

«ЗАТВЕРДЖУЮ»

Директор Державної установи «Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України»,
академік ПАН України, д.б.н., проф.

Ярослав БЛЮМ
«10 квітня 2023 р.



ВИСНОВОК

про наукову новизну, теоретичне та практичне значення результатів дисертації кандидата біологічних наук, старшого наукового співробітника Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України **Шевченко Галини Валеріївни** на тему **«Цитоскелет в процесі адаптації рослин до модельованої мікрогравітації та гіпоксії»**, що подається на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.11 – цитологія, клітинна біологія, гістологія

Призначені рішенням вченої ради Державної установи «Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України» (протокол № 6 від 12 квітня 2023 року) рецензенти, а саме:

Карпов Павло Андрійович – завідувач лабораторії біоінформатики та структурної біології відділу геноміки та молекулярної біотехнології, доктор біологічних наук за спеціальністю 03.00.11 – цитологія, клітинна біологія, гістологія;

Кравець Олена Адольфівна – головний науковий співробітник відділу геноміки та молекулярної біотехнології, доктор біологічних наук за спеціальністю 03.00.11 – цитологія, клітинна біологія, гістологія;

Пірко Ярослав Васильович – завідувач відділу популяційної генетики, доктор біологічних наук за спеціальністю 03.00.22 – молекулярна генетика,

розглянувши докторську дисертацію Шевченко Галини Валеріївни **«Цитоскелет в процесі адаптації рослин до модельованої мікрогравітації та гіпоксії»** (тема дисертації затверджена вченою радою Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України, протокол №6 від 11.05.2023 р.),

наукові публікації, в яких висвітлені основні наукові результати, а також результати розширеного фахового семінару відділу клітинної біології і біотехнології ДУ «ІХБГ НАН України» (протокол №7 від 04.05.2023 року) **ухвалили:**

1. Дисертаційна робота Шевченко Галини Валеріївни «Цитоскелет в процесі адаптації рослин до модельованої мікрогравітації та гіпоксії», представлена на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.11 – цитологія, клітинна біологія, гістологія, є кваліфікаційною науковою працею на правах рукопису, яка за обсягом, актуальністю, рівнем наукової новизни та практичної цінності **відповідає** вимогам пунктів 7–9 «Порядку присудження та позбавлення наукового ступеня доктора наук», затвердженого постановою Кабінету Міністрів України № 1197 від 17 листопада 2021 року.

Актуальність обраної теми дослідження. Перцепція та трансдукція сигналів зовнішнього середовища сприяють розвитку адаптивної реакції клітини, яка полягає у швидкій перебудові метаболізму, для забезпечення підтримки росту та життєдіяльності в мінливих умовах. Аналіз клітинних механізмів сприйняття зовнішніх сигналів та їхньої регуляції є важливим внеском у розуміння фундаментальних питань адаптації рослин до умов оточуючого середовища. Такі елементи цитоскелету як сформовані α - і β -тубуліном мікротрубочки (МТ), а також, актинові філаменти (АФ), є важливими компонентами, що опосередковують сприйняття та відповідь рослинної клітини на зовнішні фактори. Надзвичайна динамічність цитоскелету зумовлена як будовою МТ і АФ, так і асоційованими білками, що регулюють структуру, динаміку і функціонування мереж цитоскелету. Зокрема, від систем МТ і АФ залежать: цитокінез, позиціонування органел, активний внутрішньоклітинний транспорт, екзоцитоз, клітинний сигналінг, тощо.

Завдяки взаємодії цитоскелету із цитоплазматичною мембраною (ЦМ) та клітинною стінкою (КС) формується континуум, функція якого полягає у забезпеченні сприйняття та формування відповіді на біотичні та абіотичні

фактори. Незважаючи на значний прогрес у дослідженні рослинного цитоскелету, залишаються численні питання стосовно його організації та регуляції. Особливо гостро подібні питання висвітлюються під час аномальної зміни умов, що, безсумнівно, відбувається під час космічного польоту. Еволюційно цитоскелет сформувався у полі постійного впливу земного тяжіння ($1g$), і за його участю визначаються диференціація, полярність та ріст клітин, як то, гравітропізм верхівкової клітини протонеми мохів, ростові реакції клітин зони розтягу коренів, тощо. При цьому, цитоскелет виступає надзвичайно чутливим індикатором реакцій рослинних клітин на зміну полярності та сили тяжіння. Так, широко досліджується організація та динаміка елементів цитоскелету в полі зміненої сили тяжіння – мікрогравітації в космічному польоті та модельованої в наземних експериментах. Було виявлено зміни організації мережі цитоскелету та його транскрипту, які пов'язують саме із пристосуванням рослин до мікрогравітації. Проте, багато питань впливу мікрогравітації на цитоскелет залишаються дискусійними, і, насамперед, це стосується функціонування асоційованих із МТ та АФ білків, які регулюють структурну та функціональну взаємодію елементів між собою, а також з цитоплазматичною мембрanoю. Відносно мало відомо про профайли генної експресії, пов'язаної із реорганізацією елементів цитоскелету в умовах мікрогравітації. Розуміння ролі цитоскелету у пристосуванні рослин до зміненої сили тяжіння актуальне для створення біорегенеративних систем життєзабезпечення космонавтів у довгострокових космічних місіях, обов'язковим компонентом яких є рослини. В умовах космічного польоту відбувається зміна конвекції повітря, що призводить до клітинної гіпоксії, яка негативно впливатиме на ріст та розвиток рослин. Розуміння реакції цитоскелету на вплив гіпоксії в умовах космосу вимагає знання особливостей його організації у рослин, які зазнають впливу зазначеного фактора у нативних умовах. Це підвищує важливість дослідження організації елементів цитоскелету у рослин, онтогенез яких проходить частково у воді, в умовах зниженої біодоступності кисню. Відомо, що у відповідь на нестачу кисню у коренях

