

УТВЕРЖДАЮ
Проректор – начальник
Управления научной политики
и организации научных исследований
МГУ имени М.В.Ломоносова,
А.А.Федянин



2019 года

Отзыв ведущей организации

на диссертацию Неустроевой Надежды Викторовны по теме "Лишайникоподобные симбиотические ассоциации ксилотрофных грибов и водорослей", представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальностям 03.02.08 "Экология" и 03.02.01 «Ботаника».

Актуальность. Ассоциативные взаимоотношения организмов широко распространены в природе и играют важную роль в функционировании круговорота веществ и энергии. Дереворазрушающие грибы - ключевые редуценты органических веществ в лесных экосистемах, осуществляют минерализацию древесины, активно участвуют в формировании и поддержании плодородия лесных почв. Изучению ассоциаций водорослей и цианобактерий с плодовыми телами этой группы грибов на удивление уделялось крайне мало внимания в мире и России. Настоящая работа выполнена под руководством профессора В.А.Мухина, который в нашей стране одним из первых заинтересовался изучением ассоциаций ксилотрофных грибов и водорослей (Мухин, 1993; Мухин и Воронин, 2007). Выяснение природы взаимодействий и состава грибов-ксилотрофов и водорослей несомненно актуально как с научной, так и практической точки зрения.

Целью работы было изучение видового разнообразия водорослей и их функциональных связей в лишайникоподобных симбиотических ассоциациях с ксилотрофными грибами.

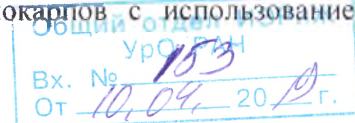
Научная новизна. Впервые дана развернутая характеристика биоразнообразия водорослей, развивающихся в ассоциации с плодовыми телами ксилотрофных базидиомицетов. Показано широкое распространение этого явления у различных таксономических и экологических групп этих грибов. Дана оценка фотосинтетической и азотфиксирующей активности базидиокарпов, населенных водорослями и цианобактериями, показано, что взаимоотношения ксилотрофных грибов и водорослей – это факультативный ассоциативный симбиоз.

Теоретическая и практическая значимость работы. Впервые для РФ получены сведения о разнообразии и экологических особенностях водорослей, встречающихся на плодовых телах 24 видов ксилотрофных грибов. Они расширяют наши представления об альго-грибных ассоциациях, их роли в азотном и углеродном циклах лесных экосистем. Часть водорослей выделены в чистые культуры и помещены в коллекцию живых штаммов микроводорослей Института Биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKOA). В перспективе они могут быть использованы как биотехнологические объекты, а также при проведении альгологических молекулярно-генетических исследований.

Результаты диссертационной работы используются в лекционных курсах «Альгология и микология», «Микология и фитопатология», читаемых в Уральском федеральном университете им. Первого Президента России Б.Н. Ельцина.

Публикации диссертанта. По теме работы опубликовано 17 научных работ, из них 3 – в журналах рекомендованных ВАК РФ, из которых 2 публикации входят в международные системы цитирования WoS и Scopus.

Личное участие автора в получении результатов диссертации. Автор принимал непосредственное участие на всех этапах выполнения диссертационной работы: сбор полевых материалов, их гербаризация, альгологический анализ базидиокарпов с использованием



микроскопии, обработка и обобщение полученных данных, формулирование целей, задач, выводов и защищаемых положений, написание и оформление диссертационной работы.

Основное содержание работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и 2 приложений. Работа изложена на 136 страницах текста, основной текст диссертации содержит 27 таблиц и 20 рисунков. Список литературы, включает 261 источник из них 180 на иностранных языках.

Во **введении** обоснована актуальность темы, представлены цель и задачи исследования, основные положения, выносимые на защиту, научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы.

В **главе 1** описаны **объекты и методы исследований**. В качестве объектов исследования были выбраны 24 вида широко распространенных, часто доминирующих в процессах биологического разложения древесного дебриса ксилотрофных грибов: класс Agaricomycetes, отдел Basidiomycota. Полевые работы по сбору базидиокарпов грибов проведены в 2012–2018 гг. Большая их часть выполнена на Биостанции Уральского федерального университета им. первого президента России Б.Н. Ельцина (Сысертский район Свердловской области), а также на Среднем Урале в окрестностях д. Шигаево, г. Полевского, г. Кировграда, г. Ревда, оз. Чусовское. Часть работ выполнена в Екатеринбурге (Уктусский и Юго-Западный лесопарки, Ботанический сад УрО РАН). В результате полевых работ в общей сложности было собрано около 500 базидиокарпов ксилотрофных базидиомицетов.

Подробно описаны методы микроскопического анализа базидиокарпов, оценка видового состава и численности мицетобионтных водорослей, радиометрический метод с использованием ^{14}C , анализ нитрогеназной активности, статистическая обработка. Все методы описаны достаточно подробно или даны ссылки, что позволяет их проанализировать и повторить с их применением эксперименты.

