

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Мытищинский филиал федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего образования
«Московский государственный технический университет имени Н.Э. Баумана
(национальный исследовательский университет)»
(МФ МГТУ им. Н.Э. Баумана)

№ 04.13.01-10/05
« 18 » января 2019 г.

ОТЗЫВ

официального оппонента доктора биологических наук, доцента
Румянцева Дениса Евгеньевича
на диссертационную работу Пинаевской Екатерины Александровны
«Закономерности роста морфологических форм сосны
(*PINUS SYLVESTRIS* L.)

в стрессовых условиях северной тайги (на примере бассейна Северной
Двины) представленную в диссертационный совет Д.002.211.02 при
Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук
на соискание ученой степени кандидата биологических наук по
специальности 03.02.08 – «Экология (в биологии)»

Актуальность работы.

Среди основных лесообразующих пород России сосна обыкновенная характеризуется одним из наиболее широких диапазонов экологической устойчивости. Это обуславливает обширность ее ареала в географическом отношении: данный вид распространен от крайних западных точек районов Евразии до крайних восточных, формирует границу леса и степи на юге, и в то же время, широко распространен на севере европейской части России. Давно и хорошо известно, что в пределах отдельного географического района, сосновые леса могут формироваться практически в любых типах условий места произрастания. Разнообразие экологических условий существования не может не предопределять интенсивное и разновекторное протекание микроэволюционных процессов, ведущих к формированию межпопуляционного и внутривидового полиморфизма. С одной

стороны, полиморфизм сосны обыкновенной хорошо исследован, например, такими методами, как создание географических культур, оценка частоты встречаемости разных фенотипов в разных экологических условиях, а также методами молекулярной генетики. Дендрохронологический метод в изучении полиморфизма сосны имеет ряд возможностей, недоступных другим методам. Однако работы, базирующиеся на использовании дендрохронологической информации при изучении полиморфизма сосны в настоящее время не многочисленны. Поэтому исследования Е.А. Пинаевской (так же как и исследования ее научного руководителя С.Н.Тарханова) характеризуются одной из наиболее высоких степеней актуальности для лесной науки и практики.

Названными причинами обусловлена актуальность выполненных исследований. Диссертант поставила перед собой цель изучения изменчивости роста разных форм сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв (на примере Северо-Двинского бассейна) и как показывает содержание диссертации, успешно ее реализовала.

Научная новизна не вызывает сомнений, поскольку впервые в условиях Европейского Севера России развиты основные положения работ С.Н. Тарханова и подробно проанализировано формовое разнообразие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в связи с изменчивостью радиального прироста, климатического отклика в динамике прироста, цикличности прироста и влиянии солнечной активности на прирост. На основании полученного материала диссертантом определены наиболее продуктивные формы сосны в стрессовых условиях избыточного застойного увлажнения.

Практическая значимость работы состоит в том, что полученные результаты создают научно обоснованную базу для формирования мероприятий по сохранению биологического разнообразия лесов; могут быть использованы в региональном мониторинге лесных экосистем; а также в учебном процессе ряда ВУЗов, обучающих студентов по специальностям лесохозяйственной и биологической направленности.

Достоверность выводов и заключений в диссертации Е.А. Пинаевской полностью принимаются нами, поскольку в работе адекватно

использованы современные методы исследования, проведена статистическая обработка материала, приведено много иллюстративного материала.

Результаты работы докладывались и обсуждались на конференциях различного ранга, включая международные.

По материалам диссертации опубликовано 34 работы (из них 8 – в журналах, рекомендуемых ВАК РФ, в том числе 1 – в издании, индексируемом в Web of Science). Таким образом, публикации по теме исследований полностью отражают основное содержание диссертации.

Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения с основными выводами, списка использованной литературы, приложения. Список литературы содержит 315 источников, из них 65 — на иностранных языках. Текст изложен на 218 страницах, включая 16 таблиц и 80 рисунков.

