

ОТЗЫВ

официального оппонента д.б.н. Переведенцевой Лидии Григорьевны на диссертационную работу Ивана Викторовича Змитровича «Филогенез и адаптациогенез полипоровых грибов (семейство *Polyporaceae* s. str.)», представленную в диссертационный совет Д 002.211.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.12 – «Микология»

Диссертационная работа Змитровича И.В. посвящена изучению филогенеза и адаптациогенеза полипоровых грибов (семейство *Polyporaceae* s. str.). Представители этого семейства широко распространены в природе и имеют особое значение как компонент лесных экосистем. Они обладают уникальным, как с позиций экологии, так и с позиций биотехнологии, потенциалом (продуценты ферментов, воздействующих на лигнин; биологически-активных соединений, используемых в медицине и фармакологии).

В настоящее время систематика грибов, в том числе, полипоровых, подвергается ревизии на основе появляющихся новых данных молекулярной биологии. Упорядочить этот современный «хаос», касающийся не только видов, но и более крупных таксонов, важно как с теоретической, так и с практической точки зрения, что свидетельствует об актуальности и новизне исследований И.В. Змитровича. Несмотря на то, что систематика полипоровых грибов имеет солидную историю, многие проблемы таксономии полипоровых грибов остаются нерешенными до настоящего времени. В частности, И.В. Змитровичем впервые исследуется проблема балансировки молекулярного древа семейства *Polyporaceae* и порядка *Polyporales*. Впервые предложена система морфотипов полипоровых грибов. Создана оригинальная система гифальной организации базидиом. В работе рассматриваются теоретические проблемы адаптациогенеза полипоровых грибов, разработана «экотипцентрированная» концепция видообразования. Рассмотрена конвергентная эволюция полипоровых грибов.

В практическом плане реконструкция и совершенствование филогенетической системы полипоровых грибов позволит прогнозировать наличие определенных свойств у филогенетически близких видов.

Таким образом, теоретическая и практическая значимость, а также новизна проведенных исследований не вызывает сомнений.

Диссертационная работа построена по стандартной схеме, состоит из введения, 6 глав, заключения и выводов, списка цитируемой литературы, двух приложений. Материалы изложены на 364 страницах, работа хорошо иллюстрирована 96 рисунками и содержит 39 таблиц, наглядно демонстрирующих полученные результаты. Список использованной литературы обширен, включает 717 литературных источников, из них 558 на иностранных языках. Автореферат полностью отражает содержание диссертации.

Во введении описывается актуальность, научная новизна, теоретическая и практическая значимость исследования. Сформулирована цель исследования – таксономическая ревизия семейства *Polyporaceae* s. str., учитывающая филогенетический и адаптивный аспекты эволюции группы. Перечислены задачи исследования, приведены положения, выносимые на защиту.

Отмечается личный вклад автора, принимавшего участие на всех этапах работы в период с 1997 по 2017 гг., начиная от формулирования проблемы, постановки цели и задач до обработки и интерпретации полученных данных.

Результаты работы прошли достаточную апробацию в ходе многочисленных научных конференций, съездов, симпозиумов. Автором опубликовано 220 работ, из них 85 по теме диссертации, в том числе 15 монографий (12 – коллективных), 29 статей в журналах из списка ВАК и 41 статья в других изданиях.

Первая глава диссертационной работы «Общая характеристика полипоровых грибов (семейство *Polyporaceae* s. str.)», представляет собой анализ и обобщение данных литературы, дополненный собственными результатами многолетних исследований в области сравнительной морфологии и систематики полипоровых грибов (семейство *Polyporaceae* s. str.). Автор в совершенстве владеет литературой по исследуемой теме, глава написана доступно и понятно, это одна из самых больших глав диссертации, изложенная на 92 страницах. В главе обсуждаются такие вопросы, как история систематики семейства *Polyporaceae*. Приводится детальный очерк морфологии и плектологии. Автором (совместно с коллегами) проведена ревизия терминологии, используемой в отечественной и зарубежной литературе при описании дифференциации гиф базидиомы, что важно для понимания сущности излагаемого диагноза.

Далее автором приводится анализ литературных данных по субстратной адаптации и системе экоморф грибов семейства *Polyporaceae*. В

этом же разделе дается обзор системы жизненных форм грибов, разработанной лично автором.

Вторая глава «Материал и методы исследований», включает описание объекта исследования, также в ней достаточно подробно изложена методика исследований, несмотря на то, что глава занимает всего 6 страниц. Всего было проанализировано 3000 образцов, собранных автором в 12 административных областях России, в республиках Коми, Абхазии, Мордовии, а также в Финляндии, Израиле, Китае. Кроме этого автором был изучен материал Микологического гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), а также материал, находящийся в гербариях 8 институтов и университетов, в том числе, зарубежных (Беларусь, Израиль, США, Финляндия, Швеция, Эстония).