рослин формується специфічна аеренхіма, яка завдяки системі внутрішніх порожнин покращує газообмін між стеблом та коренем. Цитоскелет активно залучається у формування аеренхіми, проте, залишаються невирішеними питання стосовно особливостей участі та ролі актинових філаментів і мікротрубочок у формуванні аеренхіми різних типів в природних умовах і умовах мікрогравітації. Відповіді на ці питання дають порівняльні дослідження організації цитоскелету у коренях повітряно-водних, а також, наземних рослин та рослин, вирощених в умовах кліностатування. Саме тому, окреслені питання участі МГ та АФ у реакції клітин коренів на зміну сили тяжіння та гіпоксію складають актуальність дисертаційного дослідження, формують мету і ключові завдання роботи.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами, грантами. Дисертаційну роботу виконано у рамках фундаментальних науково-дослідних робіт відділу клітинної біології та анатомії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (м. Київ). Роботу виконано в межах держбюджетних тем: «Фенотипічна та генетична пластичність в процесі адаптації рослин до змін навколошнього середовища» (№ ДР0107U000515, 2006-2009 pp.), «Стабільність та пластичність морфогенезу рослин та клітинної організації при змінах водного режиму в природних умовах» (№ ДР0106U000558, 2006-2009 pp.), «Пластичність онтогенезу рослин при змінах водного режиму екотопів: клітинні та молекулярні аспекти» (№ ДР0110U000087, 2010-2014 pp.), «Клітинні та молекулярні механізми адаптації рослин до несприятливих змін екологічних чинників (посуха, затоплення) в природі та експерименті» (№ ДР0112U000059, 2012-2016 pp.), «Дослідження біологічної дії мікрогравітації на мембранистому та клітинному рівнях («Біолабораторія-М»), 2012 р., (дисерант – керівник і виконавець).

Частину досліджень Шевченко Г.В. виконала під час наукових стажувань в Університеті міста Геттінген (Німеччина) та Університеті міста Аберистуїт (Велика Британія) в межах грантової підтримки програми з обміну науковими кадрами IRSES 612587 (2013-2017) (FP7, Maria Curie Actions).

Ступінь обґрунтованості наукових положень і висновків, які сформульовані в дисертації. В дисертаційній роботі використані сучасні методи дослідження, зокрема: методи клітинної біології, як то світлова, електронна та конфокальна мікроскопії; класичні цитологічні та імуногістохімічні методи обробки рослинних об'єктів; метод прижиттєвого спостереження об'єктів за допомогою конфокальної мікроскопії; молекулярно-генетичні методи із використанням виділених зразків ДНК та РНК; полімеразна ланцюгова реакція у реальному часі (qPCR); метод біохімічного визначення перекисного окиснення мембрани у рослинних об'єктах; біоінформатичного аналізу з використанням спеціалізованих протеомних і геномних баз даних. Отримані дані репрезентативні і пройшли коректну статистичну обробку.

Комплексне використання різноманіття сучасних методів і підходів, відтворюваність протоколів і експериментального матеріалу дозволяє підтвердити обґрунтованість і достовірність отриманих результатів.

Наукова новизна одержаних результатів. Вперше досліджено та проаналізовано організацію елементів кортиkalного цитоскелету (мікротрубочок та актинових філаментів) на послідовних стадіях розвитку клітин коренів у *B.vulgaris*, *A.plantago-aquatica* та *S.latifolium*, проведено її порівняння з організацією цитоскелету *Z.mays*, що визначило спільні риси організації елементів цитоскелету у клітинах ростових зон коренів вищих рослин.

Оцінено вплив кліностатування на організацію мікротрубочок та актинових філаментів у різних ростових зонах коренів *B.vulgaris*, *Z.mays* та *A.thaliana*. Вперше встановлено, що кліностатування сприяє частковій дезорієнтації (блізько 10-13%) кортиkalних мікротрубочок від впорядкованого поперечного розміщення у клітинах дистальної зони розтягу кореня. Висунуто припущення, що дезорієнтація кМТ є ймовірною складовою зміни темпів росту коренів при кліностатуванні.

