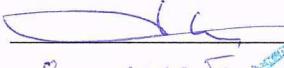


МИНОБРНАУКИ РОССИИ
Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки
«Федеральный исследовательский центр
«Пушкинский научный центр биологических
исследований Российской академии наук»
(ФИЦ ПНЦБИ РАН)

142290, Московская обл., г. Серпухов, г. Пушкино,
проспект Науки, д.3.
Тел./факс: (4967)73-26-36,
e-mail: info@pncbi.ru, <https://www.pncras.ru>
ОКПО 02699688, ОГРН 1025007768983, ИНН/КПП
5039002841/503901001

«УТВЕРЖДАЮ»

Директор ФИЦ ПНЦБИ РАН
д.ф.-м.н. Грабарник П.Я.


« 8 » декабря 2025 г.


08.12.2025 № 191-01-2115/1136

На № _____ от _____

ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

на диссертационную работу **Сухова Владимира Сергеевича**
«ВЫЗВАННАЯ ВАРИАБЕЛЬНЫМ 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 диссертационной работы

Соответствие характера протекания процессов в живых организмах состоянию окружающей среды - основа возможности существования этих организмов в условиях постоянного изменения параметров среды. Прежде всего, это относится к высшим растениям, которые, в отличие от животных, ведут неподвижный образ жизни. Тем большее значение для растений имеет необходимость перестраивать свои биохимические процессы в соответствии с изменениями среды. Это обусловило возникновение в них многочисленных сигнальных и регуляторных систем, обеспечивающих соответствующие перестройки метаболических процессов. Возникновение, распространение и действие переменного потенциала на эти процессы – одна из таких систем. Различные аспекты этого явления изучаются в целом ряде лабораторий в мире, но полного описания этого явления до сих пор нет, или, лучше сказать, не было. Сам факт внимания ученых к роли переменного потенциала в жизни растений показывает, что проблема важная, а рост интереса к ней свидетельствует об актуальности ее решения.

В жизни высших растений фотосинтез играет роль основного поставщика органических соединений для создания самого растения и для обеспечения протекания необходимых растению процессов метаболизма. Влияние переменного потенциала на этот ключевой для растения процесс было обнаружено сравнительно

недавно относительно более чем двухсотлетней истории исследования фотосинтеза. И этот факт открывает в этой истории новые страницы. При этом возникает множество вопросов, - является ли именно переменный потенциал как электрическое явление причиной этого влияния, какие биофизические и биохимические реакции, составляющие процесс фотосинтеза, претерпевают изменения, каковы механизмы этих изменений, и что дает растению как организму действие переменного потенциала на фотосинтез. Ранее в исследованиях, проведенных как в лаборатории, в которой работает автор диссертации, так и в ряде других лабораторий были получены важные результаты о возможных механизмах влияния переменного потенциала на фотосинтез, но комплексное понимание этого влияния не было достигнуто.

В этой сложной многогранной проблеме автор выбрал в качестве цели исследования выяснение механизмов и значения быстрой инактивации фотосинтеза при распространении переменного потенциала. Необходимо было установить детали возникновения этой инактивации, что могло, в перспективе, пролить свет и на неизвестные характеристики реакций фотосинтеза. Важно, что в процессе проведения работы был исследован вопрос о роли этой инактивации в жизни растения. Такого рода исследования, к сожалению, не часто сопровождают фундаментальное изучение механизмов биофизических и биохимических процессов, лежащих в основе тех или иных функциональных активностей. Однако именно эти исследования позволяют быстро находить пути практического применения фундаментальных знаний.

Одним из таких путей стала имеющее перспективы практического использования разработка автором методов оптического мониторинга для выявления распространения переменного потенциала и развития быстрой инактивации фотосинтеза.

В целом, актуальными были не только постановка задачи и выбор цели исследования, основанием чего были предыдущие исследования и возникавшие вопросы, но и сама предпринятая работа актуализировала исследовавшуюся проблему.

Научная новизна результатов

Важный результат работы - комплексный анализ влияния переменного потенциала на фотосинтетические процессы. Несмотря на то, что некоторые детали такого влияния были в той или иной степени уже изучены, подробное исследование изменения составляющих фотосинтетического процесса под влиянием переменного потенциала позволило представить практически полную картину происходящих изменений большинства составляющих фотосинтеза реакций. В частности, наряду с уменьшением скорости ассимиляции углекислого газа, квантовых выходов фотосистем и линейного транспорта, впервые показано возрастание скорости циклического электронного транспорта вокруг Фотосистемы 1.