Глава 1 содержит обзор литературы по теме исследования. В ней достаточно полно раскрыты вопросы формового разнообразия сосны обыкновенной, история и современное состояние дендрохронологических исследований в ценопопуляциях сосны обыкновенной. Обзор написан хорошим языком, охватывает значительное число как отечественных, так и зарубежных публикаций. Существенных замечаний к содержанию главы у рецензента нет. В то же время следует отметить, что интересным аспектом проблемы, оказавшимся за рамками обзора, является экология большого и малого соснового лубоеда. Недоразвившиеся имаго данных видов питаются сердцевиной побегов в кронах сосен, в результате чего выеденные побеги ломаются ветром и осыпаются на землю. В отдельных случаях формирование узкокронных форм сосны может иметь в своей генотипической основе сниженную устойчивость к повреждению сосновыми лубоедами.

Глава 2 характеризует природные условия района исследований, а также эколого-физиологические особенности исследованных фенотипов сосны. Данные вопросы раскрыты автором в полном объеме и дают исчерпывающее представление об особенностях района ее произрастания.

К главе 2 имеются замечания: латинское название сосны обыкновенной автор приводит в полном соответствии с правилами ботанической

номенклатуры, в то время как название многих других растений (багульник болотный, морошка и др.) в упрощенном варианте. В дальнейших исследованиях автора в сфере анализа формового разнообразия сосны в условиях сфагновых типов леса будет ценным учесть результаты исследований Е. М. Волковой (2000г.), выполнявшихся в условиях южной тайги.

Можно дискутировать с некоторыми положениями приведенными в главе, например, о том, что внутривидовой полиморфизм определяет успех существования и воспроизводство популяции в меняющихся условиях среды. На наш взгляд это справедливо только для нейтральных по отношению к естественному отбору фенотипических признаков, которые в изменившихся условиях могут приобрести приспособительное значение. Зачастую же, внутривидовой полиморфизм имеет смысл рассматривать именно как следствие изменчивости условий среды: когда мы наблюдаем возникновение форм, связанных с дифференциацией по микроэкологическим нишам и дидурбтивную форму отбора, либо не до конца завершившийся процесс смены внутривидовой нормы в результате стабилизирующего отбора в новых условиях среды.

Глава 3 характеризует объекты исследований и методы исследований. Выбор сфагновых сосняков в качестве объекта исследований представляется оправданным. В комплексе дендроиндикационных исследований изменчивость радиального прироста сосны в сфагновых местах произрастания имеет самостоятельную научную ценность. Во-первых, в связи с непривлекательностью данного объекта для лесозаготовки здесь сохранилось значительное количество старовозрастных деревьев. Во-вторых, в пределах лесной зоны сфагновые сосняки являются аналогом объектов с экстремальными условиями произрастания типа верхней, северной и южной границ леса. В таких местах изменчивость радиального прироста лимитируется относительно меньшим количеством факторов, где отчетливо проявляется закон минимума Либиха (Ловелиус и др., 2013).

Методика исследований раскрыта Е.А. Пинаевской весьма подробно, снабжена многочисленными ссылками. Автором использованы общепринятые методические подходы, собран обильный фактический материал, который был проанализирован с применением разнообразных методов математической статистики.

Особый интерес вызывают подходы автора к анализу дендрохронологической информации. Она не ограничилась тривиальными подходами, но исследовала показатели, которые не всегда анализируют в дендрохронологических работах: показатель чувствительности, индекс стресса, критерий выраженного сигнала популяции. Существенно, что автор не ограничилась формальными подходами к анализу и вела также визуальный анализ кривых прироста, объективное «прочтение» которых представляет собой трудоемкую и утомительную задачу.

Традиционно для определения влияния климатических факторов на прирост используются временные ряды месячных сумм осадков и временные ряды месячных сумм температур. Такой подход общепринят в мировой практике исследований и во многом оправдан, так как многие другие показатели (например, атмосферная влажность) так или иначе связаны с ними функциональной связью. К достоинствам работы Е.А. Пинаевской следует отнести то, что она не ограничилась временными рядами температур и осадков, но привлекла также и временные ряды, характеризующие облачность, что является индикатором дозы фотосинтетически активной радиации, поступающей к поверхности земли. Так же крайне важно, что автор провела и анализ влияния астрофизических факторов на формирование радиального прироста.

По содержанию главы 3 имеется вопрос: сосна обыкновенная характеризуется континуальной формой изменчивости по показателям «высота поднятия грубой корки по стволу» и «процент ствола, занятый грубой коркой». Из текста главы можно заключить, что данный показатель выпал из числа учитываемых. Так ли это, и если да, то почему?

