

**Заключение диссертационного совета МГУ.015.6  
по диссертации на соискание ученой степени доктора наук**

Решение диссертационного совета от «22» мая 2026 г. № 108

О присуждении Федоровой Елене Эриковне, гражданке РФ, ученой степени доктора биологических наук.

Диссертация «Эндоmembранная система клеток корневого клубенька бобовых растений в условиях азотфиксирующего симбиоза» по специальности 1.5.21. Физиология и биохимия растений принята к защите диссертационным советом 06 марта 2026 г., протокол № 105.

Соискатель Федорова Елена Эриковна, 1955 года рождения, в 1986 году защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук на тему «Влияние условий минерального питания на формирование симбиотической азотфиксирующей системы и продуктивность красного клевера» в диссертационном совете, созданном на базе Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева Академии наук СССР.

Соискатель работает в Институте физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, в настоящее время в должности ведущего научного сотрудника Группы растительно-микробных взаимодействий.

Диссертация выполнена в Группе растительно-микробных взаимодействий Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук.

Официальные оппоненты:

*Гоголев Юрий Викторович*, доктор биологических наук, доцент, Казанский институт биохимии и биофизики Федерального исследовательского центра «Казанский научный центр Российской академии наук», лаборатория молекулярной биологии, руководитель лаборатории;

*Медведев Сергей Семенович*, доктор биологических наук, профессор, Санкт-Петербургский государственный университет, биологический факультет, кафедра физиологии и биохимии растений, заведующий кафедрой;

*Топунов Алексей Федорович*, доктор биологических наук, Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» Российской академии наук, лаборатория биохимии азотфиксации и метаболизма азота, заведующий лабораторией.

Выбор официальных оппонентов обосновывался их компетентностью в соответствующей отрасли науки и наличием публикаций в соответствующей сфере исследования.

Соискатель имеет 40 опубликованных работ, в том числе по теме диссертации 36 работ, из них 31 статью, опубликованную в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности и отрасли наук.

1. **Fedorova E.E.**, Thomson R., Whitehead L.F., Maudoux O., Udvardi M.K., Day D.A. Localization of H(+)-ATPases in soybean root nodules // *Planta*. – 1999. – vol. 209, no. 1. – pp. 25-32. – EDN: LFMYEX. – Импакт-фактор 0,994 (SJР); 0.81/0.70 п.л. (здесь и далее приведен общий объем работы и вклад автора в печатных листах).

2. Cermola M., **Fedorova E.**, Taté R., Riccio A., Favre R., Patriarca E.J. Nodule Invasion And Symbiosome Differentiation During *Rhizobium Etli*-*Phaseolus Vulgaris* Symbiosis // *Molecular Plant-Microbe Interactions*. – 2000. – vol.13, no. 7. – pp. 733-741. – EDN: LGJCZB. – Импакт-фактор 1,118 (SJР); 1,04/0,90 п.л.

3. Roudier F., **Fedorova E.**, Györgyey J., Feher A., Brown S., Kondorosi A., Kondorosi E. Cell cycle function of *Medicago sativa* A2-type cyclin interacting with a PSTAIRE-type cyclin-dependent kinase and a retinoblastoma protein // *The Plant Journal*. – 2000. – vol. 23, no. 1. – pp.73-83. – EDN: LFVXXL. – Импакт-фактор 2,275 (SJР); 1,16/0,35 п.л.

4. Roudier F., **Fedorova E.**, Lebris M., Lecomte P., Györgyey J., Vaubert D., Horvath G., Abad P, Kondorosi A., Kondorosi E. The *Medicago* species A2-type cyclin is auxin regulated and involved in meristem formation but dispensable for endoreduplication-associated developmental programs// *Plant Physiology*. – 2003. – vol. 131, no. 3. – pp. 1091-1103. – EDN: LHVHPD. – Импакт-фактор 2,162 (SJР); 1,39/0,25 п.л.

5. Vinardell J.M., **Fedorova E.E.**, Cebolla A., Kevei Z., Horvath G., Kelemen Z., Tarayre S., RoudierF., Mergaert P., Kondorosi A., Kondorosi E. Endoreduplication mediated by the anaphase promoting complex activator CCS52A is required for symbiotic cell differentiation in *Medicago truncatula* nodules // *The Plant Cell* – 2003. – vol.15, no. 9. – pp. 2093-2105. – EDN: LHVQFT.– Импакт-фактор 3,704 (SJР); 1,50/0,35 п.л.