Имеющим принципиальное значение результатом диссертационной работы Сухова В.С. является исчерпывающее доказательство того, что именно переменный потенциал, возникающий после локального действия повреждающих факторов и распространяющийся по растению, является вероятной причиной индукции фотосинтетических ответов в неповрежденных листьях растений, включая быструю инактивацию фотосинтеза. Этот вывод убедительно обоснован

результатами экспериментов с использованием различных подходов, ряд из которых был разработан автором.

Центральным пунктом работы Сухова В.С., имеющим фундаментальное значение, является впервые проведенный экспериментальный и теоретический, в том числе и с использованием разработанных автором моделей возбудимой клетки и фотосинтеза в листе, анализ механизмов формирования быстрой инактивации фотосинтеза, вызванной переменным потенциалом. Были обнаружены и экспериментально обоснованы наличие двух путей этой инактивации. При этом был использован широкий спектр методов, включающих анализ как изменений собственно фотосинтетических процессов, так и изменений в метаболизме фотосинтезирующих клеток, в частности изменений pH их компартментов. Полнота анализа иллюстрируется сформированной автором детальной схемой возникновения быстрой инактивации фотосинтеза при развитии переменного потенциала.

В диссертационной работе впервые показано влияние пространственной неоднородности активности H^+ -АТФазы плазмалеммы, длительного действия засухи и фитогормонов, абсцизовой кислоты и эпибрассинолида, на формирование и распространение переменного потенциала и вызванные им изменения реакций фотосинтеза. Эти исследования дали дополнительные убедительные подтверждения связи характера этих изменений с характеристиками переменного потенциала.

Отдельно следует отметить описанное автором влияние переменного потенциала с одной стороны на закрытие или открытие устьиц, а с другой – то, что вызванные переменным потенциалом изменения проводимости устьиц могут, по-видимому, влиять на механизм развития быстрых фотосинтетических ответов, включая как инактивацию, так и активацию фотосинтеза. Эти результаты могли быть и не включены в диссертацию, но они показывают, что проведенная работа не только дает новые знания об исследованных процессах, но и ставит новые вопросы и намечает перспективы будущих исследований.

В диссертационной работе впервые установлено, что предварительная индукция переменного потенциала повышает теплоустойчивость растения при действии высокой температуры. Несомненным достижением явилось доказательство участия в таком повышении вызванных индукцией переменного потенциала изменений в функционировании фотосинтетического аппарата.

В диссертации впервые предложены методы отслеживания спектральных характеристик отраженного света для дистанционного мониторинга распространения переменного потенциала и развития инактивации фотосинтеза. Эти методы основаны на анализе характеристик фотохимического индекса отражения (PRI), а также узкополосных индексов отражения, рассчитываемых для спектрального диапазона 400-700 нм, и выявленных с помощью предложенного автором нового типа тепловых карт. Было найдено, что существует значительное число этих индексов, для которых вызванные переменным потенциалом изменения коррелировали с измерениями характеристик фотосинтетических показателей.

Научная и практическая значимость

Результаты работы Сухова В.С. вносят значительный вклад в фундаментальные знания процессов адаптации высших растений к изменяющимся факторам среды. Как уже было отмечено, проведенное исследование позволило выявить новые черты и в протекании процесса фотосинтеза, изменение реакций

которого под влиянием переменного потенциала, и не только, было детально изучено автором. Как показано в диссертационной работе, именно инактивация фотосинтеза под действием переменного потенциала может являться процессом, который запускает адаптационные изменения в растении. Это было убедительно показано на примере повышения теплоустойчивости растения при действии высокой температуры.

Вклад в фундаментальные знания о процессах в растениях вносят и математические модели, разработанные автором, применимость которых продемонстрирована экспериментально. При этом, эти модели позволяют и предсказывать поведение растений и отдельных процессов в них при вариации целого ряда воздействий, моделирующих изменения в окружающей среде.