Традиционная идентификация грибов с помощью микроскопов была дополнена молекулярно-таксономическими исследованиями. Всего было проанализировано 317 нуклеотидных последовательностей.

Далее автором описаны методы и техника морфологического и молекулярно-филогенетического анализов (выделение, амплификация, секвенирование ДНК, филогенетический анализ). Все данные статистически обработаны и не вызывают сомнений.

Третья глава – «Реконструкция филогенеза полипоровых грибов». Обсуждаются подходы к филогенетическим гипотезам и оценке ранга таксонов, проводится реконструкция филогенетического дерева, фокусирующаяся на траметоидных таксонах и реконструкция филогенетического дерева, фокусирующаяся на полипороидных и лентиноидных таксонах. Рассматривается балансировка филогенетического дерева *Polyporaceae*. В этой, небольшой по объему, главе автором на основе большого фактического материала проведено теоретическое осмысление филогенеза полипоровых грибов.

Четвёртая глава «Адаптациогенез полипоровых грибов», является центральной и самой большой в диссертации (121 страница). В ней анализируется концепция адаптациогенеза в понимании разных авторов. Далее рассматривается дифференциация экотипов и видообразование. Значительное внимание уделено эволюционному значению экотипической дифференциации. Приведены некоторые примеры экотипической дифференциации у полипоровых грибов. В частности, рассматриваются проблемные диады: *Daedaleopsis tricolor/D. confragosa*; *Perenniporia valliculorum/P. subacida*; *Perenniporia kilemariensis/Yuchengia narymica*; *Trametes velutina/T. pubescens*. Во всех случаях автор анализирует

литературные данные, сопровождая их собственными исследованиями, делает выводы по каждой обсуждаемой проблеме.

Далее автор рассматривает спорный вопрос внутривидового полиморфизма трех таксонов: *Trametes versicolor*; *T. multicolor*; *T. pubescens*. Сопоставляя данные разных авторов, а также приводя собственные результаты исследований, диссертант подводит итог о существовании трех самостоятельных видов, связанных морфологическими переходными формами. Выделены наиболее стойкие морфологические признаки, позволяющие отличить эти виды рода *Trametes*.

Другое интересное уточнение касается экотипического полиморфизма в долготном градиенте: ряд *Pachykytospora tuberculosa* - *P. wasseri* - *P. subtrametea*. Автором в Жигулевском широколиственном лесном ценозе был описан вид *P. wasseri*, который по данным сравнительно-морфологического анализа сочетает некоторые черты *P. tuberculosa* и *P. subtrametea* и является примером аллопатрического видообразования.

Следующий раздел - прерывание экотипического континуума: проблема *Cerioporus rangiferinus*. Автором убедительно доказана необходимость восстановления таксона *Cerioporus rangiferinus*, им были задепонированы нуклеотидные последовательности в Генбанк, произведена морфометрия базидиоспор, разработан подробный диагноз этого вида.

Далее обсуждается биоморфологическая интерпретация родов полипоровых грибов. Автор вначале обсуждает разные взгляды на правомерность существования родов, а впоследствии высказывает собственные соображения по поводу экоморфологической характеристики родов полипоровых грибов и путей их морфологической эволюции. Было выявлено 3 выраженных модуса морфологической эволюции полипоровых грибов: архаллаксис; анаболия; морфологическая рационализация, редукция базидиом. При этом архаллаксис связан с изменениями на ранних стадиях развития базидиомы, дифференциацией её на шляпку и ножку (полипороидный и лентиноидный морфотипы). Анаболия проявляется при формировании траметоидных и фомитоидного морфотипов. Морфологическая рационализация привела к образованию фибропориоидного, церипориоидного и гипохноидного морфотипов.

Пятая глава «Конспект системы полипоровых грибов (*Polyporaceae* s. str.)», включает данные о 554 видах, относящихся к 58 родам, которые распределяются по 6 трибам (*Polyporeae*, *Epitheleae*, *Lentineae*, *Ganodermateae*, *Ruscopogeeae* и *Trameteae*) и 2 подсемействам (*Polyporoideae* и *Trametoideae*). Отмечаются наиболее богатые видами 8 родов, (от 21 до 78 видов) и 14 монотипных родов. Материалы главы являются ценным вкладом

в изучение биоразнообразия сем. *Polyporaceae* s. str. и представляют собой современную сводку видов, что может быть использовано при составлении определителей, сводок по экологии и географическому распространению. В главе приведена таксономическая структура глобальной биоты полипоровых грибов, где перечислены подсемейства, трибы и роды с указанием числа видов.