В **главе 2** приведен конспект мицетобионтных водорослей. В результате прямого микроскопирования и привлечения культуральных методов выявлено 75 (или 55 вида ?, есть несовпадение в тексте) видов мицетобионтных водорослей и составлен их конспект. Для каждого таксона мицетобионтных водорослей в конспекте последовательно приведены следующие данные: современное название вида, синонимы, морфотип, экологическая группа, распространение, авторские данные.

Глава 3 посвящена таксономической и эколого-биоморфологической характеристике мицетобионтных водорослей. В общей сложности с базидиокарпами ксилотрофных грибов ассоциировано 75 видов водорослей, относящихся к 45 родам, 26 семействам, 14 порядкам, 9 классам, 4 отделам. Подавляющая часть мицетобионтных водорослей эукариотические (61 вид, 86%) – Chlorophyta (51 вид, 6%), Ochrophyta (7 видов, 9%), Charophyta (6 видов, 8%), реже – прокариотические водоросли/цианопрокариоты (11 видов, 14%). Однако по данным главы 2 определено до вида 55 видов, поэтому необходимо скорректировать таксономическое положение водорослей. Выявленные водоросли представлены 4 морфотипами: коккоидные, трихальные, колониально-коккоидные и монадные.

В **главе 4** приведены данные по гостальным особенностям мицетобионтных водорослей. Водоросли обнаружены в базидиокарпах 24 видов, при этом наибольшее число ксилотрофных грибов в базидиокарпах, которых встречаются водоросли, относятся к порядкам Polyporales (21 вид, 58%) и Hymenochaetales (8 видов, 22%). Водоросли преимущественно населяют однолетние, однолетние-зимующие базидиокарпы, редко – многолетние. Водоросли развиваются, как на поверхности базидиокарпов, так и внутри – в контексте. Находясь в окружении грибных гиф, клетки водорослей тесно соприкасаются с ними, вступают в прямой с грибами контакт. Водоросли встречаются в каждом четвертом базидиокарпе *Steccherinum ochraceum*, в 6-7 из 10 базидиокарпов *Bjercandera adusta*, *Stereum hirsutum*, *S. subtomentosum*. У *Trametes versicolor*, *Trichaptum biforme*, *T. fuscoviolaceum* мицетобионтные водоросли присутствуют в 80-90% базидиокарпов. Другими словами, для ксилотрофных грибов симбиоз с водорослями имеет факультативный, не облигатный характер.

Больше всего водорослей (30–35 видов) отмечено в базидиокарпах *Cerrena unicolor* и *Trichaptum biforme*. Базидиокарпы *Stereum subtomentosum*, *Trichaptum abietinum*, *T. fuscoviolaceum* населяют 20–23 вида водорослей, а *Stereum hirsutum*, *Trametes gibbosa*, *T.*

ochracea, *T. pubescens* от 11 до 15 видов. В базидиокарпах большей части грибов встречается до 10 видов водорослей.

Глава 5 посвящена изучению географической и экологической изменчивости состава водорослей, встречающихся на/в базидиомах ксилотрофов. Показано, что наличие водорослей в базидиокарпах ксилотрофных грибов – не является локальным явлением и регистрируется в географически удаленных локалитетах: на Валдае, в Республике Коми, и на Среднем Урале. Для оценки географической изменчивости сообществ мицетобионтных водорослей проведен анализ их состава в базидиокарпах одноименных видов грибов – *Trichaptum abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *Cerrena unicolor*. Большинство мицетобионтных водорослей *Trichaptum*, встречаются только в отдельных районах. Подавляющая часть видов водорослей (61%) *Cerrena unicolor* отмечены в каком-либо одном районе. Видовое богатство водорослей встречающихся в/на базидиокарпах, произрастающих на антропогенно-нарушенных территориях и природных территориях различалась в зависимости от вида гриба. По их видовому составу выделяется 2 кластера водорослей: в один входят виды встречающиеся с апреля по июнь, в другой – с июля по октябрь.

Глава 6 рассматривает физиологические связи водорослей с грибами. Определяется фотосинтетическая и азотфиксирующая активность базидиокарпов, которая обусловлена присутствием эукариотических водорослей и цианобактерий. Наибольшая фотосинтетическая активность зарегистрирована в базидиокарпах *Trichaptum fuscoviolaceum* и *T. biforme*, а у остальных видов – *Diplomitoporus flavescens*, *Stereum hirsutum*, *Stereum subtomentosum* – она значительно более низкая. У грибов, в базидиокарпах которых нет мицетобионтных водорослей, а также у грибов базидиокарпы, которых населяют только эукариотические водоросли азотфиксирующая активность отсутствует, тогда как в базидиокарпах, где есть цианопрокарियोты, она регистрируется.