Висунуто припущення, що у дезорганізацію кМТ при кліностатуванні певною мірою вносить знижена експресія гена, який кодує мономери тубуліну

(*TUA6*) та білок CLASP (*CLASP*), що може позначатися на порушенні полімеризації мікротрубочок та дезорганізації їхньої мережі. На морфологічному та молекулярному рівнях продемонстровано взаємозв'язок між кМТ та АФ у клітинах коренів вищих рослин. Виявлено взаємозалежність організації МТ і АФ та експресії генів *TUA6* і *ACT2*.

Вперше встановлено негативну кореляцію руйнування кМТ і транскрипції гена *CLASP*, який кодує організатор та стабілізатор мережі МТ, а також між руйнуванням мережі АФ та транскрипцією генів формінів *FH1* та *FH4*, що виконують функцію організаторів мережі АФ. Окрім того, вперше виявлено залежність експресії *MAP-65-1* від дезорганізації АФ, що свідчить про участь MAP65-1 у взаємозалежному функціонуванні мережі МТ та АФ, яке, ймовірно, полягає у формуванні перехресних з'єднань елементів цитоскелету у кортиkalній площині клітини.

Вперше визначено, що при кліностатуванні не відмічається зв'язок між організацією кортиkalльних МТ та АФ та експресією *TUA6*, *CLASP*, *FH1* та *FH4*, що свідчить про специфічний механізм функціонування кортиkalльного цитоскелету при мінімізованому впливі гравітації. Припускається, що кліностатування чинить механічний стрес, який полягає у знятті навантаження на елементи кортиkalльного цитоскелету і цей процес регулюється на генному рівні. Запропонована схема відповіді кортиkalльного цитоскелету на кліностатування і його участі у адаптації рослини клітини на механічний стрес.

Вперше визначена специфічність формування аеренхіми лізигенного типу у повітряно-водної рослини *S.latifolium* та встановлені етапи програмованої клітинної загибелі за участі кортиkalльних МТ під час формування природної та штучної аеренхіми коренів *A.plantago aquatica*, *S. latifolium* та *Z.mays*. Висловлено припущення про функціональні зміни мережі АФ в процесі розвитку аеренхіми коренів. Всебічно проаналізована роль МТ та АФ у реакціях клітин коренів на механічний стрес та гіпоксію та представлена модель участі цитоскелету у адаптації до кліностатування.

Практичне значення одержаних результатів. Результати роботи окреслюють широке коло перспективних досліджень стану клітин рослин як в умовах симульованої мікрогравітації, так і за умов дії інших типів абіотичного стресу, суттєво розширяють уявлення про реакцію клітин коренів на такі типи абіотичного стресу як кліностатування та нестача кисню у середовищі, що дає підґрунтя для створення умов вирощування рослин під час довготривалих космічних місій. Дані щодо реакції цитоскелету на навколошні стимули, зокрема, дезорієнтування у просторі, є цінними для біотехнології сільськогосподарських культур, стійких до залягання та ламання стебел під час буревіїв для запобіганню втрати врожаю. Дані роботи можуть бути використані у курсах з космічної біології рослин, клітинної та молекулярної біології у контексті механізмів реалізації стійкості рослин до стресу.

Відомості про проведення біоетичної експертизи дисертаційних досліджень. Біоетична експертиза матеріалів дисертаційної роботи Шевченко Галини Валеріївні «Цитоскелет в процесі адаптації рослин до модельованої мікрогравітації та гіпоксії» проведена комісією з питань етики та біоетики Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України (протокол №1 від 20.06.2023 р., додається). Зазначена дисертаційна робота виконана без порушень міжнародних норм біоетики.

Особистий внесок здобувача. Дисертація є завершеною науковою працею, виконаною на основі власних експериментальних розробок та теоретичних узагальнень. Автором дисертаційної роботи самостійно сформульовано її концепцію та розроблено структуру, здійснений аналіз літературних джерел за тривалий період часу, окреслені експериментальні завдання, проведений аналіз результатів експериментів, сформульовані узагальнення та висновки. Основна дослідна робота проведена дисертантом особисто. До Розділу 6 включені дані щодо типу аеренхіми у коренях рослин, отримані разом із Бриковим В.О. та Іваненко Г.Ф. – співробітниками відділу клітинної біології та анатомії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Інтерпретація та узагальнення частини результатів розділів 4–6

здійснювалися разом із співавторами публікацій Крутовським К.В., Бриковим В.О., Калініною Я.М., Кордюм Є.Л., Козеко Л.Є., Франклін-Тонг В. Матеріали статей обговорювали, а висновки узгоджували із усіма співавторами публікацій. План дисертаційної роботи, теоретичні аспекти впливу модельованої мікрогравітації та гіпоксії на рослинну клітину, вступ та висновки роботи обговорювалися із керівником відділу клітинної біології та анатомії, членом-кореспондентом НАН України, професором, д.б.н. Є.Л. Кордюм.

З наукових праць, опублікованих у співавторстві, в дисертаційній роботі використано тільки ті ідеї та здобутки, що являються особистим внеском здобувача. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело.

