

**Утверждаю**

Директор Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,

д.б.н., профессор

Крылов Александр Витальевич

152742, Ярославская обл., Некоузский р-н,

п. Борок, 109. Телефон: (48547) 24349

e-mail: krylov@ibiw.ru



09 марта 2021 г.

**Отзыв ведущей организации**

Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (ФГБУН ИБВВ РАН) на диссертационную работу Шоман Натальи Юрьевны «Совместное действие света, температуры и обеспеченности азотом на скорость роста и содержание хлорофилла *a* у морских диатомовых водорослей», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.10 – гидробиология

Интерес к влиянию факторов среды на физиологическое состояние водорослей не угасает на протяжении последних 50 лет, и исследования механизмов адаптации фотосинтезирующих растений к меняющимся условиям внешней среды остаются востребованными. В природных условиях рост водорослей испытывает комплексное взаимосвязанное влияние внешних факторов, в результате чего изменение одного фактора влечет за собой изменяющееся действия другого. Большинство работ направлено на изучение эффекта, возникающего при вариациях одного из факторов. Поэтому актуальность и своевременность диссертационной работы Н.Ю. Шоман, цель которой заключается в оценке совместного действия широкого диапазона ведущих факторов развития фитопланктона – интенсивности света, температуры и обеспеченности клеток азотом не вызывает сомнения. Для достижения этой цели сформулированы конкретные задачи исследования, включающие оценку совместного действия интенсивности света и температуры, интенсивности света и обеспеченности азотом на скорость роста диатомовых водорослей в широком диапазоне изменения

каждого из факторов, а также разработку модели, позволяющей оперативно оценивать соотношение органического углерода и хлорофилла в фитопланктоне Черного моря в зимне-весенний период. Для выявления отклика клеток на изменение световых и температурных условий их роста в работе использованы информативные эколого-физиологические показатели, отражающие состояние первичного звена и его функциональную роль в морских экосистемах: скорость роста, содержание хлорофилла, отношение «углерод/хлорофилл» (С/Хл).

Автором получены **новые данные** о закономерностях изменения скорости роста и содержания хлорофилла в клетках водорослей при различном сочетании интенсивности света, температуры и обеспеченности азотом в широком диапазоне изменения каждого фактора. Дана оценка совместного влияния исследуемых факторов на изменение С/Хл при высокой интенсивности света. Экспериментально доказано, что в условиях светового ингибирования эффект совместного действия исследуемых факторов превышает сумму влияния каждого из них. Впервые установлено, что после исчерпания азота в среде рост водорослей *Phaeodactylum tricornutum* продолжается за счет внутриклеточного запаса этого элемента. Изучена динамика светового ингибирования скорости роста и фотоокисления хлорофилла в клетках при действии света высокой интенсивности и последующего адаптационного восстановления функциональной активности водорослей в этих условиях.

**Теоретическая значимость работы** заключается в развитии фундаментальных знаний о физиологических процессах, протекающих в клетках водорослей, а также стратегии их адаптации к условиям существования. Выявленные закономерности изменения скорости роста и содержания хлорофилла у микроводорослей при совместном действии основных абиотических факторов среды могут быть использованы при модельной оценке биомассы и первичной продукции фитопланктона Мирового океана. **Практическая значимость работы** определяется возможностью использования данных при интерпретации результатов мониторинга морских вод, а также использования данных в биотехнологии массового культивирования микроводорослей.

Диссертация, состоящая из введения, шести глав, выводов, перечня сокращений и условных обозначений, изложена на 149 страницах, проиллюстрирована 28 рисунками и 8 таблицами. Список литературы включает 186 наименований, 133 из них – иностранные.

**Во введении** отражены все необходимые элементы работы: обозначена актуальность проблемы, сформулированы цель и задачи исследования, научная

новизна, теоретическая и практическая значимость, защищаемые положения, личный вклад автора. Все эти аспекты последовательно раскрываются в основном содержании диссертации.

**Глава 1** представляет собой обзор литературы по теме диссертационной работы, в котором рассмотрены вопросы влияния интенсивности света, температуры и обеспеченности азотом на скорость роста водорослей и содержание хлорофилла в их клетках. Отмечен дефицит имеющихся данных для оценки совместного действия указанных факторов на структурно-функциональные показатели водорослей. Описаны основные подходы к моделированию содержания хлорофилла в клетках водорослей в зависимости от условий их роста

**Глава 2** – методическая. В ней дана характеристика объектов исследования – альгологически чистых культур морских диатомовых водорослей *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin, 1897), *Nitzschia* sp. № 3 (Прошкина-Лавренко, 1955) и *Skeletonema costatum* (Clevé, 1873), которые традиционно используются в экспериментальных работах. Подробно описаны условия культивирования водорослей и проведение экспериментов (продолжительность, питательные среды, световые и температурные условия, содержание азота), а также методы определения и расчета рассматриваемых параметров (содержание хлорофилла, органического азота, нитратов и органического углерода; удельная скорость роста водорослей).