Практическая значимость проведенной работы состоит, прежде всего, в том, что представлена основа методов управления устойчивостью к действию неблагоприятных факторов среды, в частности, теплоустойчивостью растений. Эта основа возникла из данных о стимуляции или подавлении переменного потенциала путем ряда воздействий, таких, как например обработка растений некоторыми гормонами.

Очень важный прикладной результат работы Сухова В.С. – развитие методов мониторинга для выявления распространения переменного потенциала и формирования быстрой инактивации фотосинтеза. Доказанная возможность применения анализа спектральных характеристик отраженного света как для выявления непосредственного действия неблагоприятных факторов, так и для изменений, вызванных переменным потенциалом, может быть использована не только в агробиологии как науке, но и непосредственно в практике сельского хозяйства.

Обоснованность и достоверность научных положений, выводов и заключений

Достоверность научных положений, выводов и заключений базируется на достоверности результатов экспериментов, проведенных в ходе диссертационного исследования. Эти эксперименты были выполнены с применением современного оборудования. Методы, использованные для получения сведений о характеристиках электрических явлений в растениях, характеристиках фотосинтетических реакций также были самыми современными. Анализ и обработка экспериментальных данных осуществлялись с использованием общепринятых статистических методов. Для выдвижения предположений и формулирования выводов о природе исследовавшихся процессов были использованы только статистически достоверные результаты. Также результаты, полученные с помощью разработанных математических моделей протекающих процессов, были верифицированы в процессе экспериментального изучения этих процессов. Надежность результатов диссертационной работы подтверждается и совпадением в ряде случаев полученных выводов с результатами других исследователей, расширяя и дополняя выдвигавшиеся ранее теории.

Таким образом, научные положения, выводы и заключения диссертационной работы Сухова В.С. полностью достоверны. Они с научной точностью и скрупулезностью отражены в положениях, выносимых на защиту, и в выводах диссертации.

Полнота освещения положений и результатов диссертации в публикациях

Результаты диссертации вошли в материалы 67 статей, среди которых 57 статей были опубликованы в период с 2016 по 2025 гг. Все статьи были опубликованы в журналах, внесенных в перечень ВАК и входящих в базы данных Web of Science и/или Scopus; отечественные журналы были также индексируются в RSCI. При этом, из 57 статей, опубликованных за 2016 – 2025 гг., 45 статей были опубликованы в журналах, имеющих рейтинг Q1 или Q2 в соответствии с SJR (42 статьи опубликованы в журналах с рейтингом Q1). Такие публикационные показатели дают основание представлять диссертацию к защите в форме научного доклада. Все научные положения, выносимые на защиту, в полной мере отражены в опубликованных Суховым В.С. статьях. Результаты диссертационного исследования представлены соискателем на многочисленных научных конференциях различного уровня; в связи с результатами диссертации получен 1 патент РФ. Таким образом, результаты диссертационного исследования прошли надежную апробацию и хорошо известны специалистам в области биофизики, фотобиологии и физиологии растений.

Структура и содержание диссертационной работы

Диссертационная работа в форме научного доклада изложена на 95 страницах и включает разделы: введение, основное содержание доклада, заключение и выводы, список научных публикаций, в которых изложены полученные автором результаты, список цитирований, включающий 158 работ, и благодарности. Диссертация содержит 45 рисунков, из которых 42, представляющих экспериментальные данные и результаты анализа математических моделей, состоят, как правило из 4-6 рисунков. Представлены также 3 схемы авторских моделей и 2 обобщающие схемы потенциальных путей индукции быстрых фотосинтетических ответов при распространении переменного потенциала и потенциальных путей влияния, вызванных переменным потенциалом ответов на теплоустойчивость фотосинтетического аппарата и растения в целом.

Во Введении представлено обоснование актуальности исследования, степень разработанности темы исследования, сформулированы цель и задачи исследования, описаны объекты и методы исследования. Можно отметить детальное описание научной новизны проведенной работы. Описаны также теоретическая и практическая значимость выполненного исследования, методология и методы исследования, и показан личный вклад автора. Далее сформулированы положения, выносимые на защиту, обоснована достоверность полученных результатов, а также представлены сведения об апробации результатов.