Апробація результатів дисертації. Матеріали дисертаційної роботи були представлені на 24-х українських і міжнародних симпозіумах і конференціях, зокрема: Міжнародній науковій конференції (Київ, 2019); European Low Gravity Research Association (ELGRA) Biennial Symposium and General Assembly (Granada, Spain, 2019; Juan-les-Pins, France, 2017; Vatican, Italy, 2013; Antwerp, Belgium, 2011; Bonn, Germany, 2009; Florence, Italy, 2007); Annual International Gravitational Physiology Meetings (ISGP), (Trieste, Italy, 2010; Cologne, Germany, 2005); Щорічній Українській конференції з космічних досліджень (Київ, 2018; Одеса, 2017, 2015; Євпаторія, 2013; 2012; 2006); 5th Conference of European Plant Science Organization (EPSO), Plants for Life (Olos, Finland, 2010); Keystone symposia on Molecular and Cellular Biology (Coeur d'Alene, Idaho, USA, 2007); 2-му з'їзді Українського Товариства клітинної біології (Київ, 2007); International Symposium: The Plant Cytoskeleton: Genomic and Bioinformatic Tools for Biotechnology and Agriculture (Yalta, Crimea, 2006); XII з'їзді Українського ботанічного товариства (Одеса, 2006); Society Experimental Biology Meeting (Barcelona, Spain, 2005); Установчому з'їзді Українського товариства клітинної біології (Львів, 2004); 14 FESPB Congress (Crakow, Poland, 2004).

2. Дисертаційна робота Шевченко Г.В. містить особисто отримані здобувачем науково обґрунтовані результати, а кількість та якість наукових праць опублікованих за її матеріалами відповідають вимогам наказу МОН України № 1220 від 23 вересня 2019 року «Про опублікування результатів дисертацій на здобуття наукових ступенів доктора і кандидата наук».

За результатами дисертаційної роботи опубліковано 53 наукових праці, з них 24 статті у фахових виданнях (включаючи Q1-Q3), 2 розділи у книгах та 27 тез доповідей на міжнародних та вітчизняних конференціях.

Повнота висвітлення матеріалів дисертації в публікаціях.

Опубліковані роботи адекватно відображають основний зміст дисертації. Наукові праці, що розкривають основні наукові результати дисертації:

1. **Shevchenko GV**, Krutovsky KV. Mechanical stress effects on transcriptional regulation of genes encoding microtubule- and actin-associated proteins. *Physiol Mol Biol Plants.* 2022; 28(1): 17–30. doi.org/10.1007/s12298-021-01123-x **Q1.** (*Особистий внесок здобувача: розробка та проведення експериментів, аналіз гененої експресії, разом із співавтором – аналіз даних, обговорення результатів та написання статті*).
2. **Шевченко ГВ.** Порівняльна організація тубулінових мікротрубочок у клітинах коренів *Zea mays* (Poaceae) та *Beta vulgaris* (Chenopodiaceae s. str. Amaranthaceae s. l.) під впливом кліностатування. Укр бот журн. 2021; 78(6): 426-433. doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.426
3. **Шевченко ГВ.** Мікротрубочки цитоскелету у формуванні індукованої аеренхіми адVENTивних коренів *Zea mays* (Poaceae). Укр бот журн. 2020; 77(3): 225–231. doi.org/10.15407/ukrbotj77.03.225
4. **Shevchenko GV.** Putative gravisensors among microtubule associated proteins. *Cell Biol Int.* 2017; 43(9): 983-990. doi: 10.1002/cbin.10811 **Q3.**
5. Kordyum EL, **Shevchenko GV**, Brykov VO. Cytoskeleton during aerenchyma formation in plants. *Cell Biol Int.* 2017; 43(9): 991-998. doi: 10.1002/cbin.10814 **Q3.** (*Особистий внесок здобувача: планування та проведення експериментів щодо виявлення організації цитоскелету у аеренхімі коренів рослин, разом із іншими співавторами – аналіз та узагальнення результатів, написання статті*).
6. **Shevchenko GV**, Brykov VA, Ivanenko GF. Specific features of root aerenchyma formation in *Sium latifoliun* L. (Apiaceae). *Cytol Genetics.* 2016; 50: 293-299. /doi.org/10.3103/S0095452716050121 (*Особистий внесок здобувача: розробка та проведення експериментів щодо організації цитоскелету у коренях рослин, аналіз результатів, разом із співавторами – узагальнення результатів, написання статті*).

