

ОТЗЫВ

официального оппонента д.б.н. Карпова Сергея Алексеевича на диссертационную работу Ивана Викторовича Змитровича «Филогенез и адаптациогенез полипоровых грибов (семейство *Polyporaceae* s. str.)», представленную в диссертационный совет Д 002.211.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.12 – «Микология»

С появлением в обиходе биологов методов молекулярной филогении все таксоны эукариот основанные на морфологических признаках подвергаются кардинальной перестройке. Процесс этот происходит довольно болезненно для привыкших к классическим методам анализа биологов, но этот метод открывает невиданные ранее перспективы для создания естественной системы организмов и, конечно, будет доминировать и в будущем. Задача состоит в том, чтобы наполнить морфологическим содержанием новые, установленные молекулярной филогенией родственные связи и представить пути эволюции фенотипов. С этой точки зрения, ревизия таксонов после вмешательства «молекулярщиков» является одной из основных и актуальнейших задач современной биологии.

Диссертационная работа Змитровича И.В. посвящена изучению филогенеза и адаптациогенеза самого крупного семейства полипоровых грибов *Polyporaceae*. Его представители широко распространены в природе. Их главная особенность в том, что поселяясь преимущественно на широколиственных деревьях, они способны разрушать древесину при помощи специфических ферментов. И хотя встречаются немногие напочвенные виды, это, по-видимому, вторичное приспособление, поскольку они так же содержат гены ферментов для окисления лигнина и

целлюлозы. Помимо этого, полипоровые грибы выделяют разнообразные биологически активные соединения, которые применяются в медицине и фармакологии. Причем, большинство базидиомицетов, продуцирующих лакказы, пероксидазы, протеолитические ферменты и экзополисахариды также принадлежит к порядку *Polyporales*, поэтому разработка системы полипоровых имеет, как теоретическое, так и практическое значение. Таким образом, диссертация И.В. Змитровича несомненно актуальна в теоретическом и прикладном аспектах.

Диссертационная работа построена по стандартной схеме, ее объем и структура приведены в автореферате, который полностью отражает содержание диссертации.

Актуальность, научная новизна, теоретическая и практическая значимость исследования даны во введении. Цель исследования – таксономическая ревизия семейства *Polyporaceae* s. str., учитывающая филогенетический и адаптивный аспекты эволюции группы. Хочу сразу отметить, что ревизия семейства, насчитывающего более 500 видов, будучи выполнена на современном уровне с применением методов молекулярной филогении, уже достаточна для уровня докторской диссертации, но последнее «скромное» дополнение (адаптивный аспект эволюции группы) выводит эту работу на высокий теоретический уровень исследований.

Автор занимается этой темой уже 20 лет (1997–2017) и лично у меня не возникает сомнений в его ведущем личном участии на всех этапах работы от постановки цели и задач до заключительных теоретических обобщений.

Результаты работы хорошо известны научной общественности в нашей стране и за рубежом. Они представлены на многих отечественных и международных научных конференциях и съездах, по теме диссертации опубликовано 85 работ, включающих 15 монографий и 29 статей в журналах списка ВАК; работы хорошо цитируются.

В первой главе «Общая характеристика полипоровых грибов (семейство

Polyporaceae s. str.)» автор использовал исторический подход к изложению материала от первых еще долиннеевских наблюдений до настоящего времени, включив и свои собственные исследования. Этот подход представляется наиболее оправданным и дал диссертанту возможность продемонстрировать не только глубину познаний в своей области, но и донести до читателя в доступной форме все перипетии, которыми изобилует история изучения любой группы. Здесь же представлена оригинальная система экоморф полипоровых грибов, проведена ревизия как узко специальной терминологии, так и введены понятия, обычно используемые при описании микроэволюционных процессов. После прочтения этого раздела становятся ясны основные направления в изучении полипоровых грибов и главные проблемы, затронутые в диссертации.

Из коротких «Материалов и методов исследований», следует, что автор изучил огромное количество образцов собранных, практически, со всего мира и что помимо рутинных морфологических методов в работе использованы и современные (уже ставшие традиционными) методы молекулярной филогении. В частности, впервые были получены 84 сиквенса рибосомных и белковых генов для этого семейства и включены в общий анализ молекулярной филогении.