Глава 4 характеризует изменчивость морфоструктурных показателей у разных форм сосны в кустарничково-сфагновых сосняках. В результате работы автором собран большой материал, который имеет мало аналогов среди других исследований. Анализировались: индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей форм с разным типом апофиза семенных чешуй; индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей форм с разным цветом микростробилов; индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей сосны с разным половым типом; индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей форм по габитусу кроны. Автором выявлены важные закономерности изменчивости, часть которых до этого времени не была известна.

В главе 4 приводятся результаты статистического анализа данных, каждый из которых сам по себе представляет определенную ценность. Например, важно, что формы сосны с плоским типом апофиза имеют меньшие диаметры ствола, чем формы сосны с выпуклым типом апофиза. В то же время, формы сосны с выпуклым типом апофиза, характеризуются низко опущенной кроной. И тот, и другой признак могли бы быть косвенными признаками влияния ювенильности на тип апофиза, но характер их сочетания опровергает такую версию и говорит в пользу гипотезы наследственной корреляции исследуемых признаков. Вариационные кривые частот диаметров ствола имеют двухвершинный вид. Особенно четко это проявляется в выборке деревьев с «выпуклым» типом апофиза. Расчитанные статистические показатели характеризующие изменчивость морфоструктурных показателей у разных форм разносторонни, разнообразны и формируют обширную базу данных. Следующим этапом исследований должна быть эколого-биологическая интерпретация подобного рода зависимостей, попытка объяснения их генетико-микроэволюционной основы, что возможно при проведении аналогичного рода исследований в иных регионах России. Публикация полученных автором результатов в виде

монографии или даже серии монографий может послужить достижению указанных целей.

Глава 5 посвящена анализу хронологической изменчивости радиального прироста разных морф сосны в стрессовых условиях. В ней рассматриваются вопросы: особенности камбиального роста у форм по типу апофиза семенных чешуй; особенности камбиального роста у форм с разным цветом микростробилов; особенности камбиального роста сосны с разным половым типом; особенности камбиального роста «обычной» и «болотной» форм.

У сосны с плоской формой апофиза прирост в целом ниже, чем у сосны с выпуклой формой апофиза. Следует отметить, что статистическая оценка достоверности отличий между формами с использованием критерия Стьюдента затруднена по причине наличия в индивидуальных хронологиях выраженного возрастного тренда. На наш взгляд информативнее рассчитывать временной ряд динамики критерия Стьюдента, который будет характеризовать достоверность отличий форм по средней величине прироста в каждый конкретный календарный год. Таблица, приводимая автором, безусловно говорит об отличиях двух форм по величине радиального прироста, но при этом демонстрирует разный уровень этих отличий для каждой популяции. Мы предполагаем, что это может быть обусловлено отличиями исследованных выборок по возрастной структуре.

Рассматривая рис.5.2 очень четко наблюдаем превышение по величине радиального прироста у формы сосны с выпуклым типом апофиза, которое очень четко проявляется после 1960 года. С 1960 гг. по 1990 гг. в хронологии формы с выпуклым типом апофиза наблюдается ярко выраженное долговременное увеличение величины радиального прироста. В связи с этим возникает вопрос: с какими событиями в фитоценозе может быть связан этот процесс?

Важно, что Е.А. Пинаевская не ограничилась анализом динамики радиального прироста, но проанализировала также динамику индексов

радиального прироста. Следующим этапом в обработке собранного автором материала может быть расчет коэффициентов синхронности между исследуемыми хронологиями. Также информативен анализ, основанный на выявлении лет асинхронности в колебаниях индексов прироста и погодной обстановки в эти годы, что может помочь пониманию отличий исследуемых форм по наследственным экологическим свойствам.

Крайне сложно интерпретируемыми представляются некоторые данные таблицы 5.2. Наличие достоверной корреляции между величиной радиального прироста ствола и диаметром ствола представляется закономерным. Однако такая связь зафиксирована автором не во всех случаях. Каким образом автор трактует данный результат?