7. Шевченко ГВ, Кордюм ЕЛ. Організація мікрофіламентів цитоскелета в коренях повітряно-водних рослин *Sium latifolium* (APIACEAE) та *Alisma platago-aquatica* (ALISMATACEAE) у процесі формування аеренхіми. Укр бот журн. 2016; 73 (2): 185-193. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.02.185> (Особистий внесок здобувача: розробка та проведення експериментів, аналіз результатів, разом із співавтором – узагальнення результатів, написання статті).
8. Shevchenko G. Participation of proteins binding both actin filaments and microtubules in higher plant cell growth. Cytol Genetics. 2015; 49: 270-278. doi.org/10.3103/S009545271504009X
9. Shevchenko G. Actin microfilament organization in the transition zone of *Arabidopsis*-ABD2-GFP roots under clinorotation. Micrograv Sci Technol. 2012; 24 (6): 427-433. doi: 10.1007/s12217-012-9318-5. Q2.
10. Шевченко ГВ, Кордюм ЕЛ. Использование трансгенных растений *Arabidopsis thaliana* – GFP– ABD2 в экспериментах по изучению цитоскелета в условиях моделированной микрогравитации. Косм наука техн. 2012; 18(6): 51-56. (Особистий внесок здобувача: розробка та проведення експериментів, аналіз результатів, написання статті, разом із співавтором – узагальнення результатів).
11. Шевченко ГВ, Кордюм ЕЛ. Тубуліновий цитоскелет у клітинах кореневих апексів повітряно-водних рослин *Alisma plantago-aquatica* L. (Alismataceae) та *Sium latifolium* L. (Apiaceae). Укр бот журн. 2012; 69 (4): 568-579. (Особистий внесок здобувача: розробка та проведення експериментів щодо виявлення організації мікротрубочок у клітинах коренів, аналіз результатів, написання статті, разом із співавтором – узагальнення результатів).
12. Kalinina I, Shevchenko G, Kordyum E. Tubulin cytoskeleton in *Arabidopsis thaliana* root cells under clinorotation. Micrograv Sci Technol. 2009; 21(1-2): 187-190. doi: 10.1007/s12217-008-9047-y. Q2. (Особистий внесок здобувача: проведення експериментів, аналіз стану мікротрубочок у зоні розтягу кореня, разом із іншими співавторами – аналіз та узагальнення результатів, написання статті).
13. Шевченко ГВ. Взаимодействие микротрубочек и микрофиламентов в дистальной зоне растяжения корня *Arabidopsis thaliana*. Цитол генет. 2009; 43(4): 3-11.
14. Shevchenko G, Kalinina Ya, Kordyum E. Role of cytoskeleton in gravisensing of the root elongation zone in *Arabidopsis thaliana* plants. Cell Biol Int. 2008; 32: 560-562. doi: 10.1016/j.cellbi.2007.11.010. Q3. (Особистий внесок здобувача: проведення експериментів щодо виявлення організації мікротрубочок, разом із іншими співавторами – аналіз та узагальнення результатів, написання статті).
15. Shevchenko GV, Kalinina YaM, Kordyum EL. Interrelation between microtubules and microfilaments in the elongation zone of *Arabidopsis* root under clinorotation. Adv Space Res. 2007; 39: 1171-1175. doi: 10.1016/j.asr.2007.02.072.

Q3. (Особистий внесок здобувача: розробка та проведення експериментів, аналіз організації мікротрубочок та мікрофіламентів у зоні розтягу кореня, разом із іншими співавторами – аналіз та узагальнення результатів, написання статті).

16. Shevchenko G, Kalinina Ya, Kordyum E. Interrelation between cytoskeleton elements in root cells of Arabidopsis-GFP-MAP4 seedlings under clinorotation. J Grav Physiol. 2006; 13(1):107-108. **Q3.** (Особистий внесок здобувача: розробка та проведення експериментів, разом із іншими співавторами – аналіз та узагальнення результатів, написання статті).

17. Kordyum EL, Shevchenko GV, Yemets AI, Nyporko AI, Blume YaB. Application of GFP technique for cytoskeleton visualization onboard the International Space Station. Acta Astronautica. 2005; 56: 613-621. doi: 10.1016/j.actaastro.2004.10.006. **Q2.** (Особистий внесок здобувача: аналіз даних літератури щодо застосування GFP-методу у дослідженнях рослин, разом із іншими співавторами – узагальнення теоретичних положень, написання статті).

18. Kozeko LYe, Shevchenko GV, Artemenko OA, Martyn GG, Kordyum EL. Actin organization and gene expression in Beta vulgaris seedlings under clinorotation. J Grav Physiol. 2005; 12(1): 187-188. (Особистий внесок здобувача: проведення експериментів щодо виявлення організації мікрофіламентів, разом із іншими співавторами – аналіз та узагальнення результатів).

19. Kordyum EL, Martyn GG, Shevchenko G, Kozeko LYe, Artemenko OA. Differentiation of plant graviperceiving and graviresponding cells in altered gravity. J Grav Physiol. 2005; 12 (1): 189-190. (Особистий внесок здобувача: розробка та проведення експериментів щодо виявлення організації елементів цитоскелету у коренях, разом із іншими співавторами – аналіз та узагальнення результатів, написання статті).

20. Shevchenko GV, Kordyum EL. Organization of cytoskeleton during differentiation of gravisensitive root sites under clinorotation. Adv Space Res. 2005; 35: 289-295. doi: 10.1016/j.asr.2005.02.021. **Q3.** (Особистий внесок здобувача: розробка та проведення експериментів щодо виявлення організації цитоскелету, разом із співавтором – аналіз та узагальнення результатів та теоретичних положень, написання статті).

