

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ДИССЕРТАЦИОННОГО СОВЕТА 24.1.138.01 НА БАЗЕ  
ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ НАУКИ  
ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ ИМ. К.А. ТИМИРЯЗЕВА РОССИЙСКОЙ  
АКАДЕМИИ НАУК, МОН РФ

ПО ДИССЕРТАЦИИ НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ КАНДИДАТА НАУК

аттестационное дело № \_\_\_\_\_

решение диссертационного совета

от 17.10.2023 г. № 8

О присуждении Лапшину Никите Константиновичу, гражданину РФ, учёной степени кандидата биологических наук.

Диссертация «Роль мембранных стеринов в регуляции активности  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы клеток растений» по специальности 1.5.21. – физиология и биохимия растений принята к защите 5 июня 2023 г., протокол № 5, диссертационным советом 24.1.138.01 на базе ФГБУН «Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук», 127276, Москва, Ботаническая ул., 35; приказы МОН РФ № 105/нк от 11.04.2012 г., № 464-нк от 23.07.2014 г., № 936/нк от 28.09.2017 г.; № 523/нк от 21.06.2019 г.

Соискатель, Лапшин Никита Константинович, 29.06.1993 года рождения. В 2015 году окончил биологический факультет ФГБУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова» по специальности «биология (физиология растений)». Работает в должности научного сотрудника в лаборатории мембран растительных клеток ФГБУН «Институт физиологии растений им. К.А.Тимирязева Российской академии наук». Диссертация выполнена в лаборатории мембран растительных клеток ФГБУН «Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук». Научный руководитель – доктор биологических наук Трофимова Марина Сергеевна, ФГБУН «Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук», заведующая лабораторией мембран растительных клеток.

Официальные оппоненты:

Бабаков Алексей Владимирович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории стрессоустойчивости растений Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии»;

Бибикова Татьяна Николаевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры физиологии растений Биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова»;

дали положительные отзывы на диссертацию.

Ведущая организация: ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского», Нижний Новгород, в своём положительном заключении, составленном Воденевым Владимиром Анатольевичем, доктором биологических наук, доцентом РАН, заведующим кафедрой биофизики Института биологии и биомедицины ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского», отметил, что диссертационная работа Лапшина Н.К. «Роль мембранных стерина в регуляции активности  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы клеток растений» по своей актуальности, уровню экспериментальных исследований, анализу полученных данных, научной новизне и практической значимости отвечает критериям ВАК РФ к кандидатским диссертациям, а сам автор заслуживает присуждения учёной степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.21. – Физиология и биохимия растений.

Соискатель имеет 9 опубликованных работ по теме диссертации, в том числе 4 статьи в международных рецензируемых журналах, включённых ВАК РФ в список рекомендуемых для опубликования основных научных результатов диссертации на соискание учёной степени кандидата и доктора наук. Личный вклад в основные работы составил не менее 60%:

1. Белугин Б.В., Жесткова И.М., Пиотровский М.С., **Лапшин Н.К.**, Трофимова М.С. (2017) PIP1-аквапорины, стерины и осмотическая водная проницаемость плазмалеммы клеток этиолированных проростков гороха. Биологические мембраны. 34, 239–248.

2. Piotrovskii M.S., **Lapshin N.K.**, Andreev I.M., Trofimova M.S. (2019) Role of PIP-Aquaporin Phosphorylation in Redox-Dependent Modulation of Osmotic Water Permeability in Plasmalemma from Roots of Pea Seedlings // Russ. J. Plant Physiol., V. 66 (4), 637–645. DOI: 10.1134/S1021443719040113

3. **Lapshin N.K.**, Piotrovskii M.S., Trofimova M.S. (2021) Involvement of plasma membrane  $H^+$ -ATPase in diamide-induced extracellular alkalization by roots from pea seedlings. Planta. 253,10. <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03532-w>

4. **Lapshin N.K.**, Piotrovskii M.S., Trofimova M.S. (2021) Sterol Extraction from Isolated Plasma Membrane Vesicles Affects H<sup>+</sup>-ATPase Activity and H<sup>+</sup>-transport. *Biomolecules*. 11, 1891. <https://doi.org/10.3390/biom11121891>

На диссертацию и автореферат прислали отзывы:

1) Доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой физиологии и биохимии растений ФГБОУ высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет» Медведев Сергей Семенович. Отзыв положительный, замечаний нет.

2) Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма ФИЦ КазНЦ РАН «Казанский институт биохимии и биофизики» Валитова Юлия Наилевна. Отзыв положительный, имеются вопросы.

3) Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры биохимии Биологического факультета ФГБОУ высшего образования «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова» Клычников Олег Игоревич. Отзыв положительный, замечаний нет.

4) Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологии корня ФГБУ науки «Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН» Кожевникова Анна Дмитриевна. Отзыв положительный, замечаний нет.

5) Доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник кафедры биохимии Биологического факультета ФГБОУ высшего образования «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова» Лопина Ольга Дмитриевна. Имеются пожелания по одному из выводов. Отзыв положительный.

6) Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологии и иммунитета растений ФГБУ науки «Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН» Кондратьевна Вера Валентиновна. Отзыв положительный, имеются вопросы.

7) Кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории транспорта ионов и солеустойчивости ФГБУ науки «Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН» Волков Вадим Степанович. Имеются указания на наличие опечаток в автореферате. Отзыв положительный.

Выбор официальных оппонентов и ведущей организации обосновывается разноплановостью диссертационной работы, которая является комплексным исследованием и требует экспертной оценки специалистов широкого профиля.

