

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ДИССЕРТАЦИОННОГО СОВЕТА 24.2.340.06, СОЗДАННОГО НА БАЗЕ
ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО АВТОНОМНОГО ОБРАЗОВАТЕЛЬНОГО
УЧРЕЖДЕНИЯ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ «НАЦИОНАЛЬНЫЙ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ НИЖЕГОРОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМ. Н.И. ЛОБАЧЕВСКОГО» МИНИСТЕРСТВА НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ, ПО ДИССЕРТАЦИИ НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ
ДОКТОРА НАУК

аттестационное дело № _____

решение диссертационного совета от 05.02.2026 г. № 1

О присуждении Сухову Владимиру Сергеевичу, гражданину России, ученой степени доктора биологических наук.

Диссертация «Вызванная вариабельным потенциалом быстрая инактивация фотосинтеза у высших растений: механизмы, связь с теплоустойчивостью, подходы к управлению и мониторингу» в виде научного доклада по специальности **1.5.2 – биофизика** принята к защите 15.09.2025 г., протокол № 14, диссертационным советом 24.2.340.06, созданным на базе Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (603022, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, приказ Минобрнауки РФ от 14 октября 2016 года № 1256/нк).

Соискатель, Сухов Владимир Сергеевич, 1981 года рождения, в 2003 г. с отличием окончил специалитет ГОУ ВПО «Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского» по специальности биофизика.

Соискатель ученой степени доктора наук имеет диплом кандидата биологических наук от 12 января 2007 г. серия ДКН № 014482. Соискатель ученой степени доктора наук имеет диплом доцента от 19 марта 2020 г. серия ДОЦ № 002748.

В период подготовки диссертации Сухов В.С. работал в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в должности доцента кафедры биофизики Института биологии и биомедицины.

Диссертация Сухова Владимира Сергеевича «Вызванная вариабельным потенциалом быстрая инактивация фотосинтеза у высших растений: механизмы, связь с теплоустойчивостью, подходы к управлению и мониторингу» выполнена на базе кафедры биофизики Института биологии и

биомедицины Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, была рекомендована к защите на расширенном заседании кафедры биофизики Института биологии и биомедицины ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского» 21.05.2025 (Протокол №10).

Официальные оппоненты:

Аллахвердиев Сулейман Ифхан-оглы, 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), г. Москва;

Соловченко Алексей Евгеньевич, доктор биологических наук, профессор кафедры биоинженерии Биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», г. Москва;

Антал Тарас Корнелиевич, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, руководитель НИЦ химико-биологических и медицинских исследований Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Псковский государственный университет», г. Псков;

дали положительные отзывы на диссертацию.

В положительном отзыве официального оппонента д.б.н., проф., чл.-корр. РАН **Аллахвердиева Сулеймана Ифхан-оглы** отмечается, что тема диссертации Сухова В.С., направленной на выявление ранних механизмов системных ответов растения на действие стрессовых факторов, является актуальной. В диссертации выявлены комплексные механизмы быстрой инактивации фотосинтеза и повышения теплоустойчивости растений при распространении переменного потенциала, установлен ряд факторов, модифицирующих электрические сигналы и фотосинтетические ответы, и показана возможность применения подходов оптического мониторинга для оценки вызванной переменным потенциалом быстрой инактивации фотосинтеза. Оппонент отмечает, что достоверность полученных результатов подтверждается использованием современных экспериментальных методов и подходов и разработанных автором математических моделей, а также публикациями автора, количество которых дает основание для представления диссертации к защите в форме научного доклада. Результаты Сухова В.С. имеют высокую фундаментальную и прикладную значимость, расширяя представления о ранней регуляции фотосинтеза при действии стрессоров и участии электрических сигналов в этом процесса и создавая основу для разработки новых методов управления продуктивностью растений и их оптического мониторинга.

Вопросы и замечания по диссертационной работе:

1. Усиление закисления люмена рассматривается в качестве одного из механизмов развития быстрой инактивации фотосинтеза. Каким образом осуществляется распространения 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 наблюдается 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 в формировании других физиологических ответов, вызванных переменным потенциалом?

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

С учетом изложенного, оппонент считает, что 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 значения для исследований в области стрессового электрического сигналинга растений и его роли в регуляции процессов фотосинтеза. Диссертационная работа также имеет высокую практическую значимость для развития методов управления продуктивностью растений при действии стрессоров и для разработки подходов к мониторингу их состояния.

Оппонент считает, что 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.

В положительном отзыве официального оппонента д.б.н. **Соловченко Алексея Евгеньевича** отмечается, что тема диссертации Сухова В.С. является актуальной в связи с необходимостью выявления роли электрических сигналов в регуляции физиологических процессов у растений и развития методов оптического мониторинга, чувствительных к быстрым и «тонким» перестройкам в растительном организме. Оппонент отмечает следующие ключевые аспекты в новизне диссертационного исследования: разработку ряда инновационных методов экспресс-анализа стрессовых ответов растения по изменениям их спектров отражения; выявление механизмов формирования взаимосвязи переменного потенциала, снижения активности фотосинтетических

процессов и активации защитных механизмов фотосинтетического аппарата; разработку математической модели, связывающей генерацию электрических потенциалов и акклимационных изменений функций фотосинтетического аппарата. В отзыве отмечается достоверность научных положений и выводов, сделанных по результатам диссертационного исследования, а также достаточность количества статей для представления диссертации к защите в форме научного доклада. Оппонент отмечает фундаментальную и прикладную значимость работы, особо подчеркивая практическую важность разработанных неинвазивных оптических методов оценки акклимации растений на основании измерения индексов семейства PRI. В диссертации Сухова В.С. решена проблема взаимосвязи переменного потенциала, быстрой инактивации фотосинтеза и влияния этих явлений на стресс-толерантность высших растений, разработаны методические подходы к неинвазивному дистанционному мониторингу этих явлений. Основные результаты и выводы работы имеют высокое фундаментальное и прикладное значение. Разработанные неинвазивные методы мониторинга состояния растений при стрессах и сопровождающих их явлений имеют высокий потенциал для внедрения в практику точного растениеводства.

Замечания по диссертационной работе:

1. На рис. 1 не ясна ориентировочная величина системного потенциала (выглядит как практически ровная линия).

2. В разделе 2.2.14 желательно было бы уточнить методы и (или) алгоритмы «анализа моделей». Перечисленные программы не могут считаться наименованиями методов.

3. На рис. 4 и аналогичных наряду с примерами кривых желательно бы указывать меру разброса для высшей полученной выборки данных (например, стандартное отклонения в характерных/ключевых точках кривых).

4. Насколько данные, представленные на рис. 8б, существенны для понимания связи между переменным потенциалом и развитием NPQ? Показанная амплитуда изменений очень мала и свидетельствует, скорее, о том, что упомянутая связь имеет существенное значение только в присутствии актиничного света.