21. Kordyum EL, Shevchenko GV. Role of cytoskeleton in plant cell gravisensitivity. J Grav Physiol. 2003; 10 (1): 15-16. **Q3.** (Особистий внесок здобувача: аналіз літератури щодо участі цитоскелету у гравічутливості неспецифічних клітин рослин, разом із співавтором – узагальнення результатів, написання статті).

22. Thomas S, Osman K, de Graaf BHJ, Shevchenko G, Wheeler M, Franklin Ch, Franklin-Tong V. Investigating mechanisms involved in the self-incompatibility response in Papaver rhoeas. Phil Trans R Soc London. 2003; 358: 1033-1036. doi: 10.1098/rstb.2003.1288. **Q1.** (Особистий внесок здобувача: виявлення організації мікрофіламентів при реакції самонесумісності,

проведення тестів виживаності мітохондрій при реакції самонесумісності, разом із іншими співавторами – аналіз та узагальнення результатів).

23. Кордюм ЕЛ, Шевченко ГВ. Роль цитоскелета в гравічувствительности растительной клетки: экспериментальные данные и гипотезы. Цитол генет. 2003; 37 (2): 56-68. (Особистий внесок здобувача: критичний аналіз теоретичних положень щодо ролі цитоскелету у гравічутливості рослин, разом із співавтором – узагальнення теоретичних положень, написання статті).

24. Snowman BN, Kovar DR, Shevchenko G, Franklin-Tong VE, Staiger CJ. Signal - mediated depolymerization of actin in pollen during the self-incompatibility response. The Plant Cell. 2002; 14 (10): 2613-2626. doi.org/10.1105/tpc.002998. Q1. (Особистий внесок здобувача: проведення експериментів щодо виявлення організації мікрофіламентів при реакції самонесумісності, разом із іншими співавторами – аналіз та узагальнення результатів, написання статті).

Окремі розділи в книгах

1. Kordyum E, Borisova T, Krisanova N, Pozdnyakova N, Shevchenko G, Kozeko L, Romanchuk S, Lobachevska O, Charkavtsiv Ya, Kyyak N, Zaimenko N, Ivanytska B, Brykov V, Mischenko L. In: Fedorov O, editor. Space research in Ukraine. 2019-2020. Kyiv: Akademperiodyka; 2020. p. 71–78. (Особистий внесок здобувача: розробка та проведення експериментів щодо визначення ролі асоційованих білків цитоскелету у гравічутливості неспецифічних клітин, аналіз результатів, написання окремого розділу).

2. Kordyum EL, Shevchenko GV, Kalinina IaM, Demkiv OT, Khorhavtsiv YaD. The role of the cytoskeleton in plant cell gravisensitivity. 2008. In: Blume YB, Baird WV, Emets AI, Breviaro D, editors. The Plant cytoskeleton: a key tool for agrobiotechnology. NATO Science for peace and security series- C: Environmental security. The Netherlands: Springer. p. 173–196. (Особистий внесок здобувача: аналіз практичних даних щодо ролі взаємної організації елементів цитоскелету у гравічутливості рослин, разом із співавторами – узагальнення результатів експериментів, написання розділу).

Публікації, що засвідчують апробацію матеріалів дисертації:

1. Shevchenko G. Impact of clinorotation on microtubule regulation by tubulinassociated proteins in plants. 26th ELGRA Biennial Symposium and General Assembly, 14th International Conference on «Two-Phase Systems for Space and Ground Applications», European Space Agency Topical Teams meetings, 2019, 24-27 September, Granada, Spain. p. 140.

2. Шевченко ГВ. Білки, асоційовані із тубуліновим цитоскелетом як можливі гравісенсори рослин. Стратегії збереження рослин у ботанічних садах

та дендропарках. Міжнародна наукова конференція, 2019, 25-27 лютого, Київ. с. 197.

3. Шевченко ГВ. Дослідження росту рослин в умовах мікрогравітації. Українська конференція з космічних досліджень, 2018, 17-20 вересня, Київ. с.82.

4. Шевченко ГВ. Изменения цитоскелета растений в условиях симулированной микрогравитации. 2-я Международная научно-практическая конференция «Клеточная биология и биотехнология растений», 2018, 28-31 мая, Минск, Беларусь. с.31-32.

5. Шевченко ГВ. Ассоциированные с микротрубочками белки чувствительны к воздействию микрогравитации. 17- та Українська конференція з космічних досліджень, 2017, 21-25 серпня, Одеса. с.69.

6. Shevchenko G. Microtubule associated proteins might sense gravity changes. 7th International Symposium on Physical Sciences in Space and 25th European Low Gravity Research Association Biennial Symposium and General Assembly, 2017, 2-6 October, Juan-les-Pins, France. p.99-100.

7. Шевченко ГВ. Влияние клиностатирования на организацию цитоскелета растительной клетки. 15 Українська конференція з космічних досліджень, 2015, 24-28 серпня, Одеса. с. 55.