Замечания и недостатки.

1. Несмотря на широкий охват поставленных задач, автор использует ограниченный круг методов выделения и количественного учета клеток водорослей. Во многих случаях необходимо использовать молекулярные методы идентификации видового состава водорослей, так как классические методы, используемые автором (прямое наблюдение и изоляция на среды культивирования) не всегда эффективны, и выявляют только культивируемые виды и/или с характерными морфологическими признаками, не дифференцируя виды, имеющие сходные морфотипы. Помимо этого, автором в работе использованы не все самые современные определители. До вида было определено 75 изолятов водорослей или 55 (автор указывает в главе 2 противоречивые данные (75 видов и 55 видов водорослей), из них в правильности идентификации до вида автор уверен только для половины).

2. Обследована выборка из 24 видов ксилотрофов, у всех на базидиокарпах встречаются водоросли, а есть ли виды, у которых их нет.

3. Необходимо было дать определение мицетобионтным водорослям. Возможно было сложно, но требуется разграничить эпибионтные водоросли от эндобионтных, чтобы сузить круг специализированных видов водорослей, адаптированных к обитанию внутри базидиома ксилотрофных грибов. Для этого необходимо расширение методической базы, использование метода смывов для анализа эпибионтной флоры, приготовления препаратов из разных слоев плодового тела (поверхностных и медуллярных), четкого выявления видов, развивающихся внутри базидиома.

4. Автор предлагает назвать ассоциацию плодовых тел ксилотрофных грибов и водорослей лишайникоподобный симбиоз, что отражено и в названии работы, имея недостаточно для этого оснований. Во-первых, с одним плодовым телом по данным автора ассоциировано в среднем около десятка видов водорослей, причем состав водорослей может меняться, а в лишайнике с одним микобионтом описаны один или два определенных вида водорослей. Во-вторых, по исследованиям автора водоросли-ассоцианты заселяют в основном однолетние плодовые тела, однако лишайники – одни из самых долгоживущих и медленно растущих организмов на Земле. В-третьих, для лишайнизированных грибов предполагается облигатность во взаимоотношениях. Грибы без водорослей не растут в чистой

культуре. А в предлагаемой работе автор исследует только плодовые тела и отмечает факультативность во взаимоотношениях грибов и миктобионтных водорослей.

5. Работа сильно бы выиграла, если бы в ней был более детальный анализ работ по теме исследования, на основании которого диссертант выявляет круг вопросов, на решение которых направлено его научное исследование.


Диссертация Неустроевой Надежды Викторовны является законченной научно-квалификационной работой, в которой на основании выполненных автором исследований восполнен пробел в изучении разнообразия водорослей и цианопрокариот, ассоциированных с мицелием и базидиомами ксилобионтов. Это явление охарактеризовано как факультативная ассоциация. Водоросли и цианобактерии могут поставлять грибам-ксилотрофам дополнительный по отношению к древесине источник углеродного и азотного питания, тогда как грибы для водорослей – дополнительный источник CO₂ и H₂O. Полученные результаты и сделанные выводы вносят существенный вклад в наше знание биологии и экологии ксилотрофных грибов, а выделенные альгологические культуры потенциально являются объектами биотехнологических исследований.

Диссертационная работа обладает внутренней логикой, содержит необходимые исходные данные, обобщающие таблицы, рисунки, написана понятно, результаты статистически обработаны и достоверны, выводы обоснованы. Результаты, полученные автором, оригинальны, обладают научной новизной и практической значимостью. Основные этапы исследования, выводы и результаты представлены в автореферате и публикациях автора. Автореферат полностью отражает основное содержание диссертации, содержит обоснованные выводы и рекомендации, отвечает требованиям ВАК РФ.

Диссертационная работа Н.В. Неустроевой по теме "Лишайникоподобные симбиотические ассоциации ксилотрофных грибов и водорослей" соответствует требованиям п. 9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней» № 842, утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г., предъявляемым к кандидатским диссертациям, а ее автор, Неустроева Надежда Викторовна, заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 "Экология" и 03.02.01 «Ботаника».

Отзыв заслушан и утвержден на заседании кафедры микологии и альгологии «1» апреля 2019 г., протокол № 10.

Профессор кафедры микологии и альгологии
биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова,
доктор биологических наук по специальности
03.02.12 – «Микология»

 /О.В.Камзолкина/

Доцент кафедры микологии и альгологии
биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова,
кандидат биологических наук по специальности,
03.02.01 «Ботаника».

/М.А.Гололобова/



Зав. кафедрой микологии и альгологии
биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова,
доктор биологических наук, профессор

/А.В.Кураков/



ПОДПИСЬ РУКИ
ЗАВЕРЯЮ

Документовед биологического факультета МГУ



Камзолкина О.В.;
Куракова А.В.;
Гололобова М.А.;