В следующей главе «Реконструкция филогенеза полипоровых грибов» приведены молекулярно-филогенетические деревья, построенные на анализе разных генов: отдельно по ITS, по LSU и по объединенным (конкатенированным) сиквенсам ITS, LSU и TEF. Причем, как по крупномасштабным деревьям, так и локальным анализам отдельно траметоидным и отдельно полипороидным таксонам деревья демонстрируют очень высокое топологическое сходство. Эти результаты сведены в таблицу 15, где показана статистическая поддержка той или иной клады по каждому из трех типов деревьев, и каждая клада охарактеризована морфологически. Из этой замечательной таблицы следует, что наибольшая статистическая поддержка

получена по комбинированному дереву по генам ITS, LSU и TEF, что меня совершенно не удивляет. Однако автор считает иначе; он пишет, что «Наиболее информативным, как и ожидалось, оказался массив данных, полученных в ходе сравнительного изучения последовательностей гена 28S рРНК (nLSU). Остальные массивы данных подтверждают филогению, полученную на основании изучения этого гена и уточняют ее в некоторых деталях.» (стр. 130). Мне кажется очевидным, что объединение даже двух наиболее информативных последовательностей (ITS и LSU) сразу могло дать наиболее четкую картину, по сравнению с анализом каждого из них. Вероятно, сначала было получено древо по 28S рДНК, а потом все более поздние варианты стали сравнивать с ним. Но это совершенно не принципиально. Важно, что диссертант убедительно показал, что «Все проанализированные массивы данных (ITS, LSU и TEF), совпадают в поддержке в полипороидной филогенетической радиации ... 10 крупных клад, соответствующих родовому уровню, причем 7 из этих клад содержат грибы, характеризующиеся лентиноидным или полипороидным морфотипом.» (стр. 130). Далее был проведен детальный морфологический и таксономический анализ полученных данных, в частности, выявленной полифилии родов *Polyporus*, *Lentinus* и *Trametes*, что привело к существенным таксономическим перестройкам системы сем. *Polyporaceae*.

Основной по значимости и объему является четвертая глава «Адаптациогенез полипоровых грибов». Не случайно и в названии диссертации упор делается на адаптациогенез, а не на ревизию системы полипоровых грибов. Здесь подкупает комплексный анализ видовой диверсификации, включающий данные молекулярной филогении (сиквенсы ITS и 28S), морфологии и эколого-физиологические характеристики. Это свидетельствует об основательности подхода к микроэволюционным процессам и искреннем желании автора понять их механизм и реальные движущие силы в каждом конкретном случае. Такой комплексный подход позволяет аргументированно обсуждать статус того или иного таксона, а

также уверенно использовать в дальнейшем эти данные для обсуждения механизмов видообразования. Эта глава самая большая и самая уязвимая в плане подачи материала. Она трудно воспринимается из-за обилия первичного описательного материала в качестве иллюстрации тех или иных положений. В результате получилась громоздкая конструкция, разбитая на сложноподчиненные подглавки, в которой порой «из-за деревьев не видно леса».

В «Конспекте системы полипоровых грибов (*Polyporaceae* s. str.)» обобщены результаты реконструкции филогенеза и морфологической характеристики эволюционных линий полипоровых грибов, а также приведена таксономическая ревизия семейства *Polyporaceae* s. str., которое включает 554 вида, объединенных в 58 родов, которые, в свою очередь, распределяются по 6 трибам и 2 подсемействам. Эта глава логично завершает фундаментальную часть диссертации – ревизию семейства *Polyporaceae*, основанную на молекулярно-генетических, морфологических и экологических данных, полученных автором в ходе исследований.

Практическое использование результатов диссертации и в целом изучения полипоровых грибов автор основательно обсуждает в главе «Прогностические возможности системы полипоровых грибов». Он детально и с пониманием сути дела описывает клеточные механизмы воздействия биологически активных веществ, выделяемых грибами, на иммунитет и злокачественные новообразования. Это очень емкий и достаточно глубокий обзор с перспективами обнаружения новых объектов для медицины и биотехнологий. На основе анализа системы семейства *Polyporaceae* диссертант рекомендовал ряд таксонов для испытаний их лакказной и пероксидазной активности.