5. Аналогичный вопрос о физиологической (на статистической!) значимости наблюдаемых изменений можно поставить в отношении малых изменений квантового выхода фотосистемы II (рис. 14б, 17б, 24б, 26в и т.д.).

6. Имеется ряд терминологических неточностей. Так, коэффициент отражения характеризует не интенсивность отраженного света, а отражательную способность объекта (это отношение интенсивностей света, отраженного объектом, и света, упавшего на объект).

Сделанные замечания не являются принципиальными, не снижают ценности научного исследования и не влияют на теоретические и практические результаты диссертации.

С учетом вышеизложенного, оппонент считает, что по своей новизне, актуальности, объему выполненных исследований и их практической значимости диссертационная работа Сухова

Владимира Сергеевича 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.

В положительном отзыве официального оппонента д.б.н. **Антала Тараса Корнелиевича** отмечается присутствие целостных представлений о механизмах и роли регуляторного влияния переменного потенциала на фотосинтетические процессы и устойчивость фотосинтетического аппарата и растения к неблагоприятным факторам, вследствие чего цель и задачи диссертационного исследования Сухова В.С. имеют высокую актуальность и научную новизну. Оппонент также отмечает обоснованность научных положений, выносимых на защиту. Отмечается, что диссертация Сухова В.С. обобщает большой массив результатов, а по своей теме, использованным методам, основным выводам и вкладу результатов в научную область соответствует специальности «Биофизика».

В то же время, оппонент отмечает, что при прочтении отдельных разделов диссертационной работы возникают вопросы, которые требуют комментариев со стороны автора.

1. Основным является вопрос практической значимости данного исследования в тех прогнозах и перспективах, которые приведены в диссертации. В частности, это касается возможного практического применения выявленных механизмов регуляции фотосинтеза, механизмов управления и имитации переменного потенциала и разработанных технологий мониторинга переменного потенциала. Так в разделе «Теоретическая и практическая значимость работы» указано, что «... разработанные методы управления теплоустойчивостью могут быть использованы для быстрой коррекции ответов растения на условия среды и стать одним из инструментов «точного земледелия»». Необходимо отметить, что в экспериментальной части исследования для индукции переменного потенциала, в основном, использовалось локальное термическое воздействие – ожог первого листа, который также вызывал опосредованную регуляцию фотосинтетических реакций, повышение теплоустойчивости фотосинтетического аппарата и целого растения. При этом наблюдаемые изменения квантовых выходов ФС2 и 2 в ближайшем к поврежденному листу были порядка 10% от максимальных значений, внутриклеточные изменения рН были также незначительны (~0.2), а толерантность подвергнутых ожогу растений к нагреву возросла в узком диапазоне воздействий (нагрев до 53°C). Могут ли столь незначительные изменения, вызванные искусственным воздействием – локальным ожогом, иметь практическую целесообразность и значимость в природе и сельском хозяйстве? Для каких естественных условий могут быть актуальны воздействия, способные индуцировать переменный потенциал и наблюдаемую инактивацию фотосинтеза? Не является ли спекулятивным предположение о возможной значимости переменного потенциала в естественных условиях и сельском хозяйстве?

2. В работе также предполагается возможность имитации или усиления действия переменного потенциала на растения с помощью отдельных реагентов для повышения толерантности к стрессовым воздействиям. Ведутся ли в настоящее время полевые работы в этом направлении? Имеются ли предварительные результаты?

3. В рамках диссертационного исследования разработаны оптические методы на основе высокочувствительного измерения и анализа спектров отражения, параметры которых хорошо коррелируют с показателями переменного потенциала, фотосинтеза и содержания воды в растении. В чем преимущество этих методов (PRI, узкополосных и широкополосных спектральных индексов), например, перед прямыми измерениями NPQ, величина которого значительно возрастает при действии переменного потенциала и которое достаточно просто измерять? Можно ли использовать разработанные методы для мониторинга процессов инактивации фотосинтеза при любых других стрессовых воздействиях (без привязки к переменному потенциалу)?

4. Аббревиатура научных терминов приведена в смешанном (русском и английском) виде, например, CEF (англ.), ФС1 и ФС2 (рус.). Лучше придерживаться одного варианта.

5. Расчет циклического электронного транспорта в работе приводится на основе показателей квантовых выходов ФС1 и ФС2. Данный способ, по-видимому, является допустимым. Использовались ли альтернативные традиционные методы оценки CEF, например, путем измерения скорости темнового восстановления P700+ (по сигналу ЭПР или изменению поглощения на 810) после вспышки дальнего красного света?

6. На приведенной схеме (Рис. 29) NPQ и CEF показаны как независимые друг от друга механизмы, однако они взаимосвязаны. Так известно, что CEF стимулирует NPQ в растениях. Более того, CEF может приводить к росту выработки АТФ.

7. В заключении содержится фраза: «Учитывая спектр флуоресценции ФС2 (Pedrós et al., 2008), вызванные переменным потенциалом изменения индекса RI(692,662) могут быть связаны с изменениями флуоресценции хлорофилла а; в частности, за счет снижения такой флуоресценции при росте NPQ после распространения переменного потенциала». Измеряли ли в работе напрямую изменения выхода флуоресценции хлорофилла при действии переменного потенциала?

Вместе с тем, указанные замечания не умаляют значимости диссертационного исследования. Оппонент считает, что диссертационная работа в виде научного доклада Сухова Владимира Сергеевича соответствует всем требованиям «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г., №842 (ред. от 16.10.2024), предъявляемым к диссертации на соискание ученой степени доктора наук, а ее автор заслуживает присуждения ему ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.2. – биофизика.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научный центр биологических исследований

Российской академии наук» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, г. Пущино, в своем **положительном отзыве**, подписанным д.б.н., главным научным сотрудником Института фундаментальных проблем биологии Российской академии наук – обособленного подразделения ФГБУН «Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научный центр биологических исследований Российской академии наук» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации Ивановым Борисом Николаевичем и утвержденным директором ФГБУН «Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научный центр биологических исследований Российской академии наук» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, д.ф.-м.н. Грабарником Павлом Яковлевичем указывает, что диссертационное исследование, посвященное изучению механизмов и значимости быстрой инактивации фотосинтеза при распространении переменного потенциала, является актуальным.

В отзыве ведущей организации отмечается, что центральным фундаментальным результатом работы Сухова В.С. является выявление механизмов вызванной переменным потенциалом быстрой инактивации фотосинтеза; также показано положительное влияние такой инактивации на теплоустойчивость фотосинтетического аппарата и растения в целом. Основными прикладными результатами диссертационного исследования является выявление факторов, модифицирующих переменный потенциал и быструю инактивацию фотосинтеза, которую могут быть использованы в качестве основы для развития подходов к управлению устойчивостью растений, и разработку методов оптического отслеживания распространения переменного потенциала и инактивации фотосинтеза на основании спектральных характеристик отраженного света, которые могут быть использованы в дистанционном мониторинге растений.

