

ОТЗЫВ

официального оппонента д.б.н. Соловьева Виктора Александровича на диссертационную работу Змитровича Ивана Викторовича «Филогенез и адаптациогенез полипоровых грибов (семейство *Polyporaceae* s. str.)», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.12 – «Микология»

В микологии продолжает оставаться актуальной систематика грибов, именно она является необходимой основой исследований практически во всех разделах общей и прикладной микологии. Изучение ксилотрофных грибов семейства *Polyporaceae* актуально по многим причинам. Вовлекая в круговорот такое стойкое по отношению к биологическим агентам вещество, как древесина, они являются обязательным структурным и функциональным компонентом лесных биогеоценозов. В последние десятилетия во всем мире развернуты исследовательские работы по созданию биотехнологий с использованием ксилотрофных грибов: для конверсии, трансформации и модификации древесного сырья в экологизированных технологиях и для ремедиации окружающей среды. Расширяются работы по получению из грибов биологически активных веществ и лекарственных продуктов. Во всех случаях точная диагностика возбудителей процесса обязательна. Она нужна также для прогнозов в поисках активных продуцентов полезных продуктов и оптимизации биотехнологических процессов. Сохраняется традиционная задача – защита древесины от микогенного ксилолиза. И, наконец, для практиков и учебного процесса очень важно уменьшить трудности, возникающие в результате очень частой ревизии таксономических рангов, видовых и родовых названий грибов.

Помимо этих практически важных задач, в диссертации решается и теоретически важная проблема – реконструкция филогенеза и роли адаптациогенеза в эволюции полипоровых грибов. В связи с развитием в последнее время молекулярных методов изучения нуклеотидных

последовательностей открылись новые возможности в создании фундамента филогенетической систематики.

Научная новизна диссертации заключается в системной морфологической характеристике адаптиогенеза полипоровых грибов и выяснении путей их филогенеза. Методы морфологического, молекулярно-филогенетического и математического анализа положены в основу кладистического анализа. Основная трудность заключалась в присвоении таксономического ранга филогенетическим линиям. Одно дело – классифицировать результаты молекулярного анализа, а другое – построение сбалансированного древа, которое должно содержать выявленные новые ветви последовательностей. Балансировка молекулярного древа семейства *Polyporaceae* и порядка *Polyporales* выполнена впервые. Таксономия их приобрела постоянство вследствие определения рангов и границ указанных таксонов.

Показаны возможности молекулярной маркировки различий между экотипами и филогенетическими видами, и разработана экотип-центрированная концепция видообразования. Для характеристики организмов использованы современные молекулярные методы. Обоснованно выбраны наиболее информативные участки генома. Полученные результаты обработаны математическими методами. Филогенетическая реконструкция проведена методами максимальной экономии, максимального правдоподобия и Байесовским методом с использованием соответствующих программных пакетов.

В ходе более, чем 20-летних исследований описано 38 новых таксонов (на уровне родов, видов, разновидностей, форм; 31 новая комбинация). Для некоторых таксонов отобраны эпителипы, впервые полуены и депонированы в Генбанк 84 нуклеотидные последовательности.

Впервые представлена система морфотипов полипоровых грибов и схема их дифференциации. При этом впервые описаны некоторые

морфологические черты: строение ганодермоидной базидиоспоры, гифальная организация базидиом и др.

Четко сформулированные задачи решены и цель исследования достигнута. Выводы хорошо обоснованы, достоверность результатов не вызывает сомнений.

Диссертация изложена на 364 страницах, содержит 96 рисунков и 39 таблиц. Состоит из введения, 6 глав, заключения и выводов, списка цитируемой литературы, 2 приложений на 9 страницах. Библиография включает 717 источников, из них 558 на иностранных языках.

Тема диссертации соответствует специальности 03.02.12 – «Микология».

В главе 1 дается характеристика полипоровых грибов: изложена очень полная история систематики семейства, описываются особенности морфологии и плектологии (гифы, гимений), субстратная адаптация и система экоморф. Очень полный и содержательный обзор литературы.

В главе 2 описаны объекты и методы исследования. Материал, собран на обширной территории России, а также других стран (Эстонии, Швеции, США, Финляндии, Израиля, Беларуси), изучено 3000 образцов. В ходе молекулярно-таксономических исследований проанализировано 317 нуклеотидных последовательностей. Изученные типовые образцы и эксиккаты находятся в микологической коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и других гербариях, в том числе некоторых иностранных. Поражает огромный объем изученного материала. Описана техника морфологического и молекулярно-филогенетического анализа, использовались хорошо апробированные методики.

В главе 3 изложены подходы к реконструкции филогенеза и оценке ранга таксонов. На одном примере показана воспроизводимость результатов, получаемых разными исследовательскими коллективами. Представлены результаты молекулярно-филогенетического исследования группы полипоровых грибов, в которое диссертант внес существенный вклад. Представлен результат реконструкции филогенетического древа на основе

траметоидных, полипороидных, лентиноидных таксонов и балансировки филогенетического дерева *Polyporaceae*.

В главе 4 изложена развиваемая диссертантом концепция адаптиогенеза, основанного на нескольких уровнях (клеточном, тканевом и организменном). Эволюционное значение экотипической дифференциации анализируется на примере нескольких видов полипоровых грибов. Здесь же дана биоморфологическая интерпретация родов полипоровых грибов как некоторое обобщение экоморфогенеза – дифференциация таксонов как совокупностей экоморф. Очень интересная глава, потому что часть высказанных положений имеет общебиологическое значение.

Глава 5 представляет собой конспект системы полипоровых грибов.

