий Белого моря»,
представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.15. – Экология**

Актуальность темы исследования.

Растительность прибрежных территорий северных регионов России высокоспецифичная и характеризуется устойчивостью к особым условиям среды, которые определяются, прежде всего, приливно-отливным циклом. Это воздействие влияет на видовой состав растений, их структурно-функциональные особенности в сложной суточной динамике изменения климатических показателей при смене воздушной и водной сред. В связи с активным освоением Арктики территории подвергаются интенсивному освоению, усиливается антропогенная нагрузка. Поэтому исследовательский интерес к приморским территориям связан, прежде всего, с необходимостью оценки их устойчивости к глобальным изменениям климата.

В настоящее время имеются работы по реакции растений на засоление, затопление, по структурным адаптациям галофитов, но большая часть их проведена на растениях в естественных местообитаниях на побережье южных морей и/или в камеральных условиях. Исследование растений приморских территорий Субарктической и Арктической зон России включают в основном геоботанические и флористические работы. Однако, системные работы по адаптации высших растений (галофитов) к динамическим условиям приливно-отливного цикла на побережье северных морей отсутствуют. Это определило актуальность и степень новизны диссертационного исследования Гуляевой Елены Николаевны.

Новизна исследования и полученных результатов.

Полученные Гуляевой Е.Н. результаты углубляют и расширяют представление о структурно-функциональном биоразнообразии растений за счет уникальной флоры приморских экотопов, вносят вклад в проблему путей адаптации в экстремальных экологических условиях литорали. Результаты позволяют прогнозировать реакцию галофитов приморских территорий при глобальном изменении климата. Автором впервые выявлена ведущая роль устьичного аппарата сосудистых растений в реакции на суточную динамику приливно-отливного цикла (ПОЦ), две стратегии структурно-функциональной адаптации, связанной с ритмом ПОЦ.

Значимость для науки и практики полученных результатов.

Выявлены особенности структурной организации тканей листа, параметров фотосинтетического аппарата листа, которые определяются градиентом условий, созданных приливно-отливной динамикой по трансекте: коренной берег-супралитораль-литораль на примере 35 растений приморских сообществ Белого моря. Установлено, что ведущим структурным параметром, влияющим на распределение растений по градиенту условий по прибрежным зонам, является устьичный аппарат листа. Выявлены две группы растений на литорали, которые различаются по реакции на затопление, что предполагает наличие двух типов стратегий адаптации:

активная и пассивная. Предложена гипотеза о механизмах адаптации фотосинтетического аппарата растений галофитов к условиям затопления в ритмике приливно-отливного цикла: работа CO_2 -концентрирующего механизма и наличие газовой пленки на гидрофобных листьях галофитов.

Полученные данные позволили создать базу данных «Морские побережья: растения и лишайники», где содержится описание видов и фотографии растений и эпилитных лишайников (Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 20176209700 от 24 августа 2017 г). Данные могут быть использованы в технологиях геномной инженерии при создании солеустойчивых и устойчивых к кратковременному затоплению хозяйственно-ценных видов растений.

Надежность полученных результатов обусловлена использованием комплекса классических и современных методов исследования, большим объемом фактического материала и статистическим анализом полученных данных.

Работа достаточно апробирована в публикациях и участием в многочисленных и различных по тематике конференциях и симпозиумах разного уровня. Автором опубликована 21 работа, из них 4 в изданиях из списка ВАК. Большой личный вклад автора в сбор данных экспериментального материала, его камеральную обработку и осмысление не вызывает сомнения.

Анализ содержания диссертации.

Диссертация состоит введения, 4 глав, заключения, выводов, списка литературы из 309 источников (177 – на иностранных языках), приложения из 5 таблиц. Объем диссертации составляет 139 страниц машинописного текста, 16 рисунков и 11 таблиц.

Глава 1. Исследования структурно-функциональных адаптаций покрытосеменных растений к условиям приморских территорий (Литературный обзор).

В главе дана характеристика структуры приморских территорий Белого моря, флористического разнообразия сообществ, где список сосудистых растений насчитывает 111 видов, что составляет 1/10 часть всей флоры Арктики. Ведущими семействами являются *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*. Приведена схема вертикальной зональности Белого моря и места проведения исследования.

В работе дано обоснование использования и перспективность анатомо-морфологического подхода, где автор отмечает, что изучение мезоструктуры листьев – признанный метод исследования адаптационного потенциала растений в различных экологических условиях приморских территорий Севера России и Евразии. Большое внимание уделено актуальным проблемам при изучении реакции растений на приморской территории – солеустойчивости и устойчивости к затоплению. Автор приводит большой материал по механизмам устойчивости растений в условиях затопления, что включает как структурные, так и биохимические изменения. Обсуждаются структурно-функциональные особенности фотосинтетического аппарата и пути его адаптации к условиям затопления.