Глава 2 «Основное содержание доклада» состоит из логично расположенных 7 разделов. В первом описаны электрические сигналы в растениях и их предполагаемая в некоторых работах роль в формировании устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов. В разделе 2 дано обширное описание объектов и основных методов исследования, что дает полное представление о том, как проводилась экспериментальная работа, какие приборы и методические подходы были использованы, какие модели были разработаны и как с ними работали, а также методы статистического анализа. Отдельно следует отметить применение корреляционных тепловых карт связи индексов отражения с параметрами световой стадии фотосинтеза с использованием статистической значимости изменений индекса и их направления.

Остальные пять разделов этой главы посвящены описанию полученных автором результатов. При этом каждый раздел заканчивается четко

сформулированным выводом, а два раздела исчерпывающей схемой, отражающей эти выводы.

Описанные в разделе 2.3. «Феноменологический анализ влияния переменного потенциала на фотосинтетические процессы» экспериментальные результаты, полученные в диссертационной работе, убедительно подтверждают вывод о том, что именно переменный потенциал, возникающий после локального действия повреждающих факторов, является причиной возникающих в неповрежденных листьях растений фотосинтетических ответов, включая быструю инактивацию фотосинтеза.

В ключевом разделе диссертации «Анализ механизмов формирования быстрой инактивации фотосинтеза, вызванной переменным потенциалом» описаны важнейшие результаты, свидетельствующие о том, что снижение активности H^+ -АТФазы плазматической мембраны, лежащее в основе формирования переменного потенциала, является инициатором этой инактивации. Измерение происходящих при этом изменений рН-статуса апопласта и цитоплазмы показало существование двух путей инактивации световой стадии фотосинтеза, а именно, защелачивание апопласта нарушает поступление CO_2 в фотосинтезирующие клетки, вызывая инактивацию темновой стадии фотосинтеза с последующей инактивацией световой стадии, а закисление цитоплазмы приводит к снижению рН в строме хлоропластов и люмене тилакоидов, непосредственно инактивируя процессы световой стадии.

В этом разделе приведены результаты и выводы относительно роли устьиц в развитии фотосинтетического ответа на индукцию переменного потенциала. Важно подчеркнуть, что в обеспечении уровня открытости устьиц ключевую роль также играет функциональная активность H^+ -АТФазы плазмалеммы. Как следует из данных диссертационной работы, в зависимости от внешних условий и/или вида растения, при распространении переменного потенциала может происходить закрытие или открытие устьиц. Важным результатом явилось доказательство того, что на тип и величину вызванного переменным потенциалом ответа устьиц влияет их исходная проводимость, - при низкой проводимости устьиц вызванные переменным потенциалом изменения этой проводимости могут быть основным механизмом развития быстрых фотосинтетических ответов.

Следует отметить, что значительный вклад в достижение описанных этой части работы результатов внесли разработанные автором модели: модель распространения зоны повышенного давления по стеблю, которая показала, что наиболее вероятным механизмом распространения переменного потенциала является гидравлическая волна, индуцированная в зоне повреждения и приводящая в зоне ответа к активации механочувствительных Ca^{2+} -каналов в плазматической мембране; усовершенствованная модель электрогенеза растительной клетки; двумерная модель фотосинтеза в листе.

Раздел 2.5. «Анализ путей влияния переменного потенциала и вызванной им быстрой инактивации фотосинтеза на теплоустойчивость фотосинтетического аппарата и растения в целом» начинается с представления результатов, показывающих, что предварительная индукция переменного потенциала вызывает при последующем нагреве до $53^{\circ}C$ увеличение теплоустойчивости фотосистемы 1 и снижение теплоустойчивости фотосистемы 2, а при более слабом нагреве возрастает теплоустойчивость фотосистемы 2 и фотосинтетических процессов. Важно, что было показано, что остаточная активность ассимиляции CO_2 и квантового выхода

фотосистемы 2 была выше при большей амплитуде электрических сигналов. В рамках поставленной в диссертации цели исследования принципиальным результатом явилось доказательство участия вызванной переменным потенциалом быстрой инактивации темновой стадии фотосинтеза в формировании повышенной теплоустойчивости фотосистемы 1 и растения в целом. Показано, что увеличению теплоустойчивости фотосистемы 1 при сильном нагреве (до 53°C) способствует усиление температурного повреждения фотосистемы 2. Раздел завершается представлением схемы путей влияния переменного потенциала на теплоустойчивость фотосинтетического аппарата растений. Помимо указанных выше рассматривается путь, обусловленный вызванным переменным потенциалом и инактивацией фотосинтеза возрастанием содержания АТФ в листьях растений, так как это может способствовать репарационным и адаптационным процессам.