Рассматривая особенности камбиального роста у форм с разным цветом микростробилов автор использует тот же алгоритм анализа, что и для форм с разным типом апофиза. Поэтому к нему приложимы все ранее высказанные по этому вопросу замечания и предложения. Можно добавить, что полиномиальная модель шестого порядка практически всегда в дендрохронологии дает высокие значения коэффициентов детерминации. И следовательно ценность таких моделей не стоит переоценивать. Те же редкие случаи, когда долговременную изменчивость прироста удастся достаточно точно описать простой математической функцией были бы более интересны для анализа.

Рассматривая результаты раздела, имеет смысл еще раз обратить внимание на факт: отсутствуют достоверные статистические связи между диаметром ствола и величиной радиального прироста. Не является ли этот результат артефактом?

Следующий раздел, рассматривающий особенности камбиального роста сосен с разным половым типом, выполнен по тому же алгоритму исследований, что и предыдущий. Анализируя графики на рис.5.15 отмечаем наличие двух выраженных периодов крайне высокой величины прироста. Связывает ли автор этот эффект с наследственными особенностями

исследуемых форм, либо здесь наблюдается эффект экзогенных воздействий на фитоценоз?

В следующем разделе среди результатов исследований обычной болотной формы сосны наше внимание вновь привлёк факт наличия достоверных корреляций между радиальным приростом и диаметром ствола, который в этот раз был надёжно зафиксирован, но как показывает таблица 5.6, не во всех случаях.

Обсуждая этот раздел, необходимо иметь в виду, что приводимые результаты не могут в полной мере трактоваться как отличия двух форм сосны по наследственным свойствам, это ещё и отличие по лесорастительным условиям и вклад двух этих компонент в изменчивость радиального прироста в данном случае остается не разделенным. Другой вопрос, что альтернативных методических подходов для исследования данной проблемы по видимому не существует.

Глава 6 содержит исследовательские материалы по связи радиального прироста разных форм сосны с факторами внешней среды: анализ изменения климатических параметров в районах исследований; влиянию климатических параметров на радиальный прирост разных форм сосны в стрессовых условиях и циклическая динамика роста у разных форм сосны .

Изучения влияния климатических факторов являются необходимым компонентом исследования с использованием дендрохронологической информации. Без данного раздела любое исследование такого рода будет неполным. Значимо, что в исследовании задействованы и короткие, и длинные временные ряды метеопараметров. Например, для метеостанции г. Архангельска результаты наблюдений за температурой воздуха составляют более 200 лет.

На первом этапе данного раздела исследований закономерно необходимо рассмотреть долговременные тенденции изменчивости в рядах метеопараметров, что и было сделано диссертантом. Не всегда проводится

кластерный анализ метеоинформации, однако, Е.А.Пинаевская исследовала и этот вопрос.

Далее, рассматривая изменчивость хронологий по коэффициенту чувствительности, автор установил представляющий безусловную научную ценность факт о практически идентичных значениях коэффициента чувствительности для всех исследуемых хронологий. Оказалось, что ни региональная, ни генетическая компонента существенным образом не влияют на формирование значений данного показателя.

Так же ценен полученный в исследовании вывод о том, что анализ временной динамики «индекса стресса» свидетельствует о сходстве в устойчивости деревьев разных форм сосны на воздействие стрессовых факторов в условиях длительного избыточного увлажнения. У форм с разной формой апофиза установлены близкие средние значения по модулю в усть-мезенской (средний уровень) и пинежской (низкий уровень) ценопопуляциях.

Проведен анализ распределения лет максимумов и минимумов радиального прироста, совпадение этих лет для разных популяций. Установлено, что сходство в по максимальным и минимальным значениям роста указывает на близость реакций разных форм на состояние окружающей среды.

Вопросом, часто служащим поводом для дискуссий является формирование методических подходов для оценки влияния климатических факторов на радиальный прирост. Рецензент придерживается той точки зрения, что разнообразие данных подходов оправдано, так как каждый из них определенным образом приспособлен для решения разных конкретных задач. Диссертантом был проведен корреляционный анализ для выявления связей между радиальным приростом и метеопараметрами (среднегодовые значения, средние значения за весенние месяцы, среднее значение за вегетационный период) за последние 5 лет у разных форм сосны. Его результаты сведены в серию таблиц. Они формируют обширный массив

материала, возможности для анализа которого еще не полностью исчерпаны. В дальнейшем корреляционный анализ влияния климатических факторов на прирост мог бы быть расширен по числу показателей, включив в себя временные ряды метеопараметров для каждого календарного месяца, как в год формирования годичного кольца, так и в предшествовавший ему календарный год.