Выводы диссертации полностью вытекают из проделанной работы. Особенно хочется отметить такие достижения диссертанта, как создание системы полипоровых грибов с описанием 38 новых таксонов, на

основании системы морфотипов, которая согласуется с молекулярно-генетическими построениями. Эта систему как бы венчает анализ эволюции полипоровых грибов – адаптиогенез, механизмы которого всесторонне обсуждены в диссертации.

В заключение хотелось бы отметить хорошую особенность диссертации, о которой было сказано в начале рецензии. Практически каждая глава начинается с исторического обзора понятий и терминов, предложенных разными авторами, затем И.В. Змитрович дает собственное видение предмета обсуждений, что часто закрепляет оригинальной схемой, и уже на этой основе рассматривает собственный материал. Такой стиль изложения больше подходит для монографий и учебников, эти исторические эссе – готовые страницы для книги, – но он весьма полезен и в рассматриваемой работе, хотя значительно увеличивает ее общий объем.

Диссертационная работа И.В. Змитровича – полноценное законченное научное исследование, основанное на всестороннем и глубоком анализе большого фактического материала. Оно имеет как важное теоретическое, так и большое практическое значение для биологии, медицины и биотехнологии.

Материалы этой работы могут быть использованы и уже используются в учебниках по ботанике (микологии), в лекционных курсах по общей экологии, экологии грибов, микробиологии, а также в практике биотехнологии.

При чтении диссертационной работы возникли вопросы и редакционные замечания.

1) Что такое гистиональная дифференциация и гистиональная организация? В диссертации эти термины не объясняются, а поиск в гугле дал только 2 результата: представляемую диссертацию и отзыв на ее автореферат.

2) В Материалах и методах диссертации: В ходе работ по тематике диссертации впервые получено 46 нуклеотидных последовательностей; а во

Введении (как и в автореферате) – 84 сиквенса. Вероятно, опечатка.

3) Стр. 143. «апоптозоподобная смерть» – это что?

4) Стр. 156. «В рамках развиваемых нами представлений об «инсоляционной нише», позитивный геотропизм гименофора, ... фонтанный рост гифальной массы определяется положительным фототропизмом,» - не приводятся данные по интенсивности света, наверное, надо указать лимитирующую интенсивность освещенности. Подозреваю, что эти грибы не выносят яркого света.

5) Стр. 179. Подписи к Рис. 61. «... Корреляция понятий «эковид/филовид» (выделены двойной рамкой),» – не выделены.

6) Рис. 23, 25 – нечеткие обозначения на латинице. Рис. 24 – отсутствуют обозначения на рисунке.

7) Имеются опечатки и стилистические погрешности (например, стр. 157, 180, 242, 291), которых совсем немного для такой большой по объему работы.

Все приведенные замечания либо являются дискуссионными, либо редакторскими и никак не умаляют достоинств фундаментальной работы, и ни в коей мере не ставят под сомнение полученные результаты.

На основании вышеизложенного можно заключить, что диссертация И.В. Змитровича «Филогенез и адаптациогенез полипоровых грибов (семейство *Polyporaceae* s. str.)» представляет собой законченную научно-квалификационную работу, которая полностью соответствует критериям, установленным в пунктах 9-14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации (№842 от 24.09.2013 г.), и требованиям ВАК, предъявляемым к докторским диссертациям, а её автор, И.В. Змитрович, безусловно, достоин присуждения учёной степени доктора биологических наук по специальности 03.02.12 «Микология».

Отзыв подготовлен доктором биологических наук, профессором кафедры зоологии беспозвоночных Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет» Карповым Сергеем Алексеевичем (докторская диссертация защищена по специальности 03.00.08 – «Зоология», диплом ДК № 017828, от 05.02.1993г.).

Доктор биологических наук,
профессор кафедры зоологии
беспозвоночных ФГБОУВО «Санкт-
Петербургский государственный
университет»
e-mail: s.karpov@spbu.ru

Карпов
Сергей Алексеевич

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования «Санкт-Петербургский
государственный университет»
199034, г. Санкт-Петербург,
Университетская наб. 7/9;
тел. +7(812)3282000;
E-mail: spbu@spbu.ru
Web-сайт: <http://spbu.ru/>
23 октября 2017 г.

ЛИЧНУЮ ПОДПИСЬ
Карпова С. А.
ЗАВЕРЯЮ