В отзыве ведущей организации отмечается, что достоверность научных положений, выводов и заключений базируется на использовании современных экспериментальных методов исследования растений, применении статистических методов и анализе разработанных математических моделей исследуемых процессов. Все научные положения, выносимые на защиту, в полной мере отражены в опубликованных Суховым В.С. статьях, включая 57 статей за 2016-2025 гг., 42 статьи из которых опубликованы в журналах, входящих в Q1 (SJR). Также указывается, что результаты диссертационного исследования прошли надежную апробацию и хорошо известны специалистам в области биофизики, фотобиологии и физиологии растений.

Принципиальных замечаний к рецензируемой диссертационной работе нет. По сути работы имеются уточняющие вопросы и комментарии:

1. В подразделе 2.4.4. «Роль защелачивания апопласта в формировании вызванной переменным потенциалом быстрой инактивации фотосинтеза» анализ влияния рН апопласта на фотосинтез опирается на серию детализированных математических моделей, разработанных автором. В то же время, гипотеза о снижении фотосинтеза при защелачивании апопласта может быть дополнительно проверена на простой экспериментальной модели, а именно путем измерения

параметров световой стадии фотосинтеза при увеличении рН среды инкубации протопластов, имитирующем защелачивание внеклеточной среды. Потенциально, исследование такой экспериментальной модели позволило бы даже оценить временные характеристики развития ответа и его зависимость от величины изменения рН.

2. В подразделе 2.4.5 «Анализ потенциальной роли устьиц в формировании вызванной переменным потенциалом быстрой инактивации и активации фотосинтеза» показано, что изменения проводимости устьиц после формирования переменного потенциала могут иметь достаточно сложный характер (имеется, как минимум, две фазы снижения проводимости и одна фаза возрастания проводимости, рис. 20А и 21). С другой стороны, в том же разделе обсуждается возможность формирования ответов фотосинтеза на переменный потенциал в результате изменения проводимости устьиц и транспорта CO_2 в лист растения. Таким образом, можно ожидать, что при определенных условиях у растений могут формироваться многофазные ответы фотосинтеза на переменный потенциал, включающие в себя как фазы активации, так и фазы инактивации фотосинтетических процессов. Известно ли что-нибудь о подобных ответах фотосинтеза?

В дополнение к двум представленным выше вопросам следует четко сформулировать в диссертации аргументы, подтверждающие положение о том, что изменения характеристик фотосинтеза являются следствием развития переменного потенциала, а не отражением параллельно протекающих процессов.

3. Обращает на себя внимание (подраздел 2.5.1) выявление температуры 53°C как значения, при котором наблюдается эффект «снижения подавления ростовых процессов после нагрева», тогда как «в условиях более слабого или более сильного нагрева он отсутствовал». Не связано ли это значение температуры с одной из критических точек состояния воды или биологических мембран?

4. В подразделе 2.7.1 «Анализ возможности использования PRI для выявления вызванной переменным потенциалом быстрой инактивации фотосинтеза» показана тесная связь между изменениями фотохимического индекса отражения и параметров фотосинтеза после индукции переменного потенциала. В том случае, если распространение переменного потенциала по листу происходит с ограниченной скоростью, можно ожидать, что и развитие ответов фотосинтеза, и формирование изменений фотохимического индекса отражения будет происходить в разных участках листа с разной динамикой и, возможно, амплитудой. Потенциально, такая неоднородность формирования изменений сама может быть использована при детекции вызванных переменным потенциалом фотосинтетических ответов на основе измерения фотохимического индекса отражения (по неоднородности распределения фотохимического индекса в пределах листа). Исследовалась ли такая возможность?

Кроме того, в отзыве ведущей организации имеется ряд незначительных замечаний.

1. Возможно, на рис. 1 следовало бы указать к каким фазам листа, апопласту или цитоплазме относятся знаки плюс и минус. Упоминание в тексте при описании этого рисунка направления реакции «в сторону деполяризации» или «гиперполяризации» стало бы более ясным.

2. В подразделе 2.2.3 «Измерения электрической активности» пригодилась бы принципиальная схема измерений, которая наглядно, а не схематично появляется только через 10 страниц на рис. 5. В этом же разделе следовало бы подробнее определить, что такое «метаболический потенциал», который, как указано на рис. 13, «определяли микроэлектродным методом по изменению мембранного потенциала».

3. В подразделе 2.2.9 «Измерение содержания АТФ в листе» не вполне ясно, что такое «Световые суммы».

4. В разделе 2.3.1 «Анализ влияния локальных повреждений...» во фразе «Сравнение средних амплитуд...» вероятно, имеются в виду средние значения амплитуд?

5. В этом же разделе на рис. 3 и при описании этого рисунка присутствует величина «Е» в ммоль $m^{-2}s^{-1}$, которая не расшифровывается. В подразделе 2.2.3 имеются обозначения метаболический потенциал (E_p) и мембранный потенциал (E_m); однако, судя по контексту, Е является параметром, характеризующим транспирацию, что ясно обозначено только на рис. 20.

6. Отдельно следует отметить, что на рис. 9б ассимиляция приобретает отрицательное значение. Это изменение показывает выделение CO_2 ?

7. В подразделе 2.4.1 на рис. 11 и при описании этого рисунка написано об измерениях «при затемнении» и «в условиях затемнения». Означает ли это, что как указано на рис. 8 «измерения проводились без актиничного света»? Или было частичное «затемнение»?

8. В подразделе 2.6.2 на рис. 32 следовало бы объяснить отличия двух рисунков, показывающих переменные потенциалы после 4-х суток засухи. Фраза в тексте «После 4 суток засухи (Рис. 32б) ... в листе в равном соотношении наблюдались небольшие переменные потенциалы (менее 10-15 мВ) и гиперполяризационные сигналы, которые были идентифицированы как системные потенциалы (Zimmermann et al., 2009; 2016)» не достаточна.

9. В подразделе 2.7.1 на рис. 37 указано, что « NPQ_F измерялся как быстро релаксирующая в темноте компонента NPQ (5 мин) с использованием OpenFluorCam FC 800-O/1010. PRI измерялась (измерялся?) с использованием разработанной системы PRI -имиджинга [A35,A43]. ΔPRI рассчитывали как разность PRI на свету и в условиях затемнения». ΔPRI тоже через 5 мин? Через 10 мин?

10. В этом же подразделе написано «Между амплитудами изменений PRI и исследованных фотосинтетических показателей (NPQ , ϕ_{PSII} , ϕ_{PSII}) наблюдались статистически значимые корреляции Пирсона [A16]. Хорошо бы привести рисунок.

В отзыве ведущей организации отмечается, что приведенные замечания, однако, ни в какой мере не уменьшают значимость результатов проведенной работы.