Диссертационный совет отмечает, что в работе получена важная информация о влиянии стеринов на функциональную активность  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы клеток растений. **Существенной** новизной обладает предложенный в работе подход к оценке влияния стеринов на работу протонной АТФазы в нативном мембранном окружении, где с помощью метил- $\beta$ -циклодекстрина (М $\beta$ CD) извлекалась лишь часть стеринов из плазмалеммы, а не традиционное встраивание извлеченного из мембран фермента в комплексе с детергентом в состав искусственно сформированных везикул. **Впервые** было изучено влияние М $\beta$ CD на содержание  $H^+$ -АТФазы в детергент-устойчивой и детергент-солюбилизированных фракциях плазмалеммы и **обнаружено**, что экстракция стеринов не влияет на характер распределения  $H^+$ -АТФазы между фракциями. **Установлено**, что извлечение части стеринов из состава плазмалеммы вызывает увеличение как гидролитической, так и транспортной активности  $H^+$ -АТФазы, и обусловлено вхождением этих липидов в аннулярное окружение фермента в липидном матриксе мембраны. **Сформулирована** гипотеза, которая отражает пути влияния входящих в состав мембраны стеринов на активность  $H^+$ -АТФазы. **Предположено**, что эффект экстракции стеринов из состава мембраны на транспортную активность  $H^+$ -АТФазы может быть обусловлен их влиянием на транспортеры плазмалеммы, работа которых сопряжена с электрохимическим градиентом протонов.

**Теоретическая значимость.** Результаты диссертационного исследования могут быть использованы при разработке и модернизации курсов, направленных на подготовку специалистов в области физиологии растений в высших учебных заведениях.

**Практическая значимость.** Полученные результаты исследования могут послужить основой для разработки новых методов селекции и направленного повышения устойчивости сельскохозяйственных культур к действию неблагоприятных факторов. Такие подходы должны учитывать ключевую роль  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы в функционировании клеток растений, как в благоприятных условиях, так и находящихся в состоянии стресса.

**В ходе выполнения диссертации использован целый ряд современных биохимических, биофизических и молекулярно-биологических методов.**

**Оценка достоверности результатов исследования** показала, что эксперименты проводились с использованием современного сертифицированного

оборудования в достаточных для построения достоверной статистики биологических и аналитических повторностях.

**Личный вклад соискателя** заключался в его непосредственном участии в организации, планировании, проведении экспериментов, анализе литературных данных, подготовке материалов к публикации.

Диссертация охватывает основные вопросы поставленных научных задач и соответствует критерию внутреннего единства, что подтверждается логичностью целей и задач исследования, последовательностью экспериментов, комплексностью полученных результатов, а также соответствием сформулированных выводов поставленным задачам.

В ходе защиты были высказаны замечания технического характера, связанные с оформлением и представлением данных, полученных в ходе исследования, а также задан ряд уточняющих вопросов.

Соискатель Лапшин Н.К. согласился с частью замечаний и дал подробные ответы на заданные в ходе заседания и в отзывах вопросы.

На заседании 17 октября 2023г. диссертационный совет принял решение: за выявление новых механизмов модуляции стеринами активности протонной АТФазы плазмалеммы клеток растений присудить Лапшину Н.К. учёную степень кандидата биологических наук.

При проведении тайного голосования диссертационный совет в количестве 18 человек (из них 17 докторов наук по специальности рассматриваемой диссертации), участвовавших в заседании, из 24 человек, входящих в состав совета, проголосовали: «за» – 18, «против» – нет, недействительных бюллетеней нет.

Председатель  
диссертационного совета  
доктор биол. наук

Учёный секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биол. наук



Лось Дмитрий Анатольевич

Азаркович Марина Ивановна

17 октября 2023 г.

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ  
ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ ИМ. К.А. ТИМИРЯЗЕВА  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

**СТЕНОГРАММА**

заседания совета по защите докторских и кандидатских диссертаций 24.1.138.01 по  
защите диссертации

**Лапшина Никиты Константиновича**

«Роль мембранных стериннов в регуляции активности  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы  
клеток растений»,

представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук  
по специальности 1.5.21. – физиология и биохимия растений.

17 октября 2023 года

Председатель диссертационного совета  
доктор биол. наук

Лось Дмитрий Анатольевич

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биол. наук

Азаркович Марина Ивановна

Москва – 2023 г.

**ПРЕДСЕДАТЕЛЬСТВОВАЛ:**

д.б.н. Лось Д.А. (1.5.21.)

**ПРИСУТСТВОВАЛИ:**

д.б.н. Голденкова-Павлова И.В. (1.5.21.)

к.б.н. Азаркович М.И. (1.5.21.)

д.б.н. Аллахвердиев С.И. (1.5.21.)

д.б.н. Балнокин Ю.В. (1.5.21.)

д.б.н. Воронин П.Ю. (1.5.21.)

д.б.н. Загоскина Н.В. (1.5.21.)

д.б.н. Кузнецов В.В. (1.5.21.)

д.б.н. Кузнецов Вл.В. (1.5.21.)

д.б.н. Мейчик Н.Р. (1.5.21.)

д.б.н. Мошков И.Е. (1.5.21.)

д.б.н. Носов А.В. (1.5.21.)

д.б.н. Рахманкулова З.Ф. (1.5.21.)

д.б.н. Романов Г.А. (1.5.21.)

д.б.н. Серегин И.В. (1.5.21.)

д.б.н. Трофимова М.С. (1.5.21.)

д.б.н. Тараканов И.Г. (1.5.21.)

д.б.н. Юрина Н.П. (1.5.21.)

**Председатель:** Дорогие коллеги, добрый день. Мы начинаем работу диссертационного совета. Наш новый осенне-зимний сезон, как в передаче «Что? Где? Когда?» Я надеюсь, у нас все вопросы получает адекватные ответы и обойдется без скандалов. У нас сегодня 2 защиты, поэтому нам надо будет работать четко, соблюдая регламент. Первая защита Лапшина Никиты Константиновича. Тема работы: «Роль мембранных стероидов в регуляции активности  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы клеток растений». Научный руководитель: доктор биологических наук Трофимова Марина Сергеевна. Официальные оппоненты: Бабаков Алексей Владимирович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории стрессоустойчивости растений Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии» и Татьяна Николаевна Бибикина, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры физиологии растений Биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова». Ведущая организация: «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского», Нижний Новгород.

Пожалуйста, тогда ознакомьте нас по личному делу.

**к.б.н. Азаркович М.И. (член совета):** В личном деле Лапшина Никиты Константиновича имеются все документы, оформленные и заверенные печатями в

соответствии с требованиями ВАК, необходимые для рассмотрения его диссертации.

(Зачитывает материалы личного дела Лапшина Н.К. Документы представлены.)

**Председатель:** Если у кого-то есть вопросы по документам, можно задать сейчас. А если их нет, тогда мы предоставляем вам слово, Никита Константинович.