Автор отмечает, что исследованию комплекса морфолого-анатомических показателей растений к градиенту условий ПОЦ посвящены единичные работы, которые выполнены на небольшом числе видов растений, что затрудняет обобщения. Остается не ясна связь анатомических и физиологических признаков с закономерностью распределения растений по градиенту условий на приморских территориях северных морей. Это относится и к пределам устойчивости галофитной растительности к градиенту приливо-отливного режима в условиях морского побережья Северо-Запада России.

Глава 2. Район, объекты и методы исследования.

Эта традиционная глава включает информацию по общей характеристике Белого моря, описание климатических особенностей, конкретных мест проведения исследований. В результате исследования

изучено 33 вида наземных, 2 вида морских вторично-водных растений из 23 семейств. Работа выполнена с использованием комплекса геоботанических, анатомо-морфологических и физиологических методов. Статистическая обработка полученного материала проведена с применением современных методов анализа экспериментальных данных, достоверность которых подтверждена достаточным количеством биологических повторностей.

Глава 3. Структурно-функциональные исследования растений западного побережья Белого моря (результаты исследований).

Это основная глава диссертации, где изложены полученные автором результаты многолетних исследований анатомо-морфологических и функциональных особенностей листьев сосудистых растений, произрастающих по градиенту условий в зависимости от занимаемого экотопа на побережье Белого моря. Для выявления характерных признаков, ответственных за адаптацию видов к разным условиям в этих зонах были выбраны доминантные виды согласно флористическим описаниям побережья Белого моря.

Для всех видов автором был собран репрезентативный материал, который включал набор большого количества морфолого-анатомических показателей (площадь листа, толщина листа, толщина палисадного и губчатого мезофилла, толщина верхней и нижней эпидермы, плотность и площадь устьиц, плотность клеток эпидермы, устьично-эпидермальный индекс, устьично-поровый индекс, коэффициент палисадности, отношение толщины тканей листа к общей толщине листа и др.). Обработка полученной базы экспериментальных данных методом главных компонент позволила определить 3 группы растений, которые соответствовали выделенным геоботаниками зонам по флористическому описанию. Этот интересный подход позволил автору однозначно подтвердить гипотезу о ведущем вкладе морфолого-анатомических показателей в распределение видов по трансекте прибрежных зон Белого моря. Дополнительные исследования с подключением еще 21 вида сосудистых растений показали, что такие

показатели, как толщина листа и количество устьиц, являются определяющими морфологическими показателями в сформированной естественной зональной структуре растительности побережья.

В зоне литорали автором наиболее подробно изучены три доминирующих вида облигатных галофитов – *Tripolium vulgare*, *Plantago maritima*, *Triglochin maritima*. По градиенту затопления (литораль-супралитораль) у триостренника приморского не выявили изменений морфолого-анатомических показателей, снижение показателей отметили только у экземпляров на коренном берегу. У подорожника морского и астры солончаковой, наоборот, установлено снижение основных анатомических показателей на литорали и супралиторали, по сравнению с коренным берегом.

Исследование в суточной динамике ПОЦ нескольких важнейших функциональных характеристик (ширина устьичной щели, устьичная проводимость, флуоресценция хлорофилла *a*, интенсивность фотосинтеза и транспирации) выявило, что максимальные значения работы устьичной проводимости у *Tripolium vulgare* и *Plantago maritima* отмечены дважды в сутки (в полный прилив и отлив). У *Triglochin maritima* максимум устьичной проводимости был отмечен только один раз в дневное время в полный отлив. Отмечено, что в ночное время устьица остаются незначительно открытыми, в пасмурную погоду могут быть закрыты на 2-4 часа. Параллельное исследование флуоресценции показало, что показатель F_v/F_m остается высоким у астры и подорожника в отлив и снижается на приливе, а у триостренника имеет высокие значения на отливе и при смене среды (прилив-отлив и наоборот). Показатель ETR у астры увеличивается при смене среды в переходный период, у подорожника и триостренника в полный прилив и отлив. Таким образом, все исследуемые растения остаются в функционально активном состоянии во время прилива, в переходный период и во время отлива, но степень активности различается.

Эти данные представляют большой интерес и, судя по литературе приведенной автором, заслуживают специального внимания, так как тесно связаны с публикациями о возможности подводного фотосинтеза у растений. Вопрос о механизмах остается, по мнению диссертанта открытым, но высказанная автором гипотеза о возможном присутствии газовой пленки, ранее открытой у видов с устьицами, заслуживает внимания и применительно к растениям приливно-отливной зоны.

Специальный раздел посвящен оценке фотосинтетической активности. Показано, что наибольшая фотосинтетическая активность отмечена у *Plantago maritima*, ниже у *Tripolium vulgare* и более низкие значения – у *Triglochin maritima*. Однако, более интригующие данные получены при повышенной концентрации CO₂. В этих условиях интенсивность фотосинтеза увеличивается у триостренника и астры в 6-7 раз, а у подорожника – только в 2.5 раза. Важность этих результатов автор видит в потенциальной реакции растений в ответ на увеличение CO₂ в атмосфере по сценарию глобального изменения климата.