Ведущей организацией сделано заключение, что диссертация Сухова Владимира Сергеевича «Вызванная переменным потенциалом быстрая инактивация фотосинтеза у высших растений: механизмы, связь с теплоустойчивостью, подходы к управлению и мониторингу» представляет собой оригинальный, самостоятельный и законченный научный труд, изложенный в форме научного доклада, в котором на основании выполненных автором исследований и разработок содержится решение научной проблемы роли переменного потенциала в регуляции основной трофической функции растения, фотосинтеза. Решение этой проблемы вносит вклад не только в понимание биофизических механизмов природных явлений, но и имеет важное научно-практическое значение для физиологии растений, и, в целом, для агробиологии. По своей актуальности, теоретической и практической значимости полученных результатов, их научной новизне, достоверности и обоснованности положений и выводов диссертационная работа Сухова Владимир 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 докторским диссертациям, а ее автор заслуживает присуждения искомой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.2 – биофизика.

Соискатель имеет 66 статей по теме диссертации, включая 57 статей за последние 10 лет (2016-2025 гг.), в рецензируемых научных изданиях, определяемых в соответствии с рекомендацией ВАК для соискателей ученой степени доктора наук, оформленной **в виде научного доклада**. Все издания, в которых опубликованы статьи за последние 10 лет, индексируются в международных базах данных Web of Science и/или Scopus; 45 таких статей (79%) было опубликовано в журналах, входящих в Q1 или Q2 (SJR).

Опубликованные работы посвящены исследованию переменных потенциалов, регуляции фотосинтетических процессов и теплоустойчивости у высших растений, а также развитию методов оптического мониторинга растений и разработке математических моделей биологических процессов (прежде всего, процессов электрического сигналинга и фотосинтеза). Опубликованные работы в полной мере отражают результаты диссертационного исследования.

Результаты диссертационного исследования доложены на научных конференциях международного и всероссийского уровня; в рамках исследования зарегистрирован 1 РИД.

Авторский вклад соискателя составляет 87%. Недостоверные сведения об опубликованных соискателем ученой степени работах, в которых изложены основные научные результаты диссертации, в диссертации Сухова В.С. отсутствуют.

Научные работы по теме диссертации за последние 10 лет (2016-2025 гг.):

1. **V. Sukhov**. Electrical signals as mechanism of photosynthesis regulation in plants // *Photosynthesis Research*. – 2016. – V. 130. – № 1-3. – P. 373-387.

2. L. Surova, O. Sherstneva, V. Vodeneev, L. Katicheva, M. Semina, **V. Sukhov**. Variation potential-induced photosynthetic and respiratory changes increase ATP content in pea leaves // *Journal of Plant Physiology*. – 2016. – V. 202. – P. 57-64.
3. **V. Sukhov**, L. Surova, E. Morozova, O. Sherstneva, V. Vodeneev. Changes in H⁺-ATP synthase activity, proton electrochemical gradient, and pH in pea chloroplast can be connected with variation potential // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – V. 7. – P. 1092.
4. L. Surova, O. Sherstneva, V. Vodeneev, **V. Sukhov**. Variation potential propagation decreases heat-related damage of pea photosystem I by two different pathways // *Plant Signaling and Behavior*. – 2016. – V. 11. – P. E1145334.
5. В.А. Воденеев, О.Н. Шерстнева, Л.М. Сурова, М.М. Семина, Л.А. Катичева, **В.С. Сухов**. Изменение параметров индуцированных электрическими сигналами ответов фотосинтеза при увеличении возраста проростков пшеницы // *Физиология растений*. – 2016. – Т. 63. – № 6. – С. 873-880.
6. О.Н. Шерстнева, В.А. Воденеев, Л.М. Сурова, Е.М. Новикова, **В.С. Сухов**. Использование математической модели переменного потенциала для анализа его влияния на фотосинтез высших растений // *Биологические мембраны*. – 2016. – Т. 33. – № 4. – С. 293-302.
7. В.А. Воденеев, Л.А. Катичева, **В.С. Сухов**. Электрические сигналы у высших растений: механизмы генерации и распространения // *Биофизика*. – 2016. – Т. 61. – № 3. – С. 598-606.
8. **V. Sukhov**, V. Gaspriovich, S. Mysyagin, V. Vodeneev. High-temperature tolerance of photosynthesis can be linked to local electrical responses in leaves of pea // *Frontiers in Physiology*. – 2017. – V. 8. – P. 763.
9. E. Sukhova, E. Akinchits, **V. Sukhov**. Mathematical models of electrical activity in plants // *Journal of Membrane Biology*. – 2017. – V. 250. – № 5. – P. 407-423.
10. Е.М. Новикова, В.А. Воденеев, **В.С. Сухов**. Разработка математической модели потенциала действия высших растений, учитывающей роль вакуоли в генерации электрического сигнала // *Биологические мембраны*. – 2017. – Т. 34. – № 2. – С. 109-125.
11. **В.С. Сухов**, В.В. Гаспирович, Е.Н. Громова, М.М. Ладейнова, Ю.В. Сеницына, Е.В. Березина, Е.К. Акинчиц, В.А. Воденеев. Снижение проводимости мезофилла для CO₂ как механизм влияния абсцизовой кислоты на фотосинтез проростков гороха и пшеницы // *Биологические мембраны*. – 2017. – Т. 34. – № 3. – С. 174-185.
12. E. Sukhova, M. Mudrilov, V. Vodeneev, **V. Sukhov**. Influence of the variation potential on photosynthetic flows of light energy and electrons in pea // *Photosynthesis Research*. – 2018. – V. 136. – № 2. – P. 215-228.
13. V. Vodeneev, M. Mudrilov, E. Akinchits, I. Balalaeva, **V. Sukhov**. Parameters of electrical signals and photosynthetic responses induced by them in pea seedlings depend on the nature of stimulus // *Functional Plant Biology*. – 2018. – V. 45. – № 2. – P. 160-170.