**Лапшин Н.К.:** (Докладывает основные положения диссертации, автореферат представлен).

**Председатель:** Время для вопросов. Пожалуйста, Игорь Евгеньевич Мошков.

**д.б.н. Мошков И.Е. (член совета):** Можно, пожалуйста, слайд, где роль закисления среды? Да, вот этот. Никита, я так понимаю, серые столбики – это значения  $\Delta pH$ ? А черные что значат?

**Лапшин Н.К.:** Это тоже значения  $\Delta pH$ , но в случае обработки протопластов ингибитором – эритрозином В

**д.б.н. Мошков И.Е. (член совета):** Ага, второе. Иммуноидентификация. Вот здесь приведены данные только лишь по одной полосе. Это ведь неполный спектр иммунодетекции?

**Лапшин Н.К.:** Вы имеете в виду по маркерным ферментам?

**д.б.н. Мошков И.Е. (член совета):** Ну, даже если по маркерным ферментам. Вы судили по одной полосе? Или там было несколько полос?

**Лапшин Н.К.:** Были ли повторности, вы имеете в виду?

**д.б.н. Мошков И.Е. (член совета):** Нет, не повторности, а кроме этих вот полос. Были ли еще какие-нибудь?

**Лапшин Н.К.:** В данном случае мы использовали антитела именно на  $H^+$ -АТФазу, малую ГТФазу и...

**д.б.н. Мошков И.Е. (член совета):** Я понимаю, но на основании чего вы решили, что именно эти полосы являются  $H^+$ -АТФазой, SMT1 и ARF?

**Лапшин Н.К.:** Ну, на основании действия антител. Насколько я знаю, они довольно специфичны.

**д.б.н. Мошков И.Е. (член совета):** Вот я про это и спрашиваю. Были ли еще какие-то окрашенные полосы?

**Лапшин Н.К.:** Нет, не было.

**д.б.н. Мошков И.Е. (член совета):** Спасибо. Теперь еще один слайд, где фракционирование солюбилизированной плазмалеммы. Да, вот этот. Из чего вы делаете такой вывод, что во фракции R там активность иммунодетекции выше?

**Лапшин Н.К.:** По размеру полос.

**д.б.н. Мошков И.Е. (член совета):** По размеру полос... А на что вы нормализовали активность окрашивания?

**Лапшин Н.К.:** Дело в том, что при нанесении все образцы выравнивались по белку.

**д.б.н. Мошков И.Е. (член совета):** По тотальному белку?



**Лапшин Н.К.:** Естественно.

**д.б.н. Мошков И.Е. (член совета):** А затем относилось именно к той полосе между 90 и 116?

**Лапшин Н.К.:** Да, на все образцы наносилось одинаковое количество белка - по 10 мкг.

**Председатель:** Спасибо большое. Еще вопросы? Георгий Александрович Романов.

**д.б.н. Романов Г.А. (член совета):** Чем отличаются растительные мембраны по содержанию стерина от животных? Например, считается, что холестерин в растительных мембранах отсутствует. Связано ли это с какими-то особыми свойствами в растениях и животных?

**Лапшин Н.К.:** То есть, почему именно в мембранах животных и грибах присутствует один вид стерина – холестерин для животных и эргостерин для грибов, а именно в растениях такое многообразие стерина? По всей видимости это связано с тем, что растения ведут неподвижный образ жизни и им приходится сталкиваться по мере своей жизнедеятельности с воздействием различных стрессов. Широкое разнообразие форм стерина и других соединений позволяет им тонко настраивать состав мембраны, поддерживая необходимый уровень вязкости, обеспечивающий функциональную активность находящихся там белков. Для растений показано, что холестерин присутствует в незначительных концентрациях, около 1,5% от общего спектра стерина. Я думаю, что такой спектр разнообразия для растений связан с особенностью биосинтеза стерина. Растительная клетка характеризуется тем, что у нее существует 2 независимых способа синтеза стерина, которые происходят как в пластидах, так и в цитозоле, приводящие к синтезу широкого спектра соединений.

**Председатель:** Спасибо. Пожалуйста, Павел Юрьевич Воронин.

**д.б.н. Воронин П.Ю. (член совета):** Скажите, вы начали с подробного описания этих рафтовых структур. Значит ли это, что за подложкой этой работы лежит то, что  $H^+$ -АТФаза приурочена к этим доменам? Что это основное место ее локализации?

**Лапшин Н.К.:** Да, на основании полученных данных по ее распределению между фракциями мы сделали вывод, что она обладает предпочтением к стеринсфинголипид богатым доменам, однако  $H^+$ -АТФаза также присутствует в жидкокристаллической фазе мембраны. С другой стороны, было показано, что воздействие различных стресс-факторов, например, действие низких температур на растение, еще больше увеличивает содержание этого фермента в мембранных микродоменах. По данным протеомного анализа.

**Председатель:** Спасибо. Еще, пожалуйста, Владимир Васильевич Кузнецов.

**д.б.н. Кузнецов Вл.В. (член совета):** Вы сказали, что стерин влияет на текучесть мембраны. Механизм известен?

**Лапшин Н.К.:** Да, скорее всего это происходит путем их взаимодействия именно с фосфолипидами. На сегодняшний день подразумевается 2 модели, как

стерины взаимодействуют с фосфолипидами и влияют на микровязкость бислоя: это взаимодействие неполярных пиррольных колец стерина с полярными головками фосфолипидов, тем самым нарушая энергетически невыгодные контакты с водой и делая упаковку бислоя более плотным. Также считается, что стерины способны взаимодействовать своей углеводородной цепью с остатками жирных кислот фосфолипидов, причем степень насыщенности/ненасыщенности тоже очень сильно влияет на общую структуру и плотность упаковки бислоя.

**Председатель:** Спасибо. Сергей Николаевич, вы хотели.

**д.б.н. Ломин С.Н.:** У меня 2 вопроса. На первый вопрос вроде был дан ответ, но не очень четко. Все-таки рафты какую роль играют в функционировании АТФазы? Для чего они нужны? И второй вопрос сразу задам: у животных, вроде как, известно, что холестерин содержится не только в плазмалемме, но и в ЭПР, например. Но его там в 10 раз меньше. Соответственно вопрос, какая концентрация стерина нужна для того, чтобы образовался рафт? То есть, если его мало, он будет плавать отдельно и взаимодействовать с жирными кислотами и так далее. То есть должен быть какой-то порог, чтобы произошел фазовый переход.