Глава 4. Обсуждение результатов исследования.

Нестабильность условий на морских побережьях делает их особенно важными для понимания формирования зональной структуры растительности и выявления ведущего фактора в этом процессе. Анализ 35 видов сосудистых растений побережья Белого моря по 21 морфолого-анатомическому признаку листа выявил, что распределение видов по градиенту условий на прибрежных территориях тесно связано с параметрами устьичного аппарата.

Состояние устьиц закономерно изменяется от сублиторали до коренного берега: устьица отсутствуют у растений на сублиторали, далее появляются у растений на литорали с максимальными параметрами на обеих сторонах листа, ближе к берегу количество устьиц постепенно уменьшается на верхней и увеличивается на нижней стороне листа, на коренном берегу устьица остаются только на нижней стороне листа. Эта закономерность, как

утверждает автор, свидетельствует о ведущей роли приливно-отливного цикла в формировании растительной зональности на приморских территориях.

В заключении на основании полученных при исследовании результатов изменений различных структурно-функциональных параметров галофитов, диссертант предлагает рассмотреть две стратегии адаптации растений литорали в ответ на действие ПОЦ: функциональную (активную), которую имеют виды (*Plantago maritima*, *Tripolium vulgare*) и структурную (пассивную), которую имеет вид (*Triglochin maritima*). Эти стратегии хорошо аргументированы на основании полученных результатов исследования.

Выводы.

Представленные выводы полностью соответствуют поставленным задачам исследования и защищаемым положениям диссертационной работы.

Однако формулировки выводов не совсем четкие, особенно третьего вывода.

В приложении приведены 5 таблиц с морфолого-анатомическими показателями изученных видов и результатами обработки методом главных компонент, которые свидетельствуют об объеме и достоверности полученных результатов.

Замечания и вопросы по работе:

1. Вы привели и обсудили большую литературу по механизмам затопления. Как Вы считаете, какие могут быть особенности метаболических процессов у растений при подводном фотосинтезе?
2. Каковы механизмы солеустойчивости у исследованных видов и есть ли различия?
3. В табл. 2 (глава 2) у *Tripolium vulgare* указано, что это гигрофит (так дано в работе Секретаревой, 2004), а в дальнейшем описании по тексту автор везде пишет – мезофит?! Кроме того, в той же работе указано, что это однолетник, а в табл. 2 дано – Одн.-Дв.?

4. В табл. 5 (глава 3) целесообразно было бы указать площадь листа в см², т.к. удельная площадь листа дана в см²/г.
5. В подписи к рисункам 8-10 нет расшифровки обозначений – а, б, с.
6. Корректно ли было брать в сравнительный анализ по влиянию факторов ПОЦ в качестве объекта *Tripolium vulgare*, если этот вид встречается только на литорали?

В заключении следует отметить, что цель, поставленная диссертантом, выполнена, соответственно решены и конкретные задачи исследования. Диссертационная работа Гуляевой Елены Николаевны «Адаптация фотосинтетического аппарата растений к условиям приморских территорий Белого моря» является итогом многолетних исследований актуальной проблемы – функциональной активности растений литорали и роли приливно-отливного цикла в организации растительности приморских территорий северных морей. Впервые проведены системные исследования морфолого-анатомических показателей листа приморских сосудистых растений по градиенту заливания в ритмике ПОЦ, которые выявили ведущие параметры, определяющие распределение видов на приморской территории.

Работа четко изложена, хорошо иллюстрирована, хотя не лишена редакционных оплошностей. Научные положения и выводы диссертации обоснованы. Содержание автореферата соответствует основным положениям диссертации. Отмеченные выше замечания не снижают достоинств диссертационной работы.

По своей актуальности, новизне полученных результатов и их практической значимости диссертационная работа Гуляевой Е.Н. соответствует требованиям пп.9-14 постановления Правительства РФ № 842 от 24.09.2013 (ред. от 01.10.2018, с изм. от 26.05.2020) «О порядке присуждения ученых степеней», предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата наук, а ее автор, Елена Николаевна

Гуляева, заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.15 – Экология.

Отзыв ведущей организации рассмотрен и обсужден на заседании Ученого Совета ПАБСИ КНЦ РАН (протокол № 3 от 04 августа 2022 г.).

Отзыв подготовила: Шмакова Наталья Юрьевна, доктор биологических наук (03.00.16 – экология, 03.00.05 – ботаника), главный научный сотрудник группы экспериментальной экологии Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н.А. Аврорина обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Кольский научный центр Российской академии наук». 184209, г. Апатиты, Мурманской обл., ул. Ферсмана, 18А. Тел.: (81555) 633-50. E-mail: shmanatalya@yandex.ru.

«08» августа 2022 г.

Шмакова Н.Ю.

подпись И.Ю. Шмаковой
Зав. кафедрой
Зав. канцелярией
И.Ю. Шмакова