Интерпретируя полученные диссертантом результаты, есть смысл обратить внимание на наличие выраженных трендов как в рядах метеопараметров, так и в рядах по абсолютной величине радиального прироста. Обнаруживаемые между этими рядами достоверные корреляции в первую очередь отражают корреляцию между долговременными тенденциями в изменчивости показателей, но не эффекты влияния погодичных колебаний климата на колебания ширины годичного кольца.

Так наблюдается достоверная отрицательная корреляция между абсолютными значениями прироста и температурой воздуха текущего года за вегетационный период (табл. 6.3). Это может быть эффектом раскрытого диссертантом тренда на повышение среднегодовой температуры и хорошо известным исследователям тренда к снижению ширины годичного кольца с возрастом.

Впрочем, в тексте диссертации сам автор справедливо уделяет основное внимание индексированным хронологиям. Им выявлены значимые корреляции между приростом (в относительных индексах) и температурой воздуха начала вегетации и вегетационного периода у форм сосны по типу апофиза в усть-мезенской, пинежской и важской ценопопуляциях ($r = 0,6 - 0,9$; $p < 0,05$). У форм с разным типом апофиза, цветом микростробилов и у сосны смешанного полового типа установлены достоверные отрицательные корреляции между приростом и количеством осадков ($r = -0,7 - -0,9$; $p < 0,05$). И что особенно ново и значимо - открыты достоверные связи между приростом и облачностью у сосны со смешанным половым типом и форм по габитусу кроны ($r > 0,5$; $p < 0,05$).

Далее в диссертации анализируется влияние солнечной активности на прирост. Существует обоснованная теория о влиянии солнечной активности на прирост деревьев через механизмы изменения атмосферной циркуляции и, таким образом, через влияние на изменчивость метеопараметров. Со времен пионерных исследований Дугласа вопрос цикличности в колебаниях радиального прироста и связи между этой цикличностью и цикличностью солнечной активности привлекал внимание исследователей.

Е.А. Пинаевской доказано существование циклов в исследуемых хронологиях сосны, большинство из которых близки по протяженности к известным циклам солнечной активности. В то же время выполненный корреляционный анализ показал отсутствие связи между радиальным приростом (в относительных индексах прироста) разных форм сосны и солнечной активностью (в числах Вольфа) в условиях избыточного увлажнения почв на пробных площадях Архангельской области ($r = -0,01 - -0,20$). Такой результат на наш взгляд закономерен и обусловлен проявлением «эффекта Слущкого», что обусловлено особенностями использованной автором методики индексации хронологий по абсолютной ширине годичного кольца. Таким образом, кажущееся противоречие между результатами корреляционного анализа и анализа распределения лет максимумов минимумов прироста на самом деле отсутствует.

Подводя итог, обратим внимание, что диссертация оформлена должным образом, для нее характерно последовательное изложение материала, большое количество таблиц и графиков способствует лучшему восприятию представленных сведений. Выводы изложены четко и согласно поставленным задачам диссертационного исследования.

Высказанный ряд замечаний не умаляет общего положительного впечатления от диссертации. Полагаю, что Е. А. Пинаевской проделана большая, глубокая и кропотливая работа по сбору и анализу обширного фактического материала, получены выводы, отличающиеся научной новизной и практической значимостью.

Считаю, что диссертация Е.А. Пинаевской соответствует критериям, изложенным в действующем «Положении о порядке присуждения ученых степеней» ВАК РФ, а ее автор Екатерина Александровна Пинаевская безусловно заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 – «Экология (в биологии)»

Отзыв подготовил: Румянцев Денис Евгеньевич, доктор биологических наук по специальности 03.02.08 - «Экология», доцент, ФГБОУ ВО «Мытищинский филиал МГТУ им. Н.Э. Баумана (НИУ)», профессор кафедры лесоводства, экологии и защиты леса (ЛТ-2); почтовый адрес - 141005, Россия, Московская область, г. Мытищи, ул. I-ая Институтская, д.1; телефон - 8 (906) 766-38-88, dendro15@list.ru

18 января 2019

Д.Е. Румянцев

Собственноручную
подпись Д.Е. Румянцева
удостоверяю