**Лапшин Н.К.:** Спасибо за вопрос. Что касается первого вопроса, а именно как микродомены влияют на активность  $H^+$ -АТФазы. Это первый вопрос именно, да?

**д.б.н. Ломин С.Н.:** Да, может тут какая-то физиологическая роль?

**Лапшин Н.К.:** Дело в том, что почему так сложно изучать данные вопросы? Когда проводятся подобные эксперименты, чаще всего создаются искусственные липосомы, и там мы можем создавать совершенно любой липидный состав мембраны, внедряя туда наши белки интереса, проверяя их функциональную активность. Мы можем получить какие-то данные, например: определенное содержание стерина будет способствовать активации гидролиза АТФазы. Однако стоит понимать, что живая клетка – это динамическая система, которая постоянно меняет спектр соединений в мембране в зависимости от действия внешних стимулов. Известно, что синтез тех же самых стерина происходит постоянно и мембрана может регулировать липидный состав плазмалеммы. Если посмотреть на данные по действию стерина на другие белки, которые обнаруживаются в детергент-устойчивых фракциях, то полученные результаты также неоднозначные. Считается, что рафты выступают именно в роли функциональных мембранных платформ, куда обязательно должны попадать помимо белков интереса также и белки партнеры – различные протеинкиназы/фосфатазы, тем самым образуя единый функциональный белковый комплекс, то есть они выступают в роли координаторов. А что касается по поводу содержания стерина в ЭПР. И для растений данные схожи, то есть там происходит их синтез, но количественное содержание стерина значительно меньше. Считается, что мембрана ЭПР тоже характеризуется гетерогенностью, но почему-то термин «мембранные рафты» и «мембранные микродомены» относят в первую очередь к плазмалемме. То есть тут «латеральная гетерогенность» и «мембранные микродомены», вроде как, понятия –

синонимы, но все зависит от того, какая именно структура изучается. Например, мембрана митохондрий или хлоропластов... Она ведь тоже высоко гетерогенна, там присутствует ЭТЦ и определённые белки. Это тоже можно считать латеральной гетерогенностью. Однако в данном случае, видимо, в большей степени в создании таких платформ участвуют белки, нежели липиды. Ну и не стоит забывать про роль скафолд белков, потому что до сих пор считается, что попадание такого белка в определенную область мембраны, способствует дальнейшему транспорту необходимых липидов в плазмалемму с образованием мембранных микродоменов. В общем, довольно обширный вопрос, на который четко ответить довольно сложно. Спасибо за вопрос.

**Председатель:** Спасибо большое. Пожалуйста, Сулейман.

**д.б.н. Аллахвердиев С.И. (член совета):** У меня очень простой вопрос. Поскольку мы тоже используем красители, я так понял, вы использовали краситель для флуоресценции. А что за краситель и почему?

**Лапшин Н.К.:** NBD-холестерин, поскольку известно, что он способен встраиваться в стерин-обедненные участки. Это чисто инструмент для оценки количества извлеченных стеринов.

**Председатель:** Спасибо. Еще, пожалуйста, вопросы. Да, пожалуйста.

**д.б.н. Тараканов И.Г. (член совета):** В автореферате, говоря о практической значимости, вы написали, что понимание роли латеральной гетерогенности биологических мембран в модуляции функциональной активности рафт-ассоциируемых белков-транспортёров, что в дальнейшем может быть использовано в сельскохозяйственной сфере при разработке новых методов селекции для адаптации и устойчивости растений к действию неблагоприятных стресс-факторов. Поясните, пожалуйста.

**Лапшин Н.К.:** В данном случае, как я уже попытался ответить до этого, роль латеральной гетерогенности в функциональной активности белков – это довольно неоднозначная тема. Почему важно понять роль и способы регуляции протонной АТФазы? Потому что она является движущей силой, обеспечивая поступление в клетку ионов и метаболитов. Соответственно, способы ее регуляции очень важны для нормального роста и развития растений. Дело в том, что сама гипотеза о липидных рафтах появилась довольно давно, еще в 90-ые годы, при этом сама информация по влиянию именно латеральной гетерогенности на различные белки собирается буквально по крупицам. На сегодняшний момент конкретно четко сказать, как это все на уровне молекулярных взаимодействий в клетке происходит - нельзя. Только по косвенным данным. Предположим, попадает белок в какую-то определенную мембранную область, которая считается мембранным микродоменом, и там возрастает его активность. Почему это так происходит – можно догадываться только косвенно: то ли влияние определенного липидного окружения, то ли нахождение там определённых партнеров, которые участвуют в фосфорилировании этого белка. Мы попытались написать в автореферате, что данное исследование, как нам кажется, носит фундаментальный

характер, которое позволяет дополнить данные о влиянии латеральной гетерогенности на функциональную активность рафт-ассоциируемых белков и, в частности, отметить важную роль липидного окружения в регуляции активности протонной АТФазы. Считается, что главным способом активации АТФазы является ее фосфорилирование. А с участием липид-белкового взаимодействия такая регуляция может осуществляться и без участия каких-либо киназ - то есть чисто через регуляцию фазового состояния бислоя, обеспечивая конформационную подвижность помпы.

**д.б.н. Тараканов И.Г. (член совета):** То есть ноу хау еще предстоит разработать?

**Лапшин Н.К.:** Это сто процентов. Спасибо за вопрос.

**Председатель:** Спасибо. Да, Вадим, пожалуйста.

**к.б.н. Волков В.С.:** Что можно сказать о взаимодействии рафтов у растений с клеточной стенкой?

**Лапшин Н.К.:** Дело в том, что для растений было показано, что многие белки, обладающие GPI-заякоренными модификациям образуют тесные контакты с клеточной стенкой и считается, что в растениях именно взаимодействие цитоскелета, клеточной стенки и плазмалеммы лежит в основе формирования мембранных микродоменов. Через определенные цитоскелет-связанные белки мембрана в первую очередь, как бы, заякоривается, с участием актиновых филаментов цитоскелета, а сверху ее выстилает клеточная стенка - это все, соответственно, объединяется в единую структуру. Было показано, что наличие клеточной стенки сильно влияет на распределение определенных белков-каналов. И когда клеточная стенка убиралась, в частности, калиевый канал KAT1 демонстрировал хаотичное распределение в мембране. Хотя при наличии стенки он показывал довольно четкую и линейную ориентацию в определенных участках бислоя.

