

## **ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА**

**доктора биологических наук, профессора, член-корреспондента РАН**

**Аллахвердиева Сулеймана Ифхан-оглы**

**на диссертационную работу Сухова Владимира Сергеевича**

**«Вызванная переменным потенциалом быстрая инактивация фотосинтеза у высших растений: механизмы, связь с теплоустойчивостью, подходы к управлению и мониторингу», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.2. Биофизика**

### **Актуальность темы исследования**

Наземные растения подвержены воздействию многочисленных стрессовых факторов, многие из которых могут воздействовать лишь на отдельные участки растительного организма. Вследствие этого, у растений возникает потребность в формировании специализированных стрессовых сигналов, которые распространяются на значительные расстояния, влияют на физиологические процессы и участвуют в адаптации к неблагоприятным воздействиям. Среди таких сигналов, существенную роль играют электрические сигналы и, особенно, переменный потенциал, который возникает в ответ на интенсивные повреждающие воздействия (например, ожог). Известно, что переменный потенциал вызывает многочисленные изменения физиологических процессов, включая быстрое и обратимое снижение активности фотосинтетических процессов (быстрая инактивация фотосинтеза). Такая инактивация начинается в течение нескольких минут после распространения переменного потенциала, т.е. является одним из наиболее ранних ответов растения.

Можно полагать, что вызванная переменным потенциалом быстрая инактивация фотосинтеза играет существенную роль в жизни растения; однако, текущий уровень ее исследований оставляет нерешенным ряд ключевых вопросов фундаментальной и прикладной направленности. Прежде всего, сохраняется дискуссия о роли переменного потенциала в формировании быстрой инактивации фотосинтеза и обсуждается возможность участия других сигнальных систем в этом ответе. Слабо исследованными остаются механизмы формирования быстрой инактивации фотосинтеза и пути ее связи с устойчивостью фотосинтетического аппарата растений. Практически не исследованы факторы, которые могут модифицировать формирование переменных потенциалов и развитие быстрой инактивации фотосинтеза, т.е. могут, потенциально, стать основой для разработки методов управления устойчивостью и продуктивностью растений. Не исследована возможность дистанционного выявления быстрой инактивации фотосинтеза с

использованием оптических методов, что могло бы стать новым инструментом дистанционного мониторинга стрессовых ответов у растений.

Решение отмеченных вопросов может стать важным шагом в исследованиях фундаментальных основ стрессового сигналинга растений и развитии методов его прикладного применения. Таким образом, актуальность диссертационной работы Сухова В.С., проясняющей ранние механизмы системных ответов растения на действие стрессовых факторов, не вызывает сомнений.

### **Новизна проведенных исследований и полученных результатов**

Целью диссертационной работы являлось исследование вызванной переменным потенциалом быстрой инактивации фотосинтеза у высших растений, включая анализ ее механизмов и влияния на теплоустойчивость, а также поиск подходов к регуляции и мониторингу такой инактивации.

Показаны комплексные механизмы формирования быстрой инактивации фотосинтеза при распространении переменного потенциала, включая выявление роли инактивации  $H^+$ -АТФазы плазматической мембраны и связанных изменений внутри- и внеклеточного рН в снижении активности темновой стадии фотосинтеза, в инактивации процессов световой стадии фотосинтеза и в изменении открытости устьиц. Также выявлено, что искусственные изменения активности  $H^+$ -АТФазы при действии ингибиторов и активаторов модифицируют быстрые ответы фотосинтеза, вызванные переменным потенциалом.

Показано, что переменный потенциал вызывает повышение устойчивости растений к тепловому повреждению, включающее возрастание теплоустойчивости фотосистемы I в условиях высокой интенсивности нагрева и увеличение теплоустойчивости фотосистемы II в условиях меньшей интенсивности нагрева. Выявленные ответы опосредуются быстрой инактивацией фотосинтеза, включая активацию циклического потока электронов вокруг фотосистемы I, увеличение нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла и накопление АТФ в листе. В случае нагрева до высоких температур, дополнительным механизмом является снижение теплоустойчивости фотосистемы II, которое приводит к уменьшению потока электронов на фотосистему I и, тем самым, способствует теплоустойчивости этой фотосистемы.

Показано, что изменение параметров активности  $H^+$ -АТФазы, включая активацию/инактивацию при действии химических соединений (в частности, при обработке фитогормонами) и возрастание неоднородности такой активности в различных клетках, является важным фактором, модифицирующим переменный потенциал и быструю фотосинтетическую инактивацию

Также в исследовании показана возможность применения подходов оптического мониторинга (прежде всего, измерений спектральных характеристик отраженного света и их анализ) для оценки изменений активности фотосинтеза, вызванных переменным потенциалом.

В целом, проведенное исследование показывает новые пути адаптивной регуляции фотосинтеза высших растений при действии стрессоров и развивает новые подходы к управлению состоянием растений и к их мониторингу, опирающиеся на такую регуляцию.