14. E. Sukhova, **V. Sukhov**. Connection of the photochemical reflectance index (PRI) with the photosystem II quantum yield and the nonphotochemical quenching can be dependent on variation of photosynthetic parameters among investigated plants: A meta-analysis // *Remote Sensing*. – 2018. – V. 10. – № 5. – P. 771.
15. Е.М. Сухова, **В.С. Сухов**. Зависимость поступления CO₂ в растительную клетку от активности H⁺-АТФ-азы плазматической мембраны. Теоретический анализ // *Биологические мембраны*. – 2018. – Т. 35. – № 1. – С. 52-65.
16. **V. Sukhov**, E. Sukhova, V. Vodeneev. Long-distance electrical signals as a link between the local action of stressors and the systemic physiological responses in higher plants // *Progress in Biophysics and Molecular Biology*. – 2019. – V. 146. – P. 63-84.
17. **V. Sukhov**, E. Sukhova, E. Gromova, L. Surova, V. Nerush, V. Vodeneev. The electrical signals-induced systemic photosynthetic response is accompanied with changes in photochemical reflectance index in pea // *Functional Plant Biology*. – 2019. – V. 46. – № 4. – P. 328-338.
18. E. Sukhova, **V. Sukhov**. Analysis of light-induced changes in the photochemical reflectance index (PRI) in leaves of pea, wheat, and pumpkin using pulses of green-yellow measuring light // *Remote Sensing*. – 2019. – V. 11. – № 7. – P. 810.
19. E. Sukhova, L. Yudina, E. Akinchits, V. Vodeneev, **V. Sukhov**. Influence of electrical signals on pea leaf reflectance in the 400 - 800 nm range // *Plant Signaling and Behavior*. – 2019. – V. 14. – № 7. – P. E1610301.
20. Л.М. Сурова, О.Н. Шерстнева, С.А. Мысягин, В.А. Воденеев, **В.С. Сухов**. Влияние локального повреждения на транспирацию листьев гороха при различной влажности воздуха // *Физиология растений*. – 2019. – Т. 66. – № 1. – С. 58-65.
21. **В.С. Сухов**, Е.Н. Громова, Е.М. Сухова, Л.М. Сурова, В.Н. Неруш, В.А. Воденеев. Анализ связи показателей световой стадии фотосинтеза с фотохимическим индексом отражения (PRI) в условиях кратковременного освещения листа гороха // *Биологические мембраны*. – 2019. – Т. 36. – № 1. – С. 32-43.
22. Е.М. Сухова, Л.М. Юдина, В.А. Воденеев, **В.С. Сухов**. Анализ связи изменений фотохимического индекса отражения (PRI) и закисления люмена хлоропластов листьев гороха и герани в условиях кратковременного освещения // *Биологические мембраны*. – 2019. – Т. 36. – № 3. – С. 218-228.
23. L. Yudina, O. Sherstneva, E. Sukhova, M. Grinberg, S. Mysyagin, V. Vodeneev, **V. Sukhov**. Inactivation of H⁺-ATPase participates in the influence of variation potential on photosynthesis and respiration in peas // *Plants*. – 2020. – V. 11. – № 9. – P. 1585.
24. M. Ladeinova, M. Mudrilov, E. Berezina, D. Kior, M. Grinberg, A. Brilkina, **V. Sukhov**, V. Vodeneev. Spatial and temporal dynamics of electrical and photosynthetic activity and the content of phytohormones induced by local stimulation of pea plants // *Plants*. – 2020. – V. 9. – № 10. – P. 1364.

25. L. Yudina, E. Sukhova, O. Sherstneva, M. Grinberg, M. Ladeinova, V. Vodeneev, **V. Sukhov**. Exogenous abscisic acid can influence photosynthetic processes in peas through a decrease in activity of H⁺-ATP-ase in the plasma membrane // *Biology*. – 2020. – V. 9. – № 10. – P. 324.
26. L. Yudina, E. Sukhova, E. Gromova, V. Nerush, V. Vodeneev, **V. Sukhov**. A light-induced decrease in the photochemical reflectance index (PRI) can be used to estimate the energy-dependent component of non-photochemical quenching under heat stress and soil drought in pea, wheat, and pumpkin. // *Photosynthesis Research*. – 2020. – V. 146. – № 1-3. – P. 175-187.
27. E. Sukhova, **V. Sukhov**. Relation of photochemical reflectance indices based on different wavelengths to the parameters of light reactions in photosystems I and II in pea plants // *Remote Sensing*. – 2020. – V. 12. – № 8. – P. 1312.
28. E. Sukhova, L. Yudina, E. Gromova, V. Nerush, V. Vodeneev, **V. Sukhov**. Burning-induced electrical signals influence broadband reflectance indices and water index in pea leaves // *Plant Signaling and Behavior*. – 2020. – V. 15. – № 4. – P. 1737786.
29. M. Mudrilov, L. Katicheva, M. Ladeynova, I. Balalaeva, **V. Sukhov**, V. Vodeneev. Automatic determination of the parameters of electrical signals and functional responses of plants using the wavelet transformation method // *Agriculture*. – 2020. – V. 10. – № 1. – P. 7.
30. **В.С. Сухов**, Е.М. Сухова, Д.А. Ратницына, М.А. Гринберг, Л.М. Юдина, В.А. Воденеев. Теоретический анализ влияния флуктуаций активности Н⁺-АТФ-азы плазматической мембраны на холодоиндуцированные электрические реакции растительной клетки // *Биологические мембраны*. – 2020. – Т. 37. – № 4. – С. 299-312.
31. E. Sukhova, A. Khlopkov, V. Vodeneev, **V. Sukhov**. Simulation of a nonphotochemical quenching in plant leaf under different light intensities // *Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics*. – 2020. – V. 1861. – № 2. – P. 148138.
32. E. Sukhova, **V. Sukhov**. Electrical signals, plant tolerance to actions of stressors, and programmed cell death: Is interaction possible? // *Plants*. – 2021. – V. 10. – № 8. – P. 1704.
33. E. Sukhova, E. Akinchits, S.V. Gudkov, R.Y. Pishchalnikov, V. Vodeneev, **V. Sukhov**. A theoretical analysis of relations between pressure changes along xylem vessels and propagation of variation potential in higher plants // *Plants*. – 2021. – V. 10. – № 2. – P. 372.
34. M.A. Grinberg, S.V. Gudkov, I.V. Balalaeva, E. Gromova, Yu. Sinitsyna, **V. Sukhov**, V. Vodeneev. Effect of chronic β-radiation on long-distance electrical signals in wheat and their role in adaptation to heat stress // *Environmental and Experimental Botany*. – 2021. – V. 184. – P. 104378.
35. M. Mudrilov, M. Ladeinova, E. Berezina, M. Grinberg, A. Brilkina, **V. Sukhov**, V. Vodeneev. Mechanisms of specific systemic response in wheat plants under different locally acting heat stimuli // *Journal of Plant Physiology*. – 2021. – V. 258–259. – P. 153377.