**Председатель:** Спасибо большое. Ну, мне кажется, вопросов было довольно много, и ответы были вполне адекватные. Поэтому большое спасибо вам. Пожалуйста, присаживайтесь. Отдыхайте немножко. Марина Сергеевна, вам слово.

**д.б.н. Трофимова М.С.:** Я должна говорить о Никите Константиновиче, как о исследователе... (Зачитывает отзыв, отзыв представлен).

**Председатель:** Спасибо большое. Значит сейчас время для отзывов. Я попрошу Марину Ивановну, пожалуйста.

**к.б.н. Азаркович М.И. (член совета):** Ведущей организацией по этой диссертации выступил Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского. Отзыв составил заведующий кафедрой биофизики института физиологии и биомедицины Нижегородского университета доктор биологических наук, доцент, Воденев Владимир Анатольевич, и утвердил проректор по науке и инновациям Нижегородского университета кандидат физмат наук Грязнов Михаил Юрьевич. В отзыве говорится...

(Зачитывает отзыв, отзыв представлен).

Отзывы на автореферат прислали:

1) Старший научный сотрудник кафедры биохимии МГУ кандидат биологических наук Клычников Олег Игоревич. Специальность – молекулярная биология. Отзыв положительный, замечаний нет.

2) Старший научный сотрудник лаборатории физиологии корня нашего института кандидат биологических наук Кожевникова Анна Дмитриевна. Отзыв положительный, замечаний нет.

3) Ведущий научный сотрудник кафедры биохимии МГУ доктор биологических наук профессор Лопина Ольга Дмитриевна. Имеются пожелания по одному из выводов. «С моей точки зрения полученные данные желательно подтвердить иным способом, в частности, выяснить, если ли стеринны в окружении полностью солюбилизированной  $H^+$ -АТФазы и взаимодействуют ли они с ферментом. Кроме того, нельзя полностью исключить, что активация  $H^+$ -АТФазы может быть вызвана непосредственно действием детергентов, снижающих микровязкость аннулярного слоя смеси липидов и детергента, окружающего фермент». Отзыв положительный.

4) Ведущий научный сотрудник нашего института кандидат биологических наук Волков Вадим Степанович. Имеются указания на наличие опечаток в автореферате. «В качестве небольшого скорее литературного формального замечания к автореферату можно отметить наличие опечаток и желательную замену термина «аннулярные липиды» на более простые пояснения, где возможно». Отзыв положительный.

5) Старший научный сотрудник лаборатории физиологии и иммунитета растений Главного ботанического сада кандидат биологических наук Кондратьевна Вера Валентиновна. Отзыв положительный, задан вопрос: «Известно, что при патогенезе грибы-оомицеты извлекают стеринны из растения-хозяина. Это также будет сопровождаться изменением трансмембранного транспорта ионов?»

6) Заведующий кафедрой физиологии и биохимии растений Санкт-Петербургского государственного университета доктор биологических наук профессор Медведев Сергей Семенович. Отзыв положительный, замечаний нет.

7) Старший научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма Казанского института биохимии и биофизики кандидат биологических наук Валитова Юлия Наилевна. Отзыв положительный, имеется вопрос: «Насколько полученные результаты можно экстраполировать на живой организм?».

**Председатель:** Спасибо большое. Пожалуйста, Никита Константинович.

**Лапшин Н.К.:** Я бы хотел поблагодарить ведущую организацию за такой детальный разбор диссертационной работы, интересные вопросы, а также всех, кто прислал отзывы на автореферат. Хотелось бы заданные вопросы прокомментировать.

Что касается изменения стехиометрии протон/АТФ в контрольных образцах. Мы полагаем, что у нас этого не происходило, так как считается, что такой эффект

должен сопровождаться изменением величины  $K_m$ . А у нас в результатах этого не было, как при обработке МСД, так в присутствии додецил мальтозида. С другой стороны, значения  $K_m$  в контрольных образцах составило 0,2 мМ, что является довольно низким показателем. Это может подразумевать, что фермент уже находится в активированном состоянии. Сильная активация МСД АТФ-зависимого протонного транспорта обусловлена тем, что извлечение стеринов усиливает пассивную протонную проницаемость с участием ионов.

Второй вопрос касался сигмоидной зависимости АТФ-зависимого протонного транспорта. Действительно, исходя из опытов по оценке активного протонного транспорта, скорость формирования градиента рН была максимальна при концентрации МСД в 2 мМ и далее снижалась по мере увеличения МСД в пробе до 10 мМ, что также согласуется с данными по пассивной протонной проницаемости везикул плазмалеммы. Так как активный перенос протонов через мембрану является кумулятивным процессом, зависящим от гидролиза, а также работы вторичных ион-транспортных систем, можно полагать, что именно в данной модельной системе АТФ-зависимый протонный транспорт имеет сигмоидную зависимость, обусловленную чувствительностью ионных каналов и/или транспортеров к содержанию мембранных стеринов.

По поводу агрегатов. Это тоже хороший вопрос. Мы считаем, что частицы размером больше 2 мкм не являлись мембранными агрегатами, так как добавление МСД в кювету никак не влияло на прозрачность раствора и появление каких-либо видимых пленок. Кроме того, мы полагаем, что агрегация везикул должна сопровождаться снижением гидролитической активности  $H^+$ -АТФазы из-за меньшего доступа поверхности мембраны к субстрату, чего в нашей системе не наблюдалось.

По поводу представления параметров  $K_m$  и  $V_{max}$  в линейных координатах. Изначально данные были представлены именно в таком формате, однако, при публикации статьи по материалам диссертации в рецензируемом журнале *Biomolecules*, рецензент настоял на том, чтобы значения  $K_m$  и  $V_{max}$  были представлены именно в табличной форме, что и было сделано.

Также хотел бы прокомментировать вопросы, полученные на автореферат.