8. Shevchenko G. Cortical microtubules and phospholipase D are involved in *Arabidopsis* root cell growth under clinorotation. European Low Gravity Association (ELGRA) Biennial Symposium and General Assembly, 2013, 11-14 September, Vatican, Italy. p.192.

9. Шевченко ГВ. Роль цитоскелета в регулировании ростовых процессов клеток корня при клиностатировании. Українська конференція з космічних досліджень, 2013, 2-6 вересня, Євпаторія, Крим. с.95.

10. Шевченко ГВ. Влияние микрогравитации на цитоскелет в корнях *Arabidopsis thaliana*. 12-та Українська конференція з космічних досліджень, 2012, 3-7 вересня, Євпаторія, Крим. с.84.

11. Shevchenko G, Kordyum E. Developmental rearrangement of microtubules in plant root cells under clinorotation. ELGRA Biennial General Assembly, 2011, 5-9 September, Antwerp, Belgium. p.179.

12. Shevchenko G. Developmental rearrangement of cortical microtubules in plant root cells. 31st Annual ISGP Meeting, 11th ESA Life Science Symposium, 5th ISSBB Symposium, ELGRA Symposium, 2010, 13-18 June, Trieste, Italy. p117.

13. Shevchenko G, Kordyum E. Impact of microgravity on plant cell growth. 5th Conference of European Plant Science Organization (EPSO), 2010, 18-22 April, Olos, Finland. p.162.

14. Shevchenko GV. Impact of clinorotation on the orientation of microtubules in plant root cells. ELGRA Biennial Symposium and General Assembly, 2009, 1- 4 September, Bonn, Germany. p.240.
15. Kalinina Ia, Shevchenko G, Kordyum E. Sensitivity of cortical microtubules in *Arabidopsis thaliana* root cells under clinorotation. Keystone Symposia on Molecular and Cellular Biology, 2007, 23-28 March, Coeur d'Alene, Idaho, USA. p.53
16. Kalinina Ia, Shevchenko G, Kordyum E. Spatial organization of cytoskeleton in *Arabidopsis* roots under clinorotation. ELGRA Biennial Symposium and General Assembly, 2007, 4-7 September, Florence, Italy. p.68.
17. Shevchenko G, Kalinina Ia, Kordyum E. Cytoskeleton rearrangements in the distal elongation zone of *Arabidopsis* root under clinorotation. ELGRA Biennial Symposium and General Assembly, 2007, 4-7 September, Florence, Italy. p.67.
18. Шевченко ГВ. Цитоскелет рослин під впливом зовнішніх факторів. 2-й з'їзд Українського Товариства клітинної біології, 2007, 23-26 жовтня, Київ. с. 224.
19. Shevchenko GV, Kalinina YaM, Kordyum EL. Tubulin cytoskeleton in elongation zone of *Arabidopsis* root is affected by clinorotation. 6-я Українська конференція по косміческим исследованиям, 2006, 3-10 січня, НІЦУІКС, Євпаторія, Крим. с. 189.
20. Kalinina Ia, Shevchenko G, Kordyum E. Oryzalin sensitivity of cortical microtubules in *Arabidopsis thaliana* root cells under clinorotation. International Symposium The Plant cytoskeleton: genomics and bioinformatics tools for biotechnology and agriculture, 2006, 19-23 September, Yalta, Crimea. p.47-48.
21. Shevchenko G, Kalinina Ya, Kordyum E. Role of cytoskeleton in gravisensing of the root elongation zone in *Arabidopsis thaliana* plants. International Symposium The Plant cytoskeleton: genomics and bioinformatics tools for biotechnology and agriculture. 2006, 19-23 September, Yalta, Crimea. p.86-88.
22. Шевченко ГВ, Овруцька ІІ. Формування бічних коренів у різних екотипів веху широколистого (*Sium latifolium*) як прояв пластичності розвитку рослин. XII з'їзд Українського ботанічного товариства, 2006, 15-18 травня, Одеса. с. 517.
23. Kozeko LE, Shevchenko GV, Artemenko OA, Martyn GI, Kordyum EL. Actin organization and gene expression in *Beta vulgaris* seedlings under clinorotation. 9th European Symposium on Life Sciences Research in Space, 26th Annual International Gravitational Physiology Meeting, 2005, 26 June- 1 July, Cologne, Germany. p.105.
24. Kordyum EL, Martyn GI, Shevchenko GV, Kozeko LE, Artemenko OA. Differentiation of plant graviperceiving and graviresponding cells in altered gravity. 9th European Symposium on Life Sciences Research in Space, 26th Annual

International Gravitational Physiology Meeting, 2005, 26 June- 1 July, Cologne, Germany. p.106.

25. **Shevchenko G**, Kordyum E. Actin cytoskeleton in the transition zone of Beta vulgaris roots is sensitive to clinorotation. Society Experimental Biology Meeting, Comparative Biochemistry and Physiology, 2005, 11-15 July, Barcelona, Spain. p. 327.