В разделе 2.6. «Анализ факторов, модифицирующих формирование переменного потенциала и быстрой инактивации фотосинтеза», автор, развивая разработанную модель ансамбля возбудимых растительных клеток и осуществляя ее последующий анализ, показывает, что временное и пространственное варьирование активности H^+ -АТФазы плазмалеммы может ускорять развитие электрических сигналов, что, в свою очередь, должно способствовать ускорению развития быстрой инактивации фотосинтеза. Таким образом, возрастание вариабельности активности H^+ -АТФазы может быть механизмом стимуляции формирования переменного потенциала и быстрой фотосинтетической инактивации у растений.

Влияние засухи на формирование переменного потенциала и быстрых фотосинтетических ответов исследовалось экспериментально. Было показано, что индуцированная электрическими сигналами активация фотосинтетического поглощения CO_2 после 4 суток засухи сопровождалась тенденцией к возрастанию водной проводимости листа после прохождения переменного потенциала, при том, что исходная водная проводимость листа была низкой. Это хорошо согласуется с описанными выше результатами, показавшими, что стимулированная электрическими сигналами активация фотосинтеза наблюдается, если фотосинтез ограничивается транспортом CO_2 в лист и, если электрический сигнал вызывает открытие устьиц.

Особый интерес представляют данные о влиянии обработки растений абсцизовой кислотой или 24-эпибрассинолидом на формирование переменного потенциала и быстрой инактивации фотосинтеза. Было найдено, что указанные обработки могут существенно изменять развитие переменного потенциала, и, как следствие, вызванную им инактивацию фотосинтеза. Обработка абсцизовой кислотой снижала переменный потенциал и приводила к уменьшению амплитуды вызванного переменным потенциалом снижения ассимиляции, при том, что вызванные этим потенциалом изменения показателей световой стадии фотосинтеза не изменялись. Обработка 24-эпибрассинолидом практически не влияла на амплитуды вызванного переменным потенциалом снижения ассимиляции CO_2 , однако время развития этого снижения снижалось т.е. такая обработка ускоряла прохождение потенциала в лист и формирование быстрой инактивации фотосинтеза.

Раздел 2.7. «Анализ возможности выявления быстрой инактивации фотосинтеза, вызванной переменным потенциалом, методами оптического мониторинга» состоит из трех частей, в которых показана возможность использования ряда индексов отражения для оценки изменения показателей фотосинтеза и состояния растений под действием переменного потенциала.

Прежде всего, было установлено, что светоиндуцированные изменения фотохимического индекса отражения более чувствительны к изменениям фотосинтетических показателей (в частности, к изменениям энергозависимой компоненты нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла *a* (NPQ)), чем величина самого этого индекса. Было продемонстрировано, что стимулированное переменным потенциалом снижение фотохимического индекса отражения зависит от амплитуды потенциала и близко по динамике к изменениям показателей световой стадии фотосинтеза. Высказано положение, что это может позволить использовать измерение изменений данного индекса для мониторинга быстрой инактивации фотосинтеза, вызванной переменным потенциалом. В связи с этим важным результатом явилось выявление линейной связи между изменениями NPQ и фотохимического индекса отражения, что в свою очередь ведет к возможности количественной оценки изменений NPQ, используя измерения изменения этого индекса.

Далее было найдено, что изменения ряда узкополосных индексов отражения, - RI(571,542), RI(538,500), RI(646,554) и RI(692,662), - следуют за распространением переменного потенциала и линейно связаны с изменениями параметров световой стадии фотосинтеза при быстрой инактивации фотосинтеза, вызванной этим потенциалом.