Первый вопрос от Валитовой Юлии Наилевны. Тоже довольно глобальный вопрос. До этого я уже попытался кратко на него ответить.  $H^+$ -АТФаза плазмалеммы – является источником движущей силы поступления в клетку ионов и метаболитов. Безусловно, работа такого важного фермента должна строго контролироваться со стороны клетки, чтобы обеспечивать быстрые и точные ответные реакции на изменяющиеся условия окружающей среды. Полученные данные носят фундаментальный характер, и могут позволить расширить понимание функционирования транспортных систем в растениях и позволить разработать подходы для регуляции поглощения растениями различных ионов.

Вопрос по поводу грибов и стеринов. Будет ли это также сопровождаться увеличением проницаемости ионов? Если исходить из наших данных – да, к тому

же из литературы известно, что снижение стеринов в бислое увеличивает его проницаемость для воды и ионов. Однако стоит понимать, что везикулы плазмалеммы – это простая модельная система, в отличие от живой клетки, в которой одновременно происходит большое количество физиологических процессов. Грибная инфекция является серьёзным биотическим стрессом, который должен инициировать иммунный ответ со стороны клетки, затрагивающий активность и синтез большого количества белков и других соединений. Поэтому данный вопрос заслуживает отдельного исследования.

Вопрос Лопиной Ольги Дмитриевны касательно аннулярных липидов и детергентов. Сразу скажу про детергенты. Из наших данных мы не можем отрицать, что возможная стимуляция активности АТФазы в ответ на обработку додецил мальтозидом вызвана именно влиянием детергента. Известно, что детергенты в большинстве случаев оказывают стимулирующее воздействие на гидролиз, увеличивая доступ фермента к АТФ. Додецил мальтозид не способен извлекать интегральные липиды, т.е. те, которые попадают в структуру белка на стадии биосинтеза в ЭПР, а может удалять только аннулярные и неаннулярные. Влияние интегральных липидов можно оценить при наличии кристаллической структуры протонной АТФазы, как было сделано для  $\text{Na}^+\text{K}^+$ -АТФазы животных. Действительно, у нее были идентифицированы 3 стерин/липид-связывающих сайта, модификация которых приводила к изменения функциональной активности фермента. Получить кристаллическую структуру для  $\text{H}^+$ -АТФазы нами не представлялось возможным, так как подобными методиками мы не владеем. Спасибо за вопрос.

**Председатель:** Спасибо большое. Присаживайтесь. Мне кажется, подобные вопросы позволили Никите Константиновичу прочитать дополнительную лекцию, которая пролила свет на ранее неизвестные нам подробности. А сейчас я приглашаю первого оппонента Бабакова Алексея Владимировича, профессора в НИИ сельскохозяйственной биотехнологии. Пожалуйста.

**д.б.н. Бабаков А.В.:** Глубокоуважаемый председатель, члены совета... (Зачитывает отзыв, отзыв представлен).

**Председатель:** Спасибо большое, Алексей Владимирович. Никита Константинович, ваша очередь.

**Лапшин Н.К.:** Я хотел бы выразить благодарность Алексею Владимировичу за проявленный интерес к работе, за интересные вопросы и сделанные замечания. Хотел бы их прокомментировать.

По поводу замечаний по литературному обзору. В литобзоре мы написали отдельный раздел, посвященный этим явлениям. Однако, как и в случае АТФазы, данные для этих каналов и транспортеров не полные и по конкретно каждому белку приходится по крупицам собирать информацию. Все эксперименты также проводились на искусственных липосомах, куда встраивался определённый белок – канал или транспортер, и, соответственно, определялась его активность. Наверное, этот раздел можно было написать более подробно, особенно про потенциал-

чувствительные калиевые каналы и нейротрансмитеры клеток животных, так как там данных больше. Но все они имеют похожую тенденцию – то есть, если у белка есть сродство к стерин/сфинголипид богатым доменам, его миграция в другие области мембраны снижает его активность.

По поводу вывода, что стерины являются аннуляющим липидным окружением АТФазы и что этот вывод следует подтвердить еще другими способами. Мы сделали такой вывод по совокупности полученных данных с додецил мальтозидом, который извлекает все липиды, кроме интегральных, и МСД, извлекающего только стерины. Если бы можно было подтворить это другими способами, например, с помощью меченых стеринов и АТФазы и посмотреть, что они непосредственно взаимодействуют друг с другом напрямую, находясь в тесном контакте, это позволило бы еще больше подтвердить полученные нами данные. Это может послужить основой для будущих наших экспериментов.

По поводу того, какая именно АТФаза активируется при извлечении стеринов. Это, наверное, самый важный вопрос. В первую очередь стоит провести анализ гидролитической активности АТФазы легкой и тяжелой фракции по отдельности. Мы уже начали выполнять подобные эксперименты, однако полученных данных пока недостаточно для четкой интерпретации и требуются дополнительные подтверждения. Я немного забегаю вперед: было обнаружено, что легкая и тяжелая фракция характеризовались примерно одинаковой скоростью гидролиза, однако стоит помнить, что и АТФаз в легкой фракции больше. Так что это не противоречит полученным данным, что там, где стеринов меньше, АТФаза более активная. Спасибо за вопрос, это также будет являться целью нашей дальнейшей работы.

По поводу выявления белков, которые выявляются в комплексе с АТФазой. Тут тоже спорить не имеет никакого смысла. Это позволило бы еще больше дополнить имеющиеся данные и, возможно, получить новую информацию, которая еще нигде ранее не публиковалась, а также идентифицировать какие-нибудь белки-партнеры, которые участвуют в активации АТФазы. Наличие таких высокомолекулярных комплексов было показано для дрожжевой АТФазы – Pma1, где присутствие таких комплексов, содержащих помимо АТФаз и другие белки, являлось необходимым условием для дальнейшего их транспорта в плазматическую мембрану, обеспечивая функциональную активность протонной помпы. Если такие высокомолекулярные комплексы не синтезировались, например, при использовании различных ингибиторов, то активность Pma1 сильно снижалась. Спасибо за вопросы!

**Председатель:** Спасибо. Пожалуйста, Алексей Владимирович. Нормально?

**д.б.н. Бабаков А.В.:** Я вот что хочу сказать. Когда говорят о том, как белки функционируют в составе рафтов, тут есть вот такая сложность. Не известна структура рафтов. И для того, чтобы делать какие-то серьезные выводы, нужно четко знать структурную организацию. На рентгеноструктурном уровне, допустим.