36. E. Sukhova, D. Ratnitsyna, **V. Sukhov**. Stochastic spatial heterogeneity in activities of H⁺-ATPases in electrically connected plant cells decreases threshold for cooling-induced electrical responses // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2021. – V. 22. – № 15. – P. 8254.
37. E. Sukhova, L. Yudina, E. Gromova, A. Ryabkova, V. Vodeneev, **V. Sukhov**. Influence of local burning on difference reflectance indices based on 400–700 nm wavelengths in leaves of pea seedlings // *Plants*. – 2021. V. 10. – № 5. — P. 876.
38. E. Sukhova, L. Yudina, E. Gromova, A. Ryabkova, D. Kior, V. **Sukhov**. Complex analysis of the efficiency of difference reflectance indices on the basis of 400–700 nm wavelengths for revealing the influences of water shortage and heating on plant seedlings // *Remote Sensing*. – 2021. – V. 13. – № 5.– P. 962.
39. **V. Sukhov**, E. Sukhova, A. Khlopkov, L. Yudina, A. Ryabkova, A. Telnykh, E. Sergeeva, V. Vodeneev, I. Turchin. Proximal imaging of changes in photochemical reflectance index in leaves based on using pulses of green-yellow light // *Remote Sensing*. – 2021. – V. 13. – № 9. — P. 1762.
40. A. Khlopkov, O. Sherstneva, M. Ladeinova, M. Grinberg, L. Yudina, **V. Sukhov**, V. Vodeneev. Participation of calcium ions in induction of respiratory response caused by variation potential in pea seedlings // *Plant Signaling and Behavior*. – 2021. – V. 16. – № 4. – P. 1869415.
41. **V. Sukhov**, E. Sukhova, Yu. Sinitsyna, E. Gromova, N. Mshenskaya, A. Ryabkova, N. Ilin, V. Vodeneev, E. Mareev, P. Colin. Influence of magnetic field with schumann resonance frequencies on photosynthetic light reactions in wheat and pea // *Cells*. – 2021. – V. 10. – № 1. — P. 149.
42. E. Sukhova, E. Gromova, L. Yudina, A. Kior, Y. Vetrova, N. Ilin, E. Mareev, V. Vodeneev, **V. Sukhov**. Change in H⁺ transport across thylakoid membrane as potential mechanism of 14.3 Hz magnetic field impact on photosynthetic light reactions in seedlings of wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Plants*. – 2021. – V. 10. – № 10. — P. 2207.
43. Е.М. Сухова, В.А. Воденеев, **В.С. Сухов**. Математическое моделирование фотосинтеза и анализ продуктивности растений // *Биологические мембраны*. – 2021. – Т. 38. – № 1. – С. 20-43.
44. L. Yudina, E. Gromova, M. Grinberg, A. Popova, E. Sukhova, **V. Sukhov**. Influence of burning-induced electrical signals on photosynthesis in pea can be modified by soil water shortage // *Plants*. – 2022. – V. 11. – № 4. – P. 534.
45. E. Sukhova, D. Ratnitsyna, E. Gromova, **V. Sukhov**. Development of two-dimensional model of photosynthesis in plant leaves and analysis of induction of spatial heterogeneity of CO₂ assimilation rate under action of excess light and drought // *Plants*. – 2022. – V. 11. – № 23. – P. 3285.
46. E. Sukhova, D. Ratnitsyna, **V. Sukhov**. Simulated analysis of influence of changes in H⁺-ATPase activity and membrane CO₂ conductance on parameters of photosynthetic assimilation in leaves // *Plants*. – 2022. – V. 11. – № 24. – P. 3435.

47. M. Grinberg, M. Mudrilov, E. Kozlova, **V. Sukhov**, F. Sarafanov, A. Evtushenko, N. Ilyin, V. Vodeneev, C. Price, E. Mareev. Effect of extremely low-frequency magnetic fields on light-induced electric reactions in wheat // *Plant Signaling and Behavior*. – 2022. – V. 17. – № 1. – P. 2021664.

48. L. Yudina, E. Sukhova, M. Mudrilov, V. Nerush, A. Pecherina, A.A. Smirnov, A.S. Dorokhov, N.O. Chilingaryan, V. Vodeneev, V. Sukhov. Ratio of intensities of blue and red light at cultivation influences photosynthetic light reactions, respiration, growth, and reflectance indices in lettuce // *Biology*. – 2022. – V. 11. – № 1. – P. 60.

49. M. Grinberg, E. Gromova, A. Grishina, E. Berezina, M. Ladeinova, A.V. Simakin, **V. Sukhov**, S.V. Gudkov, V. Vodeneev. Effect of photoconversion coatings for greenhouses on electrical signal-induced resistance to heat stress of tomato plants // *Plants*. – 2022. – V. 11. – № 2. – P. 229.

50. E. Sukhova, **V. Sukhov**. Electrical signals in systemic adaptive response of higher plants: Integration through separation // *Bioelectricity*. – 2023. – V. 5. – № 2. – P. 126-131.

51. Е.М. Сухова, Л.М. Юдина, **В.С. Сухов**. Изменения активности H^+ -АТФазы плазматической мембраны как связующее звено между формированием электрических сигналов и развитием фотосинтетических ответов у высших растений // *Биохимия*. – 2023. – Т. 88. – № 10. – С. 1800–1817.

52. D. Ratnitsyna, L. Yudina, E. Sukhova, **V. Sukhov**. Development of modified Farquhar–von Caemmerer–Berry model describing photodamage of photosynthetic electron transport in C_3 plants under different temperatures // *Plants*. – 2023. – V. 12. – № 18. – P. 3211.

53. L. Yudina, E. Sukhova, E. Gromova, M. Mudrilov, Y. Zolin, A. Popova, V. Nerush, A. Pecherina, A.A. Grishin, A.A. Dorokhov, **V. Sukhov**. Effect of duration of LED lighting on growth, photosynthesis and respiration in lettuce // *Plants*. – 2023. – V. 12. – № 3. – P. 442.

54. E. Sukhova, L. Yudina, Y. Zolin, A. Popova, **V. Sukhov**. Development, verification, and analysis of simple mathematical model of lettuce productivity under different light conditions // *Horticulturae*. – 2023. – V. 9. – № 12. – P. 1259.

55. E. Sukhova, L. Yudina, E. Kozlova, **V. Sukhov**. Preliminary treatment by exogenous 24-epibrassinolide influences burning-induced electrical signals and following photosynthetic responses in pea (*Pisum sativum* L.) // *Plants*. – 2024. – V. 13. – № 23. – P. 3292.

56. **V. Sukhov**. Increasing stomatal CO_2 conductance as a potential mechanism of photosynthetic activation by electrical signals in terrestrial plants // *Frontiers in Plant Science*. – 2024. – V. 15. – P. 1476175.

57. E. Kozlova, L. Yudina, E. Sukhova, **V. Sukhov**. Analysis of electrome as a tool for plant monitoring: Progress and perspectives // *Plants*. – 2025. – V. 14. – № 10. – P. 1500.

Указанные публикации входят в перечень ВАК и международные реферативные базы данных и системы цитирования Web of Science и Scopus.

На диссертацию и автореферат поступило 7 отзывов, все положительные. В отзывах указывается, что представляемая работа посвящена актуальной проблеме, выполнена на высоком

методическом уровне, обладает существенной новизной, теоретической и практической. Отзывы получены из:

1. ФГБНУ ФИЦ «Институт цитологии и генетики СО РАН» за подписью зам. директора ФГБНУ ФИЦ ИЦИГ СО РАН, д.б.н., доцента **Афонникова Дмитрия Аркадьевича**. В отзыве, в качестве несущественных недостатков отмечен ряд грамматических ошибок и опечаток в тексте и неудачное использование термина «имиджинг» вместо «получение изображений»;

2. ФГБУН ФИЦ «Институт общей физики им. А.М. Прохорова Российской академии наук» ИОФ РАН за подписью руководителя Центра биофотоники, д.б.н., профессора, профессора РАН **Гудкова Сергея Владимировича**, без замечаний.