6. Goggin D.E., Lipscombe R., **Fedorova E.E.**, Millar A.H., Mann A., Atkins C.A., Smith P.M. Dual intracellular localization and targeting of amino imidazole ribonucleotide synthetase in cowpea // *Plant Physiology*. – 2003. – vol. 131, no. 3. – pp. 1033-1041. – EDN: LWQMIZ. – Импакт-фактор 2,162 (SJР); 1.04/0,20п.л.

7. **Fedorova E.E.**, Redondo F.J., Koshiba T., Pueyo J.J., de Felipe M.R., Lucas M.M. Aldehydeoxidase (AO) in the root nodules of *Lupinus albus* and *Medicago truncatula*: identification of AO in meristematic and infection zones // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2005. – vol. 1, no. 5. – pp. 405-413. – EDN: LJBWNN. – Импакт-фактор 1,118 (SJР); 1,04/1,00 п.л.

8. Geurts R., **Fedorova E.**, Bisseling T. Nod factor signaling genes and their function in the early stages of *Rhizobium* infection // Current Opinion in Plant Biology. – 2005. – vol. 8, no. 4. – pp.346-352. – EDN: MFCXOD. – Импакт-фактор 3.193 (SJР); 0,81/0,35 п.л.

9. **Fedorova E.**, Brown S. Cytochemistry of proteolytic activity and pH status of vacuoles in *Medicago truncatula* root nodules // Russian Journal of Plant Physiology. – 2007. – vol. 54, no. 1. – pp. 25-31. – EDN: LKVAYN. – Импакт-фактор 0,296 (SJР); 0,81/0,75 п.л.

10. Smit P., Limpens E., Geurts R., **Fedorova E.**, Dolgikh E., Gough C., Bisseling T. *Medicago* LYK3, an entry receptor in rhizobial nodulation factor signaling // Plant Physiology. – 2007. – vol.145, no. 1. – pp. 183-191. – EDN: LKRSWL. – Импакт-фактор 2,162 (SJР); 1,04/0,20 п.л.

11. Wan X., Hontelez J., Lillo A., Guarnerio C., van de Peut D., **Fedorova E.**, Bisseling T., Franssen H. *Medicago truncatula* ENOD40-1 and ENOD40-2 are both involved in nodule initiation and bacteroid development // Journal of Experimental Botany. – 2007. – vol. 58, no. 8. – pp. 2033-2041. – EDN: IRJWWB. – Импакт-фактор 1,778 (SJР); 1,04/ 0,25 п.л.

12. **Fedorova E.E.**, de Felipe M.R., Pueyo J.J., Lucas M.M. Conformation of cytoskeletal elements during the division of infected *Lupinus albus* L. nodule cells // Journal of Experimental Botany. – 2007. – vol. 58, no. 8. – pp. 2225-2236. – EDN: LKLWAF. – Импакт-фактор 1,778(SJР); 1,39/1,30 п.л.

13. Limpens E., Ivanov S., van Esse W., Voets G., **Fedorova E.**, Bisseling T. *Medicago* N<sub>2</sub>-fixing symbiosomes acquire the endocytic identity marker Rab7 but delay the acquisition of vacuolar identity // The Plant Cell. – 2009. – vol. 21, no. 9. – pp. 2811-2828. – EDN: MWYKXX. – Импакт фактор 3,704 (SJР); 2,08/1,90 п.л.

14. Wang D., Griffitts J., Starker C., **Fedorova E.**, Limpens E., Ivanov S., Bisseling T., Long S. A Nodule-specific protein secretory pathway required for nitrogen-fixing symbiosis // Science. –2010. – vol. 26, no. 237(5969). – pp. 1126-1129. – EDN: MXMAZR. – Импакт-фактор 10,416(SJР); 0,46/0,37 п.л.

15. Ivashina T.V., **Fedorova E.E.**, Ashina N.P., Kalinchuk N.A., Druzhinina T.N., Shashkov A.S., Shibaev V.N., Ksenzenko V.N. Mutation in the pssM gene encoding ketol pyruvate transferase leads to disruption of *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* – *Pisum*

*sativum* symbiosis // Journal of Applied Microbiology. – 2010. – vol. 109, no. 2. – pp. 731-742. – EDN: MXKJRN. – Импакт-фактор 0,779 (SJR); 1,39/0,45 п.л.