Пока это технически невозможно. Поэтому пока все эти выводы чисто предварительные.

**Председатель:** Спасибо большое. Никита Константинович, садитесь, пожалуйста. Татьяна Николаевна Бибикина, старший научный сотрудник кафедры физиологии растений биологического факультета МГУ.

**к.б.н. Бибикина Т.Н.:** С вашего позволения... (Зачитывает отзыв, отзыв представлен).

**Председатель:** Спасибо большое, Татьяна Николаевна. Сейчас мы подождем ответов на ваши вопросы.

**Лапшин Н.К.:** Я благодарю Татьяну Николаевну за проявленный интерес и конструктивные замечания, сделанные по мере прочтения диссертации. Хотел бы ответить на вопросы.

По поводу опечаток – безусловно, согласен. Касательно вопроса, какие стеринны извлекаются МСД. В работе Роше с соавторами было показано (рис. 3), что обработка МСД способствует экстракции Стилма и Сито стериннов в большем объеме, нежели, например, кампа- или холестерина. Однако если обратить внимание на рисунок 2, то и изначальная концентрация сито и стилмастерина была значительно выше и после обработки МСД общее отношение между стеринами не изменилось.

**к.б.н. Бибикина Т.Н.:** Третий рисунок – это именно процентное содержание. Один – 33%, а другой 66%.

**Лапшин Н.К.:** Да, но их и было больше изначальное. То есть, каких стериннов было больше, то их и извлеклось больше. Когда мы анализировали литературу, нам казалось, что у МСД сродства к определенным стеринам быть не должно. Но возможно я и ошибаюсь. По мере прочтения работы (Roshe et al., 2008) нам показалось, что после обработки МСД, отношение между разными стеринами не поменялось. Поэтому мы считали, что в наших экспериментах все стеринны извлекаются в одинаковой степени. Что касается влияния разных стериннов на активность  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы. Да, известно, что стимулирующий эффект был показан для стилмастерина и холестерина, а все другие фитостеринны демонстрировали ингибиторное воздействие при любых концентрациях. Однако пока не будет четко установлено, имеются ли у этого фермента стерин-связывающие сайты, и с какими именно стеринами она непосредственно взаимодействует (как было показано для  $Na^+-K^+$ -АТФазы), мы считаем, что изменение ее функциональной активности при экстракции стериннов реализуется через латеральную гетерогенность плазматической мембраны.

По поводу проведения иммунодетекции известных рафтовых белков. Согласны, это позволило бы дополнить уже полученные нами данные. Мы определяли, что отобранная фракция под номером 3 соответствует DRM по показателям значения плотности преломления Optiprep (из литературы, DRM фракции имеют плотность от 1.12 до 1.17 г/см<sup>3</sup>), а также в этой фракции обнаруживалось большое количество стериннов, что свойственно мембранным

микродоменам.

**Председатель:** Спасибо большое. Присаживайтесь, пожалуйста. Сейчас время объявить общую дискуссию. Кто хочет чтонибудь сказать? Пожалуйста, Юрий Владимирович.

**д.б.н. Балнокин Ю.В. (член совета):** Я хотел бы сказать, что эта тема еще долгое время будет актуальной. Действительно, интерес очень большой. Это чувствуется по литературе и огромному количеству публикаций – по строению плазматической мембраны и ее доменной организации. С 90-ых годов, когда научились делить мембрану на DRM и DSM фракции, стало появляться огромное количество публикаций, но их большая часть посвящена именно структурным вопросам. И очень много сделано на искусственных мембранах. Что касается функциональной части и роли микродоменов – они до сих пор остаются загадочными структурами, хотя ясно, что они играют колоссальную роль во многих функциях плазматической мембраны, и в частности протонной АТФазы, которая стоит в центре всех транспортных событий и электрогенеза. И эта одна из немногих работ, которая посвящена именно функциям рафтов. И тут, на мой взгляд, есть несколько интересных находок. Во-первых, как уже отмечали оппоненты, протонная АТФаза делится равномерно между микродоменной и остальной частью мембраны. И совершенно потрясающе то, что изъятие стеринов приводит к активации белков, и эта активация выглядит совершенно по-разному для АТФазы и транспортеров, которые отвечают за пассивную проницаемость мембраны. Я считаю это находкой. И пару слов о Никите. Он был моим студентом. В 2015 году закончил университет. И могу сказать, что за это время он колоссально вырос. Мы все видели, как он замечательно владеет материалом. Отвечает очень обстоятельно на вопросы. И, как уже сложившийся специалист, бесспорно, заслуживает ученой степени.

**Председатель:** Спасибо большое. Еще кто-то хочет выступить? Да, пожалуйста, Сулейман.

**д.б.н. Аллахвердиев С.И. (член совета):** Мне работа очень понравилась. Очень хорошо ответил на все вопросы. Единственное у меня замечание – слишком подробно отвечает, поэтому много времени уходит из-за этого.

**Председатель:** Я так понимаю, Юрий Владимирович практически все плюсы и достоинства уже сформулировал, и я полностью с ним согласен. Тогда, если никто не хочет больше выступать, вам заключительное слово.

**Лапшин Н.К.:** Я бы хотел поблагодарить ученый совет за возможность выступить сегодня и представить свою работу. Хотел бы выразить благодарность оппонентам за конструктивную критику и замечания, интересные вопросы. Хотел бы поблагодарить Марину Сергеевну Трофимову, как своего наставника, которая заинтересовала меня подобной тематикой, а именно латеральной гетерогенностью биологических мембран. Это именно то, что мне было очень интересно исследовать. Михаила Сергеевича Пиотровского, за помощь в проведении большинства экспериментов. Александра Сергеевича Воронкова за помощь в

флуоресцентной микроскопии. Елену Станиславовну Пожидаеву и Ирину Анатольевну за моральную поддержку и приятную компанию.

**Председатель:** Спасибо большое. Сейчас мы должны перейти к наиболее ответственному мероприятию – а именно голосованию, и нам надо избрать счетную комиссию.

**к.б.н. Азаркович М.И. (член совета):** В счетную комиссию предлагаются следующие члены нашего совета: Наталия Робертовна Мейчик, Илья Владимирович Серегин и Иван Германович Тараканов.

**Председатель:** Замечательный состав. Если никто не против, давайте голосовать и поддержим эту комиссию. Спасибо большое. Мы объявляем перерыв для голосования. (Объявляется перерыв для тайного голосования).