В главе 6 показаны прогностические возможности предложенной системы полипоровых грибов. Среди основных 5 пакетов научно-исследовательских работ в мире названа биотехнология. Она имеет, по крайней мере, 2 направления – медицинское и технологическое. В диссертации достаточно полно описаны перспективы поиска среди полипоровых грибов продуцентов метаболитов онкостатической и иммуномодулирующей активности и продуцентов биологически активных добавок – область, в которой диссертант активно участвовал. Другое – технологическое – направление ориентирует на поиске грибов – продуцентов лигнинокисляющих ферментов. Здесь необходимо уточнение. Если речь идет о древесине как возобновляемом ресурсе и ксилотрофных грибах, то необходимо отметить, что именно лигнин создает экологические опасности и трудности в глубокой физико-химической переработке сырья. Ферментативных механизм микогенного разложения лигнина интенсивно изучается в последние 2 десятилетия, и результаты находят свое применение на практике. Решение предполагается в двух направлениях: селективное разложение лигнина (требуется обязательно кофактор в виде хотя бы гемицеллюлоз) и достаточно быстрое его разложение. В настоящее время известно только 2 вида грибов, разлагающих лигнин избирательно:

Phanerochaete sanguinea и *Ceriporiopsis subvermispora*. Поиски эффективного делигнификатора ведутся методом «проб и ошибок». Здесь можно ожидать эффективную помощь со стороны миколога-таксономиста. В поисках делигнификатора в полевых условиях важно обращать внимание на структуру субстрата, она должна быть волокнистой или ватообразной вследствие сохранения целлюлозного компонента. Тип ксилолиза обусловлен генетически комплексом ферментов, и он интересен не только как порок древесины, но как таксономическая характеристика возбудителя ксилолиза. Микологи уделяют основное внимание базидиоме, игнорируя изменения субстрата после поселения грибов. Отмечается не всегда тип гнили – белая или бурая. Этот упрек адресуется ко всем микологам, а не только к диссертанту.

В заключении и выводах подводятся итоги выполненного исследования.

Автореферат отражает структуру и содержание диссертации.

По теме исследования опубликовано 85 работ, в том числе 15 монографий, 28 статей в изданиях, рекомендованных ВАК, и 41 – в прочих изданиях (13 из них на английском языке).

Основные положения диссертации были обсуждены на многих международных конференциях и вошли в учебник «Ботаника» под редакцией Г. П. Яковлева. Диссертант известен научному сообществу как сложившийся специалист-миколог.

Замечания, касающиеся возможной дальнейшей работы в избранном направлении.

Диссертант реконструирует филогенез полипоровых грибов с общебиологических и эволюционных позиций. Он упоминает об универсальном принципе Виллиса и законе Ципфа: чем больше полиморфизм таксонов, тем больше у него сестринских специализированных таксонов того же ранга. Он пишет: «Если посмотреть на результаты экоморфогенеза глазами таксономиста, окажется, что каждому таксону крупного ранга будет соответствовать “веер экоморф” (характеризующих

отдельные таксоны подчиненного ранга), во многом параллельный “вееру экоморф” соседнего таксона того же ранга, хотя и не повторяющий его в точности» (с. 42 автореферата). Очень важное положение, но оно не нашло развития в диссертации. Виллис (1940) пришел к выводу, что кривая соотношения частот родов и видов отражает универсальный принцип, и что эволюция происходит от семейства к разновидностям. Это положение подтверждается гиперболическим ранговым распределением Ципфа–Парето (на который ссылается диссертант) и служит основой современной кладистики. Имеется много объяснений этого принципа (движение от «успеха к успеху», «ресурс – к ресурсу»), но в основе его, по-видимому, лежит действие обратной положительной связи. В приложении к таксономии это означает, что при одинаковой вероятности появления нового вида «богатые» видами роды имеют больше шансов увеличить свой объем по сравнению с возможностями «бедных» родов. Поэтому было бы интересно выяснить соответствие распределения частот закону Ципфа–Парето. Это послужило бы еще одной гарантией «живучести» предложенной диссертантом таксономической системы и обоснованности предполагаемых эволюционных трендов.

Результаты диссертационного исследования могут использоваться в методологическом отношении для организации аналогичных работ по описанию биологического разнообразия грибов и прогноза эволюции других таксономических групп, а также поиска новых источников лекарственных средств и биологически активных веществ. Полученные данные могут быть использованы для составления фундаментальных сводок и определителей, а также в учебной литературе.

Заключение. Диссертационная работа «Филогенез и адапциогенез полипоровых грибов (семейство *Polyporaceae* s. str.)» является законченным научным исследованием, соответствует требованиям «Положения о присуждении ученых степеней» (пп. 9–14), утвержденного постановлением Правительства РФ от 24.09.2013, № 842, предъявляемым к диссертациям на

соискание ученой степени доктора наук, а ее автор Змитрович Иван Викторович заслуживает присуждения ему ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.12 – «Микология».

Отзыв подготовлен доктором биологических наук, профессором кафедры общей экологии, анатомии и физиологии растений Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С. М. Кирова» Виктором Александровичем Соловьевым (докторская диссертация защищена по специальности 03.00.12 – «Физиология растений», диплом БЛ № 000099).

Доктор биологических наук, профессор
кафедры общей экологии, анатомии и
физиологии растений Федерального
государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего
образования «Санкт-Петербургский
государственный лесотехнический
университет имени С. М. Кирова».
E-mail: vasoloviev@rambler.ru



Федеральное государственное
бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Санкт-Петербургский государственный
лесотехнический университет
имени С. М. Кирова»
194021, г. Санкт-Петербург,
Институтский пер., д. 5, литер У.
Тел.: +7(812) 670-92-46
E-mail: public@spbftu.ru
Web-сайт: <http://spbftu.ru>

02 ноября 2017 г.