В шестой главе «Прогностические возможности системы полипоровых грибов», обсуждается возможность естественной системы обладать прогностической силой в предсказании свойств у еще не исследованных групп. Обращается внимание на поиск и обсуждаются перспективы поиска среди полипоровых грибов новых перспективных видов - продуцентов лигниноокисляющих ферментов. Предлагается изучение близкородственных таксонов у видов, зарекомендовавших себя в качестве продуцентов окислительных ферментов, а также у видов – продуцентов биоактивных комплексов, воздействующих на иммунные и злокачественно-трансформированные клетки, что, несомненно, имеет практическое значение.

В заключении в краткой форме подводятся итоги проделанной работы и представленных результатов по изучению филогенеза и адаптациогенеза полипоровых грибов (семейство *Polyporaceae* s. str.).

Выводы по работе обоснованны и корректны, они полностью соответствуют поставленным задачам исследования.

В целом можно отметить, что диссертационная работа И.В. Змитровича представляет собой полноценное законченное научное исследование, выполненное на высоком научном уровне с использованием огромного фактического материала, и имеет существенное значение для биологической отрасли знаний.

Материалы диссертационной работы И.В. Змитровича могут быть использованы в вузах, в курсах общей экологии, экологии грибов, микробиологии, а также в практике биотехнологии.

В ходе анализа диссертационной работы имеется ряд замечаний:

В главе 1, в разделе «Развернутая экоморфологическая система грибов семейства *Polyporaceae*» дается обзор системы жизненных форм грибов, разработанной лично автором, где названия морфотипов производятся от названий старых искусственных родов. Такая классификация может вызвать большие трудности у начинающих исследователей. Вероятно, эту систему использовать могут только опытные

специалисты по афиллофороидным грибам, так как система грибов изменчива, зачастую старые названия таксонов возрождаются, становятся «новыми», и наоборот.

В разделе 1.2 «Очерк морфологии и плектологии *Polyporaceae*» описаны особенности макроморфологии базидиом полипоровых грибов, но отсутствуют ссылки на авторов. Поэтому не понятно, чьи это данные.

В главе 4 собственные данные перемежаются с данными литературы, поэтому порой сложно выделить именно мнение автора по некоторым вопросам. Недостатком главы является ее громоздкость, излишняя детальность в обсуждении ряда вопросов.

В главе 5 перед изложением Конспекта отсутствуют пояснения, расшифровка условных обозначений.

В диссертации имеются неудачные выражения. Например, в главе 1. использован неудачный термин «патогенные сапротрофы», а пояснения весьма обтекаемы. Далее написано, что: 1) «Гриб разрушает и поглощает лигноцеллюлозные компоненты отмерших клеток древесины». Но элементы древесины (трахеи, трахеиды, либриформ), за исключением древесной паренхимы, и так являются мертвыми; 2) «Когда ток воды по сосудам прекращается, отмирает и гриб». Но ток воды осуществляется не только по сосудам, но и по трахеидам.

В некоторых главах (глава 1.4) использована сложная подчиненность разделов, есть даже пункты четвертого уровня, что затрудняет ориентацию в излагаемом материале. Целесообразно было бы разделить главы.

Наблюдаются повторы, например, характеристика методов окрашивания реактивом Мельцера, описанных в 1 главе. Имеются не выправленные опечатки, есть недочеты в оформлении.

Высказанные замечания не умаляют достоинств фундаментальной работы, не ставят под сомнение полученные результаты и носят дискуссионный или рекомендательный характер.

На основании вышеизложенного можно резюмировать, что диссертация И.В. Змитровича «Филогенез и адапциогенез полипоровых грибов (семейство *Polyporaceae* s. str.)» представляет собой законченную научно-квалификационную работу, которая полностью соответствует критериям, установленным в пунктах 9-14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации (№842 от 24.09.2013 г.), и требованиям ВАК, предъявляемым к докторским диссертациям, а её автор, И.В. Змитрович, несомненно, достоин присуждения учёной степени доктора

биологических наук по специальности 03.02.12 «Микология».

Отзыв подготовлен доктором биологических наук, профессором кафедры ботаники и генетики растений Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Пермский государственный национальный исследовательский университет» Лидией Григорьевной Переведенцевой (докторская диссертация защищена по специальности 03.00.24 - «Микология», диплом ДК № 015594 от 11 июня 1999 г.).

Доктор биологических наук, профессор
кафедры ботаники и генетики растений
ФГБОУВО «Пермский государственный
национальный исследовательский
университет»
e-mail: perevpenn@mail.ru



Переведенцева
Лидия Григорьевна

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования «Пермский государственный
национальный исследовательский
университет»
614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15 (корп. 1);
тел. +7(342) 239-64-35;
E-mail: info@psu.ru
Web-сайт: <http://www.psu.ru>

11 сентября 2017 г.