**В главе 3** рассматривается совместное действие интенсивности света и температуры на максимальную удельную скорость роста диатомовых водорослей. Проанализированы световые зависимости скорости роста при различной температуре в условиях светового лимитирования и высокой освещенности. Показано, что эффект совместного действия исследуемых факторов превышает сумму влияния каждого из них, и снижение температуры усиливает ингибирующее действие света на рост водорослей. Установлен температурный оптимум роста диатомовых водорослей, оценен температурный коэффициент Q10 при оптимальных световых условиях, который соответствует типовым для биохимических реакций величинам.

**Глава 4** посвящена совместному действию светового и температурного факторов на соотношение углерода и хлорофилла у диатомовых водорослей. Показано, что диапазон изменения С/Хл определяется световыми и температурными условиями выращивания водорослей. Рассмотрено влияние температуры на изменение отношения С/Хл при световом насыщении, световом ингибировании и световом лимитировании роста водорослей, включая

экстремально низкую освещенность. Понижение температуры в эксперименте приводит к прогрессирующему уменьшению содержания хлорофилла в клетках, вызванному снижением скорости синтеза пигмента, и к увеличению показателя С/Хл. Обсуждаются два типа возможного адаптационного отклика фотосинтетического аппарата водорослей на изменение температурных условий роста. Проанализировано влияние фотоадаптации на удельную скорость роста, концентрацию хлорофилла и отношение С/Хл у *Phaeodactylum tricornutum*. Доказана способность водорослей адаптироваться к экстремально меняющимся условиям освещения и сохранять функциональную активность при высокой интенсивности света.

**Глава 5** посвящена совместному влиянию интенсивности света и обеспеченности азотом на скорость роста и отношение С/Хл в клетках диатомовых водорослей на примере *Phaeodactylum tricornutum*. Рассматривается динамика внутриклеточного содержания углерода, азота и хлорофилла при разной интенсивности света в условиях накопительного роста культуры, в процессе которого выявляются все стадии обеспеченности водорослей азотом. Отношение С/Н растет по мере снижения содержания в среде азота, при исчерпании которого рост водорослей продолжался за счет внутриклеточного запаса этого элемента. При высокой интенсивности света и недостатке азота наблюдается снижение содержания хлорофилла в клетках, обусловленное снижением скорости его синтеза и адаптивными перестройками фотосинтетического аппарата водорослей при фотоокислительном стрессе. Проанализирована зависимость между удельной скоростью роста и содержанием азота в клетках в зависимости от светового режима культивирования. При световом лимитировании удельная скорость роста водорослей слабо зависит от обеспеченности азотом, тогда как при световом насыщении связана с внутриклеточным отношением С/Н. При увеличении интенсивности света потребность водорослей в азоте возрастает. Анализ влияния температуры на параметры С/Н и С/Хл при разной освещенности показал что температура определяет величину отношения С/Хл при высокой обеспеченности азотом, но не влияет на характер связи между содержанием хлорофилла и азота. Совместное действие температуры и обеспеченности азотом на изменение скорости роста и содержания хлорофилла в клетках водорослей носит аддитивный характер.

В завершающей главе 6 приведена модель, разработанная автором для количественной оценки соотношения органического углерода и хлорофилла в клетках черноморского фитопланктона в зимне-весенний период, когда в составе

сообществ преобладают диатомовые водоросли, а интенсивность света и температура являются основными факторами изменчивости параметра С/Хл. Адекватность модельных расчетов подтверждена их хорошей сходимостью с данными натурных наблюдений.

В целом диссертация производит благоприятное впечатление, однако при ее прочтении возникает ряд вопросов и замечаний.

Текст изобилует символами, которые уместны в уравнениях. Заметим, что латинские символы, в отличие от греческих, принято писать курсивом, но это не относится к химическим элементам. В работе же, к сожалению, присутствуют всевозможные варианты.

Многочисленные символы затрудняют восприятие, а порой скрывают или подменяют биологический смысл. Так, на с. 13 написано про межвидовую изменчивость значений угла  $\alpha$ , которая обусловлена различной способностью водорослей поглощать свет. Фактически же речь идет об эффективности роста водорослей, для которого характерна межвидовая изменчивость. Углу наклона кривых на графиках присвоено наименование рассматриваемых показателей (на с. 57 –  $\text{сут}^{-1}(\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\text{с}^{-1})^{-1}$ ; на с. 74 и 79 –  $(\text{мгC}\cdot\text{мгХл}^{-1})\cdot(\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\text{с}^{-1})^{-1}$  и др.). Строго говоря, единицы измерения углов – градусы, а тригонометрические функции безразмерны. В данном же контексте угловым характеристикам численно равны рассматриваемые параметры. Отсюда же следует, что в формулировке первого вывода акцент должен быть сделан не на тангенс, а на эффективность роста водорослей.