### **Достоверность научных положений и выводов, сформулированных в диссертации**

Достоверность научных положений и выводов, сформулированных в диссертации, опирается, прежде всего, на то, что исследования проведены с использованием современных высокотехнологических экспериментальных методов и подходов, включая методы исследования фотосинтеза и транспирации (РАМ-флуориметрия, ОЛР-тест, измерения ассимиляции  $\text{CO}_2$  и транспирации с использованием инфракрасного газоанализатора), методы исследования спектральных характеристик света, отраженного от листьев растений, внутриклеточные и внеклеточные методы измерения электрических характеристик клеток, измерения содержания АТФ на основании люциферин-люциферазного метода и многие другие. Для углубленного анализа получаемых результатов были использованы (а в некоторых случаях, предложены) комплексные подходы к такому анализу, включая расчет стационарных нециклических и циклических потоков электронов и формирование тепловых карт изменений индексов отражения. Наконец, для анализа результатов в диссертационной работе широко используются разработанные автором математические модели, которые сочетают применение надежных и широко-используемых подходов (например, фотосинтетическая модель Farquhar–von Caemmerer–Berry) с разработкой и использованием оригинальных методов и интерпретаций (например, детализированной математической модели процессов электрогенеза растительной клетки); разработанные модели были параметризованы и верифицированы. Используемые в диссертационном исследовании статистические методы представляются надежными и согласующимися с решаемыми задачами. В целом, исследование представляется понятным и логичным. Выводы соответствуют показанным в работе результатам и не противоречат современным представлениям об участии электрических сигналов в регуляции фотосинтеза и устойчивости наземных растений.

Достоверность научных результатов и выводов диссертационного исследования дополнительно подтверждается публикациями Сухова В.С. по его тематике. За последние 10 лет автор опубликовал 57 статей в научных журналах, индексируемых базами Web of Science и Scopus, из которых 45 статей – в журналах, входящих в Q1 или Q2 согласно SJR.

Все научные положения, выносимые на защиту, в полной мере отражены в опубликованных Суховым В.С. статьях. Такие публикационные показатели дают основание представлять диссертацию к защите в форме научного доклада. Результаты диссертационного исследования были также представлены на различных конференциях всероссийского и международного уровня.

Таким образом, достоверность результатов диссертации не вызывает сомнений, а результаты и выводы выглядят обоснованными.

### **Теоретическая и практическая значимость работы**

Представленные результаты исследования имеют как фундаментальную, так и прикладную значимость. С фундаментальной точки зрения, они расширяют современные представления о ранней регуляции фотосинтеза при действии стрессоров и роли в этом систем «дальнего» электрического сигналинга растений, включая выявление механизмов быстрой инактивации фотосинтеза после локального действия повреждающего фактора (ожог, экстремальный нагрев) и распространения переменного потенциала. Другим фундаментальным результатом является выявление влияния переменного потенциала на теплоустойчивость фотосинтетического аппарата и прояснение роли быстрой инактивации фотосинтеза в реализации такого влияния. Таким образом, диссертационная работа имеет высокую теоретическую значимость.

Практическая значимость работы обусловлена двумя группами результатов. Прежде всего, выявленные пути модификации переменного потенциала и быстрой инактивации фотосинтеза (в частности, обработка экзогенной абсцизовой кислотой и эпибрассинолидом) создают предпосылки для разработки методов управления устойчивостью и продуктивностью растений, путем изменения параметров их электрического сигналинга. Другая группа результатов связана с развитием методов оптического мониторинга ответов растений на действия стрессоров, путем измерения вызванных переменным потенциалом изменений активности фотосинтеза, которые, как показано в исследовании, могут быть выявлены на основании анализа спектральных характеристик отраженного света. Это означает, что измерения вызванных локальным действием стрессоров быстрых фотосинтетических ответов, которые опосредуются распространением переменных потенциалов, могут стать основой для разработки новых методов проксимального и дистанционного мониторинга действия стрессоров на растения. Дополнительным прикладным результатом, связанным с оптическим мониторингом состояния растений, является разработка прибора для измерения пространственного распределения фотохимического индекса отражения и его динамики в

различных условиях освещения, что подтверждается патентом на изобретение. Таким образом, практическая значимость диссертационной работы также высока.

### **Структура и содержание диссертационной работы**

Диссертационная работа Сухова В.С. представлена в виде научного доклада по совокупности работ. Диссертация изложена на 95 страницах и включает в себя введение, раздел «Основное содержание доклада», заключение и выводы, список публикаций автора, включая публикации за последние 10 лет, список литературы. Диссертация включает в себя 45 рисунков; список литературы содержит 158 источников, включая 150 иностранных.

Во введении обосновывается актуальность и новизна исследования, формулируются его цель и задачи, научно-практическая значимость и положения, выносимые на защиту.