16. Ivanov S., **Fedorova E.**, Bisseling T. Intracellular plant microbe associations: secretory pathways and the formation of perimicrobial compartments // Current Opinion in Plant Biology. –2010. – vol. 13, no. 4. – pp. 372-377. – EDN: NBDFFR. – Импакт-фактор 3,193 (SJR); 0,69/0,59 п.л.

17. Ovchinnikova E., Journet E.-P., Chabaud M., Cosson V., Ratet P., Duc G., **Fedorova E.**, Liu W., den Camp R.O., Zhukov V., Tikhonovich I., Borisov A., Bisseling T., Limpens E. IPD3 controls the formation of nitrogen-fixing symbiosomes in pea and *Medicago* spp. // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2011. – vol. 24, no. 11. – pp. 1333-1344. – EDN: PECUSF. – Импакт фактор 1,118 (SJR); 1,39/0,35 п.л.

18. Op den Camp R.H.M., Polone E., **Fedorova E.E.**, Roelofsen W., Squartini A., Op den Camp H.J., Bisseling T., Geurts R. Nonlegume parasponia andersonii deploys a broad rhizobium host range strategy resulting in largely variable symbiotic effectiveness // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2012. – vol. 25, no. 7. – pp. 954-963. – EDN: RIFTNR. – Импакт-фактор 1,118 (SJR); 1,16/0,20 п.л.

19. Margaret I., Lucas M.M., Acosta-Jurado S., Buendía-Clavería A.M., **Fedorova E.E.**, Hidalgo Á.,Rodríguez-Carvajal M.A., Rodriguez-Navarro D.N., Ruiz-Sainz J.E., Vinardell J.M. The *Sinorhizobium fredii* HH103 lipopolysaccharide is not only relevant at early soybean nodulation stages but also for symbiosome stability in mature nodules // PLoS ONE. – 2013. – vol. 8, no. 10. – P. e74717. – EDN: RRHVJN. – Импакт-фактор 0,803 (SJR); 1,39/0,35. п.л.

20. Gavrin A., Kaiser B.N., Geiger D., Tyerman S.D., Wen Z., Bisseling T., **Fedorova E.E.** Adjustment of host cells for accommodation of symbiotic bacteria: vacuole defunctionalization, HOPS suppression, and TIP1g retargeting in *Medicago* // The Plant Cell. – 2014. – vol. 26, no. 9. – pp. 3809-3822. – EDN: UPFHVV. – Импакт-фактор 3,704 (SJR); 1,50/1,45 п.л.33

21. Moling S., Pietraszewska-Bogiel A., Postma M., **Fedorova E.E.**, Hink M.A., Limpens E., Gadella T.W., Bisseling T. Nod factor receptors form heteromeric complexes and are essential for intracellular infection in *Medicago* nodules // The Plant Cell. – 2014. – vol. 26, no. 10. – pp. 4188-4199. – EDN: UQUEPT. – Импакт-фактор 3,704 (SJR); 1,39/0,30 п.л.

22. Gavrin A., Jansen V., Ivanov S., Bisseling T., **Fedorova E.** ARP2/3-mediated actin nucleation associated with symbiosome membrane is essential for the development of symbiosomes in infected cells of *Medicago truncatula* root nodules // Molecular Plant-Microbe Interactions. –2015. – vol. 28, no. 5. – pp. 605-614. – EDN: UPFIZL. – Импакт-фактор 1,118 (SJR); 1,16/1,00 п.л.