Восприятие текста затрудняют и многочисленные цифровые данные, которые было бы логично и уместно привести в виде таблиц. При этом с трудом воспринимаются громоздкие наименования показателей, которые выглядели бы проще и доступнее в виде обычной дроби.

Каждая глава диссертации заканчивается заключением, что вполне логично, но, к сожалению, эти разделы никак не озаглавлены.

Литература в тексте диссертации приведена в виде порядковых номеров, что затрудняет ознакомление рецензента с источниками и увеличивает вероятность ошибок при цитировании. Более распространенная и удобная форма – цитирование в виде фамилий. При упоминании авторов в тексте (если это не библиографическая ссылка) следует приводить фамилию и инициалы, что соответствует правилам русского языка, а также свидетельствует об уважении к исследователям. Обращает на себя внимание архаичность использованной литературы: из всего списка только 27 работ (из них только 9 иностранных) опубликованы после 2010 г.

Заголовок таблицы 1.1 не соответствует ее содержанию, поскольку в ней приведены различия показателей не для видов, а для отделов водорослей.

На микрофотографиях водорослей (рис. 2.1) принято приводить масштабную линейку.

В тексте и подрисуночной подписи к рис. 3.1 недостаточно полно раскрыто его содержание, в связи с чем возникает вопрос, что же иллюстрируют графики Г, Д, Е: световые зависимости скорости роста водорослей от низкой освещенности или от температуры. Поскольку аналогичные величины на рис. 3.3 и 4.2 приведены именно для температуры, то создается впечатление, что горизонтальные оси (рис. 3.1 Г–Е) ошибочно обозначены энергетическими световыми единицами.

В выводе 2 было бы правильнее писать, что выявленная закономерность влияния светового фактора верна не для всех диатомовых водорослей, а для исследованных культур.

В современной альгологической номенклатуре синезеленые водоросли (пишется слитно) принято называть цианобактериями или цианопрокариотами.

Неточность допущена при описании *Phaeodactylum tricornutum* (с. 39), в котором говорится об одиночных клетках двух видов. На самом деле – вид один.

Работа основана на соотношении С/Хл в клетках водорослей, однако фактические концентрации углерода и хлорофилла можно найти только на рис. 5.1. Поскольку чрезвычайно высокие концентрации хлорофилла, полученные в культуре, не типичны для природных вод, то автору следовало бы более осторожно использовать их при создании модели для природных условий.

Сделанные замечания не влияют на положительную оценку диссертационной работы Н.Ю. Шоман и носят дискуссионный или рекомендательный характер. Работа является завершенным исследованием, имеет важное научное и практическое значение, выполнена на современном методическом уровне, хорошо оформлена. Поставленные автором задачи успешно решены. Результаты, достоверность которых не вызывает сомнений, получены на основе корректных лабораторных исследований, обработаны статистически, хорошо проиллюстрированы в таблицах и рисунках. Выводы полностью соответствуют поставленным задачам, автореферат соответствует содержанию диссертации. Результаты работы прошли апробацию на конференциях различного уровня и представлены в 14 публикациях, включающих пять статей в специализированных научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ и ВАК Украины (опубликованы до 31.12.2014 г.), две из которых входят в базы Web of Science и SCOPUS, 9 работ в сборниках материалов и тезисов научных конференций. Диссертационная работа

соответствует паспорту специальности гидробиология, а также требованиям пп. 9–14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства РФ № 842 от 24.09.2013 г., и ее автор Наталья Юрьевна Шоман заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.10 – гидробиология.

Доктор биологических наук,  
главный научный сотрудник лаборатории  
альгологии Федерального государственного  
бюджетного учреждения науки Института биологии  
внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Минеева  
Наталья Михайловна

Доктор биологических наук,  
ведущий научный сотрудник лаборатории  
альгологии Федерального государственного  
бюджетного учреждения науки Института биологии  
внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Сигарева  
Любовь Евгеньевна

Почтовый адрес: 152742 Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, 109.  
Тел. (48547)24042  
Сайт: <http://ibiw.ru>  
e-mail: [mineeva@ibiw.ru](mailto:mineeva@ibiw.ru), [sigareva@ibiw.ru](mailto:sigareva@ibiw.ru)

Отзыв заслушан и единогласно одобрен на заседании лаборатории альгологии  
Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
на котором присутствовали 11 сотрудников.

Протокол № 1 от 4 марта 2021 г.