26. **Шевченко ГВ.** Функції актинового цитоскелету рослин. Установчий з'їзд Українського товариства клітинної біології, 2004, 25-28 квітня, Львів. с. 182. 27. Shevchenko G, de Graaf B, Franklin-Tong V. Role of actin-binding proteins in remodeling of actin cytoskeleton during SI response in Papaver rhoeas pollen tubes. 14 FESPB Congress, Acta Physiologiae Plantarum 26(3), 2004, 23-27 August, Cracow, Poland. p. 49.

Оцінка мови і стилю дисертації. Дисертація написана грамотно, із коректним та адекватним використанням наукової термінології. Логічний та послідовний стиль викладення забезпечує легкість та доступність сприйняття матеріалу, узагальнюючих положень та висновків. Оформлення дисертації відповідає вимогам, що пред'являються до подібних робіт. Дисертація не містить секретних відомостей.

3. Дисертаційна робота Шевченко Галини Валеріївни «Цитоскелет в процесі адаптації рослин до модельованої мікрогравітації та гіпоксії», відповідає паспорту спеціальності 03.00.11 – цитологія, клітинна біологія, гістологія за такими напрямками досліджень:

- Структурно-функціональна організація клітин різного походження.
- Клітинний цикл, диференціювання й старіння клітин. Мітоз, мейоз, цитокінез.
- Структура хроматину та хромосом. Генна експресія та її регуляція.
- Процеси самозбирання надмолекулярних структур клітин.
- Трансдукція екзогенних та ендогенних сигналів у клітині.
- Просторово-часова організація клітинного метаболізму та його регуляція.
- Скелетні структури клітини та їх функції в життєдіяльності клітини.

- Природа та сприйняття клітиною сигналів, які детермінують її розвиток.
- Дослідження клітин у культурі *in vitro*.

4. Дисертаційна робота Шевченко Галини Валеріївні «Цитоскелет в процесі адаптації рослин до модельованої мікрогравітації та гіпоксії», відповідає паспорту спеціальності 03.00.11 – цитологія, клітинна біологія, гістологія, є завершеною науковою працею, яка має теоретичне та практичне значення. Результати досліджень в повній мірі висвітлені в публікаціях автора. Дисертаційна робота відповідає вимогам пунктів 7–9 «Порядку присудження та позбавлення наукового ступеня доктора наук», затвердженого постановою Кабінету Міністрів України № 1197 від 17 листопада 2021 року та МОН України щодо докторських дисертацій.

Представлені у дисертаційній роботі дані є значним внеском у визначення функціональної організації мікротрубочок та актинових філаментів цитоскелету та їхнього залучення у клітинні процеси, спрямовані на пристосування до нестабільних умов довкілля. Результати дослідження суттєво розширюють уявлення про реакцію клітин коренів на такі типи абіотичного стресу як кліностатування та нестача кисню. Розуміння природи реакції рослинної клітини на механічне навантаження і гіпоксію надає широкі можливості для конструювання рослин, толерантних до несприятливих умов, які можна вирощувати у закритих системах життєзабезпечення під час космічних польотів. Окрім того, дані щодо реакції цитоскелету на навколошні стимули, зокрема, дезорієнтування у просторі, є цінними для біотехнології сільськогосподарських культур, стійких до залягання та ламки стебел під час буревіїв. Контроль над реакціями на механічний стрес є важливим для вирішення таких проблем як оптимізація поглинання коренем поживних речовин та досягнення максимальної ефективності фотосинтезу.

Дисертація Шевченко Г.В. відповідає принципам академічної добродетелі, містить обґрутовані висновки на основі одержаних особисто здобувачем достовірних результатів, характеризується єдністю змісту.

5. Рекомендувати дисертаційну роботу кандидата біологічних наук, старшого наукового співробітника Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України **Шевченко Галини Валеріївни** на тему «**Цитоскелет в процесі адаптації рослин до модельованої мікрогравітації та гіпоксії**», до захисту у спеціалізованій вченій раді з присудження наукового ступеня доктора наук за спеціальністю 03.00.11 – цитологія, клітинна біологія, гістологія.

07.07.2023.

Рецензенти:

Завідувач лабораторії біоінформатики
та структурної біології відділу геноміки
та молекулярної біотехнології
ДУ «Інститут харчової
біотехнології та геноміки НАН України»,
доктор біологічних наук

Павло КАРПОВ

Головний науковий співробітник
відділу геноміки та молекулярної біотехнології
ДУ «Інститут харчової
біотехнології та геноміки НАН України»,
доктор біологічних наук

Олена КРАВЕЦЬ

Завідувач відділу популяційної генетики
ДУ «Інститут харчової
біотехнології та геноміки НАН України»,
доктор біологічних наук

Ярослав ПІРКО

Власноручні підписи Павла Карпова, Олени Кравець та Ярослава Пірка підтверджую.

Вчений секретар
ДУ «Інститут харчової
біотехнології та геноміки НАН України»,
доктор біологічних наук



Ярослав ПІРКО