23. Gavrin A., Chiasson D., Ovchinnikova E., Kaiser B.N., Bisseling T., **Fedorova E.** VAMP721a and VAMP721d are important for pectin dynamics and release of bacteria in soybean nodules // *New Phytologist*. – 2016. – vol. 210, no. 3. – pp. 1011-1021. – EDN: WPGEP. – Импакт-фактор 3,293 (SJ); 1,39/1,29 п.л.
24. Gavrin A., Kulikova O., Bisseling T., **Fedorova E.** Interface symbiotic membrane formation in root nodules of *Medicago truncatula*: the role of synaptotagmins Mtsyt1, Mtsyt2 And Mtsyt3 // *Frontiers in Plant Science*. – 2017. – vol. 8. – P. 201. – EDN: YYBQJF. – Импакт-фактор 1,163 (SJ); 1,16/1,10 п.л.
25. Coba de la Peña T., **Fedorova E.E.**, Pueyo J.J., Lucas M.M. The symbiosome: legume and rhizobia co-evolution toward a nitrogen-fixing organelle? // *Frontiers in Plant Science*. – 2018.– vol. 8. – P. 2229. – EDN: XXKJET. – Импакт-фактор 1,163 (SJ); 3,00/1,80 п.л.
26. van Zeijl A., Wardhani T.A.K., Seifi Kalhor M., Rutten L., Bu F., Hartog M., Linders S., **Fedorova E.E.**, Bisseling T., Kohlen W., Geurts R. CRISPR/Cas9-Mediated mutagenesis of four putative symbiosis genes of the tropical tree *Parasponia andersonii* reveals novel phenotypes // *Frontiers in Plant Science*. – 2018. – vol. 9. – P. 284. – EDN: XXWEPZ. – Импакт-фактор 1,163 (SJ); 1,62/0,60 п.л.
27. **Fedorova E.E.**, Coba de la Peña T., Lara-Dampier V., Trifonova N.A., Kulikova O., Pueyo J.J., Lucas M.M. Potassium content diminishes in infected cells of *Medicago truncatula* nodules due to the mislocation of channels MtAKT1 and MtSKOR/GORK // *Journal of Experimental Botany*. – 2021. – vol. 72, no. 4. – pp. 1336-1348. – EDN: SDUGCH. – Импакт-фактор 1,778 (SJ); 1,50/1,45 п.л.
28. Trifonova N.A., Kamyshinsky R., Coba de la Peña T., Koroleva M.I., Kulikova O., LaraDampier V., Pashkovskiy P., Presniakov M., Pueyo J.J., Lucas M.M., **Fedorova E.E.** Sodium accumulation in infected cells and ion transporters mistargeting in nodules of *Medicago truncatula*: two ugly items that hinder coping with salt stress effects // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2022. – vol. 23, no. 18.— P. 10618. – EDN: JBGZXD. – Импакт-фактор 1,273 (SJ); 2,43/2,30 п.л.
29. **Fedorova E.E.** Rapid changes to endomembrane system of infected root nodule cells to adapt to unusual lifestyle // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2023. – vol. 24, no.5. – P. 4647. – EDN: RXLMSH. – Импакт-фактор 1,273 (SJ); 1,50 п.л.
30. Semenova M.G., Petina A.N., **Fedorova E.E.** Autophagy and symbiosis: membranes, ER, and speculations // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2024. – vol. 25, no. 5. – P.2918. – EDN: OLOJEM. – Импакт-фактор 1,273 (SJ); 1,62/1,55 п.л.
31. **Fedorova E.E.**, Pueyo J.J. Microbial colonization of the host plant: cellular and molecular mechanisms of symbiosis // *International Journal of Molecular Sciences*. –

2024. – vol. 25, no.1. – P. 639. – EDN: XXIMOI. – Импакт-фактор 1,273 (SJR), 0,58/0,50 п.л.

На диссертацию и автореферат поступило 7 дополнительных отзывов, все положительные.

Диссертационный совет отмечает, что представленная диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук является научно-квалификационной работой, в которой на основании выполненных автором исследований впервые показано, что нарушение органеллогенеза вакуолей в инфицированных клетках зависит от репрессии генов комплекса HOPS, который регулирует селективный транспорт и слияние с мембраной тонопласта. Был сделан вывод, что репрессия комплекса HOPS в инфицированных клетках клубеньков является одним из определяющих условий поддержания внутриклеточной бактериальной колонии, а также способствует созданию пространства для симбиосом в симпласте инфицированных клеток. Впервые было показано, что мембраны симбиосом не приобретают молекулярных маркеров, специфичных для первых этапов эндоцитоза, что, вероятно, позволяет предотвратить лизис симбиосом на начальном этапе колонизации растительных клеток. Впервые была выявлена идентичность мембран симбиосом в онтогенезе, последовательное появление на симбиосомных мембранах белков пути эндоцитоза (Rab5, Rab7), белков регуляторов слияния мембран специфичных для эндосом и тонопласта: (tSNAREs): SYP21/22, SYP51/52, VTI11, VPS11, VPS15, а также белков пути секреции, принадлежащих к группе VAMP7. Впервые показано, что белки пути секреции из группы VAMP71 являются необходимым компонентом симбиотических отношений в разных типах симбиоза, и, среди других функций, обеспечивают доставку ферментов, участвующих в модификации клеточной стенки инфекционной нити за счет чего создается мембранный интерфейс, позволяющий выход ризобий в симпласт клетки-хозяина и последующий процесс азотфиксации. Впервые было показано значение для симбиоза генов и белков комплекса Arp2/3, которые регулируют формирование и рост актинового цитоскелета, обеспечивая рост и созревание симбиосом. Впервые была выявлена роль белков синаптотагминов, из группы Ca<sup>2+</sup>-сенсоров, участвующих в регенерации поврежденных мембран, в создании и регуляции вектора переноса мембран к