**Председатель:** Дорогие коллеги! Результаты подсчитаны и готовы быть доведены для нашего сведения. Илья Владимирович, пожалуйста.

**д.б.н. Серегин И.В. (член совета):** И так, (Зачитывается протокол счетной комиссии.): Присутствовало на заседании 18 членов диссертационного совета, в том числе докторов наук по профилю рассматриваемой диссертации – 17. Роздано бюллетеней 18, осталось не розданных бюллетеней – 6, в урне бюллетеней – 18. Результаты голосования по вопросу о присуждении ученой степени кандидата биологических наук Лапшина Никите Константиновичу: за – 18, против – нет, недействительных бюллетеней – нет.

**Председатель:** Теперь нам надо утвердить результаты голосования. И проект заключения тоже утвердить.

**д.б.н. Мошков И.Е. (член совета):** Дорогие коллеги, мне кажется, что в научной новизне написано очень много, достаточно ограничиться первой частью предложения. Нужно добавить фразу из автореферата: «Впервые показано, что стерины являются аннулярным липидным окружением  $H^+$ -АТФазы». Эта фраза существенная. А в практическую значимость добавить еще вот такой пункт: «данная работа вносит существенный вклад в теоретическое понимание работы  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы». Вот такие у меня замечания.

**Председатель:** Спасибо большое. Еще замечания есть? Если замечаний нет, давайте проголосуем. Спасибо большое, поздравляем Никиту и Марину Сергеевну.

Председатель  
диссертационного совета  
доктор биол. наук

Учёный секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биол. наук

17 октября 2023 г.



Лось Д.А.

Азаркович М. И.

## ИНФОРМАЦИОННАЯ СПРАВКА

Шифр диссертационного совета: 24.1.138.01

Ф.И.О. соискателя ученой степени: Лапшин Никита Константинович

### Сведения о научных руководителях (научных консультантах) соискателя ученой степени

Фамилия, имя, отчество	Ученая степень	Ученое звание	Наименование организации, являющейся основным местом работы на момент защиты диссертации	Должность, занимаемая им в этой организации
Трофимова Марина Сергеевна	Доктор биологических наук	Нет	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук	Заведующая лабораторией мембран растительных клеток

### Сведения о членах комиссии диссертационного совета, подписавших заключение о приеме диссертации к защите

Фамилия, имя, отчество	Ученая степень	Ученое звание	Наименование организации, являющейся основным местом работы на момент защиты диссертации	Должность, занимаемая им в этой организации
Балнокин Юрий Владимирович	Доктор биологических наук	Профессор	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук	Заведующий лабораторией транспорта ионов и солеустойчивости
Мошков Игорь Евгеньевич	Доктор биологических наук	Нет	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук	Ведущий научный сотрудник
Носов Александр Владимирович	Доктор биологических наук	Нет	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук	Старший научный сотрудник

**Сведения о председателе диссертационного совета**

<b>Фамилия, имя, отчество</b>	<b>Ученая степень</b>	<b>Ученое звание</b>	<b>Наименование организации, являющейся основным местом работы на момент защиты диссертации</b>	<b>Должность, занимаемая им в этой организации</b>
Лось Дмитрий Анатольевич	Доктор биологических наук	Профессор, чл.-корр. РАН	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук	Директор

**Сведения об ученом секретаре диссертационного совета**

<b>Фамилия, имя, отчество</b>	<b>Ученая степень</b>	<b>Ученое звание</b>	<b>Наименование организации, являющейся основным местом работы на момент защиты диссертации</b>	<b>Должность, занимаемая им в этой организации</b>
Азаркович Марина Ивановна	Кандидат биологических наук	Нет	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук	Старший научный сотрудник

**Сведения об оппонентах, давших отзыв на диссертацию**

<b>Фамилия, имя, отчество</b>	<b>Ученая степень</b>	<b>Ученое звание</b>	<b>Наименование организации, являющейся основным местом работы на момент защиты диссертации</b>	<b>Должность, занимаемая им в этой организации</b>
Бабаков Алексей Владимирович	Доктор биологических наук	Профессор	Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии»	Главный научный сотрудник
Бибикова Татьяна Николаевна	Кандидат биологических наук	Нет	Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный	Старший научный сотрудник

			университет им. М.В. Ломоносова».	
--	--	--	-----------------------------------	--

**Сведения о лице, утвердившем заключение организации, где подготавливалась диссертация**

<b>Фамилия, имя, отчество</b>	<b>Ученая степень</b>	<b>Ученое звание</b>	<b>Наименование организации, являющейся основным местом работы на момент защиты диссертации</b>	<b>Должность, занимаемая им в этой организации</b>
Лось Дмитрий Анатольевич	Доктор биологических наук	Профессор, чл.-корр. РАН	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук	Директор

**Сведения о ведущей организации, давшей отзыв на диссертацию**

<b>Полное наименование организации</b>	<b>Организационно-правовая форма</b>	<b>Ведомственная принадлежность</b>	<b>Почтовый адрес, телефон, адрес электронной почты, адрес сайта</b>
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»	Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования	Министерство науки и высшего образования Российской Федерации	603022, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23. E-mail: unn@unn.ru Телефон: 8 (831) 462-30-85 Сайт: www.unn.ru

**Сведения о лице, утвердившем отзыв ведущей организации на диссертацию**

<b>Фамилия, имя, отчество</b>	<b>Ученая степень</b>	<b>Ученое звание</b>	<b>Наименование организации, являющейся основным местом работы на момент защиты диссертации</b>	<b>Должность, занимаемая им в этой организации</b>
Грязнов Михаил Юрьевич	Кандидат физико-математических наук	Нет	Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»	Проректор по науке и инновациям

**Председатель диссертационного совета**

**24.1.138.01**

\_\_\_\_\_ (шифр диссовета)

**Ученый секретарь диссертационного совета**

**24.1.138.01**

\_\_\_\_\_ (шифр диссовета)



\_\_\_\_\_ (подпись)

**Д.А. Лось**

\_\_\_\_\_ (инициалы, фамилия)

**М.И. Азаркович**

\_\_\_\_\_ (инициалы, фамилия)

\_\_\_\_\_ (подпись)