В начале раздела «Основное содержание доклада» представляется краткая сводка об исследованиях переменного потенциала как части сигнальной системы растений и обоснование необходимости анализа его влияния на фотосинтез. Далее описываются использованные в исследовании экспериментальные методы и подходы к анализу результатов, включая как широко известные, так и разработанные лично автором. В ходе последующего изложения результатов диссертационного исследования, Сухов В.С. показывает ключевую роль переменного потенциала в формировании быстрой инактивации фотосинтеза у растений и основные изменения фотосинтетических параметров при развитии такой инактивации. В следующем блоке анализируются механизмы формирования вызванной переменным потенциалом быстрой инактивации фотосинтеза, которые включают в себя снижение поступления  $\text{CO}_2$  в фотосинтезирующие клетки, подавление процессов световой стадии фотосинтеза в ходе закисления люмена хлоропластов и, возможно, изменение открытости устьиц. Далее показано, что распространение переменного потенциала и развитие быстрой инактивации фотосинтеза повышает теплоустойчивость фотосинтетического аппарата и растения в целом; такие изменения, по-видимому, связаны с ростом циклического потока электронов, нефотохимического тушения флуоресценции и содержания АТФ в листе. Кроме того, в условиях сильного нагрева, возможным механизмом повышения теплоустойчивости фотосистемы I является усиление теплового повреждения фотосистемы II, вследствие снижения транспирации. Следующий раздел рассматривает возможные факторы, модифицирующие переменный потенциал и быстрые фотосинтетические ответы, среди которых можно выделить пространственную неоднородность активности  $\text{H}^+$ -АТФазы плазматической мембраны, водный дефицит и обработку экзогенными фитогормонами.

Последний раздел посвящен анализу возможности использования оптических методов для выявления вызванной переменным потенциалом быстрой инактивации фотосинтеза. В частности, показано, что фотохимический индекс отражения и ряд новых индексов отражения являются чувствительными к развитию такой инактивации.

В разделе «Заключение и выводы» обобщаются основные результаты работы в контексте места переменного потенциала в сигнальной системе растений и его влияния на фотосинтетические процессы и устойчивость растений. Также автор предлагает направления применения результатов исследования для развития мониторинга состояния растений.

Полученные результаты в полной мере отражены в публикациях автора, которые включают в себя 57 статей в индексируемых научных журналах за последние 10 лет.

### **Вопросы и замечания по диссертационной работе**

1. Усиление закисления люмена рассматривается в качестве одного из механизмов развития быстрой инактивации фотосинтеза. Каким образом осуществляется распространение протонного сигнала, вызванного переменным потенциалом и инактивацией  $H^+$ -АТФазы плазматической мембраны, из цитоплазмы в люмен хлоропластов?

2. Автор отмечает эффект активации фотосинтеза после распространения переменного потенциала. Часто ли наблюдалась такая активация?

3. Какие процессы в растительном организме могут мешать прохождению переменного потенциала? Могут ли они модифицировать роль переменного потенциала у растений?

4. Играет ли обратимое снижение активности  $H^+$ -АТФазы плазматической мембраны роль в формировании других физиологических ответов, вызванных переменным потенциалом?

Перечисленные замечания не имеют принципиального характера и не снижают научной значимости результатов и выводов диссертационного исследования.

### **Заключение**

С учетом изложенного, диссертационная работа Сухова Владимира Сергеевича «Вызванная переменным потенциалом быстрая инактивация фотосинтеза у высших растений: механизмы, связь с теплоустойчивостью, подходы к управлению и мониторингу» является законченной научно-квалификационной работой и по своему содержанию соответствует специальности 1.5.2 – Биофизика. Результаты работы имеют фундаментальное значение для исследований в области стрессового электрического сигналинга растений и его роли в регуляции процессов фотосинтеза. Диссертационная

работа имеет также высокую практическую значимость для развития методов управления продуктивностью растений при действии стрессоров и для разработки новых подходов к мониторингу их состояния.

По своей новизне, актуальности, объему выполненных исследований и их фундаментальной и прикладной значимости диссертационная работа Сухова Владимира Сергеевича полностью соответствует требованиям «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 года (в актуальной редакции), предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук, а ее автор Сухов Владимир Сергеевич заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.2 Биофизика.

**Официальный оппонент:**

Доктор биологических наук, профессор,  
член-корреспондент РАН, главный научный сотрудник,  
заведующий лабораторией управляемого фотобиосинтеза  
Федерального государственного бюджетного  
учреждения науки «Институт физиологии  
растений им. К.А. Тимирязева  
Российской академии наук»  
(ИФР РАН)



**Аллахвердиев Сулейман Ифхан-оглы**

*14.01.2026*

Подпись доктора биологических наук, профессора, члена-корреспондента РАН, главного научного сотрудника, заведующего лабораторией управляемого фотобиосинтеза ИФР РАН Аллахвердиева С.И. удостоверяю



ученый секретарь ИФР РАН  
**Лобус Николай Васильевич**



Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук (ИФР РАН), г. Москва.

Адрес: 121276, г. Москва, ул. Ботаническая, 35

Телефон: +7 925-131-69-96

E-mail: [suleyman.allakhverdiev@gmail.com](mailto:suleyman.allakhverdiev@gmail.com)