3. Института фундаментальных проблем биологии Российской академии наук – обособленное подразделение ФГБУН «Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научный центр биологических исследований Российской академии наук» (ИФПБ РАН, ФИЦ ПНЦБИ РАН) за подписью ведущего научного сотрудника лаборатории экологии и физиологии фототрофных организмов, д.б.н., **Креславского Владимира Даниловича**, без замечаний.

4. Уфимского Института биологии УФИЦ РАН за подписью заведующей лабораторией физиологии растений, д.б.н., профессора, **Кудояровой Гюзель Радомесовны**. В качестве замечания, в отзыве отмечается противоречие между важностью закрытия устьиц для реализации влияния переменного потенциала на фотосинтез и тем обстоятельством, что сильная засуха и АБК ингибируют этот ответ. Известно, что АБК и сильная засуха закрывают устьица. Логично было бы ожидать усиления ответа под влиянием обработки растений АБК и сильной засухой. В отзыве также отмечается, что это замечание не умаляет достоинств диссертации.

5. Института фундаментальных проблем биологии Российской академии наук – обособленное подразделение ФГБУН «Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научный центр биологических исследований Российской академии наук» (ИФПБ РАН, ФИЦ ПНЦБИ РАН) за подписью ведущего научного сотрудника ИФПБ РАН, к.б.н. **Руденко Натальи Николаевны**. В отзыве отмечается, что при отсутствии существенных замечаний, к диссертационной работе Сухова В.С. есть уточняющие вопросы, касающиеся экспериментальных постановок в отношении выращивания растений и условий проводимых измерений. Не указана интенсивность света при выращивании растений. Была ли она одной и той же для разных использованных видов? Соответствовала ли эта интенсивность оптимальным условиям выращивания для этих видов? В разделе «Объекты и основные методы исследования» при описании условий проведения измерений в отношении использованной интенсивности света указано, что «в исследовании широко использовалось $24 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ ». Чем определяется выбор такой низкой интенсивности света, очевидно не обеспечивающей высокую активность осуществления реакций фотосинтеза? В каждом отдельном эксперименте для каждого вида растений стоило указать как интенсивность света при измерении, так и концентрацию углекислого газа в камерах измерения, поскольку эти два параметра в

значительной степени определяют скорость ассимиляции углекислого газа листьями, скорость электронного транспорта, квантовые выходы фотосистем 1 и 2, а также величину нефотохимического тушения.

6. ФГБОУ ВО Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева за подписью профессора кафедры физиологии растений, д.б.н., профессора **Тараканова Ивана Германовича**, без замечаний.

7. Института фундаментальных проблем биологии Российской академии наук – обособленное подразделение ФГБУН «Федеральный исследовательский центр «Пушинский научный центр биологических исследований Российской академии наук» (ИФПБ РАН, ФИЦ ПНЦБИ РАН) за подписью ведущего научного сотрудника ИФПБ РАН, к.б.н. **Яныкина Дениса Валерьевича**. В отзыве приводятся замечания:

1) на стр. 21 вместо «статистической значимости различий» написано «достоверность различий».

2) на стр. 19 есть фраза «параметры световой стадии в хлоропластах». Непонятно, «световую стадию» чего автор имел в виду.

Отмечается, что эти замечания не умаляют теоретической и практической важности представленных в работе результатов, и ни каким образом не влияют на представленные в работе выводы.

Выбор официальных оппонентов и ведущей организации обосновывается их соответствием критериям требований, изложенных в пп. 22 и 24 «Положения о присуждении учёных степеней», утвержденного Постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842: являются компетентными по заявленной в диссертации специальности, имеют профильные публикации по проблеме диссертационного исследования и способны объективно оценивать актуальность темы диссертации, а также достоверность, теоретическую значимость и научно-практическую ценность полученных в работе результатов (сведения о них размещены на официальном сайте ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»: <https://diss.unn.ru/1584>).

Диссертационный совет отмечает, что на основании выполненных соискателем исследований:

- **раскрыты** комплексные механизмы формирования индуцированной переменным потенциалом быстрой инактивации фотосинтеза, базирующиеся на вызванной электрическими сигналами инактивации световой стадии фотосинтеза, на снижении проводимости мезофилла клеток листа для CO₂ и на изменении проводимости устьиц и **доказана** ключевая роль обратимой инактивации H⁺-АТФазы плазматической мембраны и связанных изменений внутри- и внеклеточного рН в реализации таких механизмов.

- **показано** сложное влияние переменного потенциала на термостойкость фотосинтетического аппарата (индукция снижения термостойкости фотосистемы II и увеличения термостойкости фотосистемы I в условиях сильного нагрева; индукция увеличения термостойкости фотосистемы II в условиях более слабого нагрева) и **раскрыты** пути такого влияния, включая возрастание содержания АТФ, усиление циклического потока электронов и увеличение NPQ, а также уменьшение транспирации листа в условиях нагрева.

- **выявлены** факторы, модифицирующие формирование переменного потенциала и быстрой инактивации фотосинтеза, включая переменность активности H^+ -АТФазы плазматической мембраны, длительное действие засухи и предварительную обработку экзогенными абсцизовой кислотой и эпибрассинолидом.

- **разработаны** оптические методы для выявления распространения электрических сигналов и формирования быстрой инактивации фотосинтеза у высших растений, базирующиеся на измерении спектров отраженного света и на последующем анализе изменений широко известных (фотохимический индекс отражения, PRI) и впервые предложенных (RI(571,542), RI(538,500), RI(646,554) и RI(692,662)) узкополосных индексов отражения.

Теоретическая значимость исследования обоснована тем, что:

- **разработаны** теоретические представления о роли электрических сигналов в формировании быстрых фотосинтетических ответов высшего растения на локальное действие повреждающих факторов и в повышении его устойчивости к действию неблагоприятных условий среды, включая высокие температуры.

- **изучены** связи между параметрами переменного потенциала и быстрых фотосинтетических ответов в условиях естественной переменности параметров ВП, в условиях различных расстояний от зоны повреждения, в условиях дополнительного воздействия фитогормонами, ингибиторами и активаторами H^+ -АТФазы и **подтверждена** ключевая роль переменного потенциала в формировании фотосинтетических ответов высших растений.

- **разработан** ряд математических моделей процессов фотосинтеза и электрогенеза, которые позволяют теоретически исследовать связь электрического сигналинга и фотосинтеза у высших растений.

Значение полученных соискателем результатов исследования для практики подтверждается тем, что:

- **показано** принципиальное сходство влияния переменного потенциала и непосредственного действия абиотических стрессоров (избыточный свет, нагрев, засуха) на показатели отражения листьев высших растений, включая фотохимический индекс отражения.