симбиотическому интерфейсу. Были исследованы молекулярные механизмы индукции избыточного синтеза мембран эндоплазматического ретикулума (ЭР) в инфицированных клетках. С целью выявления причин высокой чувствительности корневых клубеньков к солевому стрессу, был проведен анализ спектра ионов в клубеньках растений, подвергнутых солевому стрессу, и исследованы гены, участвующие в удалении или секвестрировании  $\text{Na}^+$  как защитной реакции на стресс. Впервые были показаны нарушения в распределении белков ионных каналов шейкерного типа, участвующих в переносе ионов калия, MtAKT1 (канал входящего выпрямления) и MtSKOR/GORK (канал выходящего выпрямления). Были показаны изменения в распределении белков NHX6 и NHX7, участвующих в выведении ионов  $\text{Na}^+$  в инфицированных клетках, а также выявлена динамика экспрессии более 20 других генов, участвующих в транспорте ионов калия в корневых клубеньках люцерны усеченной.

Результаты исследований, приведенные в диссертации, могут быть использованы для проведения генетических манипуляций с генами, определяющими условия существования колонии азотфиксирующих бактерий в инфицированной клетке. Исследования адаптации эукариотической клетки к бактериальной колонии, находящейся в симпласте, создают возможности для создания искусственных биосистем с возможностью получения фиксированного азота.

Диссертация представляет собой самостоятельное законченное исследование, обладающее внутренним единством. **Положения, выносимые на защиту,** содержат новые научные результаты и свидетельствуют о личном вкладе автора в науку:

1. Нарушения органеллогенеза вакуоли в инфицированных клетках связаны с репрессией генов комплекса HOPS, который регулирует селективный транспорт и слияние с мембраной тонопласта. Дефункционализация вакуоли является одним из определяющих условий поддержания бактериальной колонии и процесса азотфиксации.

2. Изменение идентичности симбиосомной мембраны и последовательное появление на этой мембране малых GTPаз Rab5, Rab7, регуляторов слияния мембран специфичных для мембран эндосом и тонопласта: (t-SNAREs): SYP21/22, SYP51/52,

VTI11, VPS11, VPS157 и белков пути секреции, принадлежащих к группе VAMP7 обуславливает возможность временной поддержки бактериальной колонии в симпласте растительной клетки.

3. Перенос на мембрану симбиосомы белков комплекса Agr2/3, который регулирует формирование и рост актинового цитоскелета, и, вызванное этим перемещением изменение конформации актинового цитоскелета в инфицированных клетках, является фактором, обеспечивающим рост симбиосом.

4. Изменение вектора переноса мембран в направлении симбиотического интерфейса в инфицированных клетках зависит от  $\text{Ca}^{2+}$  сенсоров из группы синаптотагминов, участвующих в регенерации поврежденных мембран. Индукция избыточного синтеза мембран эндоплазматического ретикулума в инфицированных клетках клубенька, вероятно, зависит от генов ответа на стресс эндоплазматического ретикулума.

5. Высокая чувствительность корневого клубенька к солевому стрессу, а также ускоренное старение инфицированных клеток, обуславливается эндогенными дефектами транспорта ионов калия и выноса ионов натрия из инфицированной клетки.

На заседании 22 мая 2026 диссертационный совет принял решение присудить Федоровой Елене Эриковне ученую степень доктора биологических наук.

При проведении тайного голосования диссертационный совет в количестве **20** человек, из них **7** докторов наук по специальности 1.5.21. Физиология и биохимия растений, участвовавших в заседании, из 29 человек, входящих в состав совета, проголосовали: за **20**, против **0**, недействительных бюллетеней **0**.

Председатель  
диссертационного совета

Ильинский В.В.

Ученый секретарь  
диссертационного совета

Гершкович Д.М.

22.05.2026