Проведенное в диссертации исследование показало также, что индукция переменного потенциала вызывала возрастание отражения листа гороха в широких спектральных полосах (400-500 нм, 500-600 нм, 600-700 нм и 700-800 нм). Выяснилось при этом, что динамика возрастания отражения не совпадала с типичной динамикой фотосинтетических ответов. Основанное на том, что переменный потенциал способен влиять на транспирацию, предположение о связи развития изменения отражений с изменением содержания воды в листе было экспериментально подтверждено. Был измерен индекс отражения WI, показывающий содержание воды в растении, и показано, что между его изменениями и изменениями относительного содержания воды в листьях существует линейная связь. Дальнейшие исследования выявили статистически значимые корреляции между изменениями WI и изменениями отмеченных широкополосных индексов отражения. Такой результат подтвердил, что стимулированные переменным потенциалом изменения содержания воды в листе отражаются в широкополосных индексах отражения. Данные этого исследования показывают перспективы использования как рассмотренных в работе, так и, возможно, других индексов отражения листьев в изучении и в мониторинге изменений физиологического состояния растений под влиянием как природных факторов среды, так и агротехнических приемов.

В главе 3 «Заключение и выводы» суммируются и обобщаются результаты диссертационной работы. Выводы полностью соответствуют полученным в работе результатам.

Вопросы и замечания к диссертационной работе

Существенных замечаний принципиального характера к диссертационной работе Сухова В.С. нет. При этом возможен ряд уточняющих вопросов и комментариев, которые могут быть полезны для будущих исследований.

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 также оценить временные характеристики развития ответа и зависимость его амплитуды от величины изменения рН.

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, подтверждающее положение о том, что изменения характеристик фотосинтеза являются следствием развития переменного потенциала, а не отражением параллельно протекающих процессов.

Обращает на себя внимание (подраздел 2.5.1.) выявление температуры 53°C как значения, при котором наблюдался 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?

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 по себе может быть использована при детекции вызванных переменным потенциалом фотосинтетических ответов на основе измерения фотохимического индекса отражения (по неоднородности распределения фотохимического индекса отражения в пределах листа). Исследовалась ли такая возможность?

Кроме того, при чтении работы возникает ряд незначительных замечаний:

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.

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».

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

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

В этом же разделе на рис. 3 и при описании этого рисунка присутствует величина «Е» в ммоль м⁻² с⁻¹, которая не расшифровывается. В подразделе 2.2.3 имеются обозначения метаболический потенциал (E_p) и мембранной потенциал (E_m); однако, судя по контексту, E является параметром, характеризующим транспирацию, что ясно обозначено только на рис. 20.

Отдельно следует отметить, что на рис. 9б ассимиляция приобретает отрицательное значение. Это изменение показывает выделение CO₂?

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»?

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.

В подразделе 2.7.1 на рис. 37 указано, что «NPQF измерялась 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 рассчитывалась как разность PRI на свету и в условиях затемнения.» ΔPRI тоже через 5 мин? Через 10 мин?

В этом же подразделе написано «Между амплитудами изменений PRI и исследованных фотосинтетических показателей (NPQ, фPSI, фPSII) наблюдались статистически значимые корреляции Пирсона [A16].» Хорошо бы привести рисунок.

Приведенные замечания, однако, ни в какой мере не уменьшают значимость результатов проведенной работы.

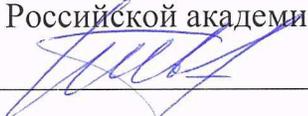
Заключение

Можно заключить, что диссертация Сухова Владимира Сергеевича на тему «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 растений, фотосинтеза. Решение этой проблемы вносит вклад

не только в понимании 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 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 докторским диссертациям, а ее автор заслуживает присуждения искомой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.2 – биофизика.

Отзыв заслушан, обсужден и утвержден на расширенном заседании лаборатории фотосинтетического электронного транспорта Института фундаментальных проблем биологии (ИФБП РАН), обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научный центр биологических исследований Российской академии наук» (Протокол № 358 от 07.11.2025).

Доктор биологических наук (03.01.02 – биофизика), главный научный сотрудник Института фундаментальных проблем биологии Российской академии наук – обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научный центр биологических исследований Российской академии наук»

 Борис Николаевич Иванов

08 декабря 2025 г.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научный центр биологических исследований Российской академии наук»

Адрес: 142290 Россия, Московская область, г. Серпухов, г. Пушкино, проспект Науки, дом 3.

Телефон: 7 (4967) 73-26-36

E-mail: info@pbcras.ru

<https://www.pbcras.ru/>

Подпись Иванова Б.Н. заверяю

Ученый секретарь ФИЦ ПНЦБИ РАН
кандидат биологических наук





Галина Николаевна Назарова