- **предложен** метод комплексного анализа чувствительности индексов отражения к действию неблагоприятных факторов и распространению стрессовых сигналов, который базируется на построении двумерных тепловых карт, учитывающих направление и статистическую значимость

изменений индексов.

- **разработан** ряд подходов для повышения эффективности применения индекса отражения PRI для выявления влияния неблагоприятных факторов и стрессовых сигналов на фотосинтез (использование измерительных вспышек желто-зеленого света при регистрации PRI, использование изменений PRI, использование модифицированных PRI) и **создан** прототип системы для измерения пространственного распределения PRI в растении (зарегистрирован РИД).

- **показана** чувствительность отражения в широких спектральных диапазонах и широкополосных индексов отражения в листьях высших растений к распространению переменного потенциала.

- **предложен** улучшенный метод расчета циклического потока электронов через фотосистему II на базе измерений F_{PSI} и F_{PSII} в условиях исследуемого актиничного освещения и актиничного освещения с низкой интенсивностью.

Оценка достоверности результатов исследования выявила, что:

- **научные положения и выводы** базируются на результатах экспериментальных исследований с достаточным количеством экспериментальных данных и на анализе математических моделей, разработанных на основе общепринятых теорий, параметризованных и верифицированных на основании данных диссертационного исследования или литературы.

- **использованы** современное надежное оборудование, материалы и реагенты, адекватные методы получения и обработки данных и их статистического анализа; экспериментальные методы, позволяющие получать воспроизводимые результаты исследований.

- **установлено** соответствие результатов экспериментов с теоретическими предпосылками и обоснованиями и результатами других авторов, представленными в научной литературе.

Личный вклад соискателя состоит в непосредственном участии в проведении работы на всех этапах её выполнения, включая постановку цели и задач, планирование экспериментов и их проведение, анализ данных, разработку математических моделей, обработку и интерпретацию полученных результатов, а также подготовку публикаций по теме диссертационного исследования и представление результатов на научных конференциях.

Диссертация является целостным, законченным научным исследованием, охватывает основные вопросы поставленной научной проблемы и соответствует критериям внутреннего единства, что подтверждается четкой логикой и соответствующей содержанию работы структурой исследования, формулировками цели работы и выводов на основании полученных результатов. Диссертация соответствует требованиям пунктов 9-11, 13, 14 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 года № 842.

В ходе защиты диссертации были заданы следующие уточняющие вопросы: (1) Какую физиологическую роль играет активация циклического электронного транспорта в ответ на

возникновение переменного потенциала? Какую пользу растению приносит такая активация? (2) В настоящее время активно обсуждается так называемая окислительная сигнализация, связанная с распространением активных форм кислорода; однако, она не рассматривается подробно в диссертационной работе. Исключают ли результаты диссертационной работы возможность такой сигнализации? (3) Так как переменный потенциал вызывали ожогом листа, не связаны ли выявленные эффекты с нагревом? (4) Может ли засуха реализовывать свое влияние на растение путем генерации и распространения переменного потенциала? (5) Отличаются ли механизмы изменений фотосинтеза при развитии засухи и при индукции переменного потенциала?

Соискатель Сухов В.С. ответил на задаваемые ему в ходе заседания вопросы и привел собственную аргументацию, указав, что: (1) вероятная роль вызванной переменным потенциалом активации циклического потока электронов через фотосистему I может заключаться в обеспечении дополнительного оттока электронов с этой фотосистемы. Такой отток должен уменьшать вероятность ее необратимого повреждения при действии стрессора. (2) Подробный анализ роли окислительной сигнализации выходил за пределы диссертационной работы; однако, формирование сигналов с участием АФК представляется вероятным. Результаты диссертационного исследования показали, что переменный потенциал приводит к уменьшению нециклического потока электронов в фотосинтетической электрон-транспортной цепи; при этом, по-видимому, возрастает не только циклический поток электронов через фотосистему I, но и поток электронов на кислород, т.е. псевдоциклический поток. Возрастание псевдоциклического потока электронов, приводящего к усилению продукции АФК и, в частности, H_2O_2 , может являться этапом окислительной сигнализации, так как в литературе имеются данные, что АФК могут выходить из хлоропластов и проходить в ядро, вызывая активацию определенных генов. Однако, такие сигналы не были исследованы в диссертационной работе; их формирование должно скорее являться частью более позднего физиологического ответа. (3) Непосредственное влияние нагрева на фотосинтез других листьев при локальном ожоге является маловероятным, так как между зоной локального ожога и участками, в которых исследуются переменные потенциалы, имеется очень большое расстояние (для гороха около 15 см). Нагрев на такое расстояние не передается, что, в частности, было подтверждено измерениями с использованием тепловизора. С другой стороны, ожог, по-видимому, вызывает распространение гидравлической волны в соседние участки растения; такая волна является вероятным механизмом распространения переменного потенциала. (4) В литературе отсутствуют работы, показывающие непосредственную индукцию засухой переменного потенциала. Возможна генерация электрических сигналов при действии кратковременного осмотического шока, например, при добавлении к корням полиэтиленгликоля. Однако, в случае почвенной засухи изменения развиваются в совсем другом временном масштабе, слишком медленно по сравнению с длительностью переменного потенциала. Поэтому, засуха скорее может облегчить или, при длительном воздействии, затруднить индукцию переменного потенциала при локальном действии других факторов, включая, например, нагрев в

освещенном участке или ожог. (5) Несмотря на то, что механизмы влияния засухи и переменного потенциала изначально различны, в реализации такого влияния возможны общие звенья. Например, и засуха, и переменный потенциал могут закрывать устьица или снижать проводимость мезофилла листа для CO_2 ; хотя в случае засухи, такие процессы развиваются значительно медленнее. Это означает, что между ответами фотосинтеза, вызванными засухой и переменным потенциалом может быть определенное сходство. С другой стороны, если проводимость устьиц или мезофилла для CO_2 уже снижена на фоне засухи, то влияние переменного потенциала на эти показатели будет ослабленным; т.е. между влиянием засухи и влиянием переменного потенциала могут взаимодействовать.

На заседании 5 февраля 2026 года диссертационный совет принял решение за комплексное исследование особенностей, механизмов, физиологической роли, путей модификации и оптического мониторинга вызванной переменным потенциалом быстрой инактивации фотосинтеза у высших растений, имеющее значение для развития биофизической науки, присудить Сухову Владимиру Сергеевичу ученую степень доктора биологических наук по специальности 1.5.2 – биофизика.

При проведении тайного голосования диссертационный совет в количестве 16 человек, из них 7 докторов наук по специальности 1.5.2 – биофизика, участвовавших в заседании, из 20 человек, входящих в состав совета, дополнительно введены на разовую защиту 0 человек, проголосовали: за 16, против 0, недействительных бюллетеней 0.

Председатель
диссертационного совета




Воденев Владимир Анатольевич

Ученый секретарь
диссертационного совета


Черкасова Елена Игоревна

5 февраля 2026 года