

ОТЗЫВ официального оппонента
о диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук Дудовой Ксении Вячеславовны
на тему: «Влияние функциональных признаков альпийских растений на
состав и структуру фитоценозов»,
по специальностям 03.02.01 – Ботаника; 03.02.08 – Экология
(биологические науки)

Выявление механизмов формирования растительных сообществ – одна из важнейших проблем современной экологии растений. Наиболее активно для этих целей используется изучение функциональных признаков растений. В современном виде функциональный подход к изучению растительных сообществ в общем виде оформился к концу XX века. Ключевые функциональные признаки (рост растения, его размножение и поглощение ресурсов) достаточно легко измеряются, что позволяет изучать характер их распределения даже в крайне богатом видами сообществе. По этим критериям можно анализировать как отдельные виды, так и фитоценозы в целом, что позволяет делать выводы о принципах отбора видов сосудистых растений в локальные местообитания из общего регионального пула и механизмах их сосуществования между собой в фитоценозах. Характер распределения функциональных признаков внутри сообществ связан с его динамикой, устойчивостью, продуктивностью, балансом элементов минерального питания и другими аспектами. С целью получения стандартизированных данных разработаны протоколы измерений. На примере альпийских растений уже показано, что на основе изучения функциональных признаков можно прогнозировать изменение растительности в результате различных внешних воздействий на фитоценоза. Фрагментарный характер подобных исследований в России определяют актуальность работы К.В. Дудовой.

Научная новизна работы заключается в комплексном анализе функциональных признаков сосудистых растений широкого спектра местообитаний, функционального разнообразия высокогорных сообществ, а также в установлении типов жизненных стратегий на основе функциональных признаков листа.

Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и двух приложений.

Первая глава посвящена обзору современного состояния проблемы влияния функциональных признаков растений на состав и структуру фитоценозов. Здесь обсуждены современные представления о процессах формирования фитоценозов (роль исторических процессов в развитии сообщества, принцип конкурентного исключения, совокупное действие факторов, гипотеза функциональной эквивалентности); раскрыта концепция регионального пула видов; обсуждаются понятия функционального признака и функционального разнообразия; рассмотрены возможные проблемы, решаемые на базе анализа функциональных признаков. В ретроспективе понятия «функциональное разнообразие» диссертант приходит к связи этого термина с величинами функциональных признаков организмов и их распределением в сообществе. Именно в этом смысле термин «функциональное разнообразие» автор в дальнейшем и использует. В заключительном разделе главы в рамках функционального подхода рассмотрены эколого-ценотические стратегии растений.

Во второй главе дана детальная характеристика района исследований. Здесь кратко описаны географическое положение, рельеф, геология, гидрография, климат, почвы. Более детально охарактеризована растительность высокогорий Тебердинского заповедника. Раздел написан грамотно и не вызывает нареканий. Подробное описание растительных сообществ в рамках исследования логически связано с третьей главой.

В главе три «Материалы и методы» отражены методология и методы работы, включая методы сбора материала и статистического анализа. Как уже сказано выше, исследование опирается на функциональный подход. Для изучения выбрано два ключевых признака: высота особи и удельная листовая поверхность. Работа опирается на базу данных функциональных признаков и данные по надземной биомассе видов в альпийских сообществах. В полевых условиях проводили измерения высоты особей и сбор листьев для оценки удельной листовой поверхности. В лабораторных условиях получали данные по признакам листа (площадь, сухая и влажная масса), на основе которых рассчитывали удельную листовую поверхность и оценивали типы экологических стратегий. В рамках работы использованы современные методы статистической обработки исходных данных, описанные в разделе 3.3.

В целом эта глава написана хорошо. Но есть несколько вопросов: 1. не ясно как производился расчёт удельной листовой поверхности для видов с редуцированными листовыми пластинками (от листьев остаются лишь влагалища, принимающие или не принимающие участие в фотосинтезе), имеющими в качестве основных ассимилирующих структур стебли (*Eleocharis quinqueflora*, *Eriophorum vaginatum*)?; 2. как измерялась площадь цилиндрических, полувальковатых, треугольных в сечении и т.п. листьев?; 3. учитывалась ли ассимилирующая поверхность стеблей травянистых растений и если да, то в какой степени и почему? Из текста главы не ясно, как диссертант понимает «деревья», «кустарники», «кустарнички», «травы». Ссылка на Т.А. Работнова (1992) ясности не добавляет, т.к. в этом источнике нет определения жизненных форм. Цитирование работы И.Г. Серебрякова (1962) приведено таким образом, что не ясно, принята ли его точка зрения на объем классов жизненных форм. Складывается ощущение, что не принята, т.к. для И.Г. Серебрякова (1962, с. 312-314) ключевыми признаками кустарничков было наличие недолговечных надземных систем осей (до 4-5 лет) с низкой интенсивностью роста, а также формирование ползучих корневищ, а для

Ксении Вячеславовны – формальная высота перпендикуляра от субстрата до верхнего фотосинтезирующего листа.

В качестве возражения дискуссионного характера хочу отметить принятую методику определения высоты растения. Автором, видимо по совету научного руководителя, принята зарубежная методика определения высоты «как кратчайшее расстояние между субстратом и верней точкой верхнего хорошо развитого фотосинтезирующего листа растения». Обоснованность такого метода, на мой взгляд, сомнительна. Как определить, что лист хорошо развит, какой критерий является мерилем этого развития? Как быть с высотой растений вообще не имеющих развитых листьев или имеющих только развитые влагалища, как у *Eleocharis quinqueflora*? Расстояние от субстрата измеряли до верхней точки листа (на рис. 5 показано, что до верхушки). Что такое верхняя точка листа? Хорошо известно, что даже в течение суток у ряда растений пластинка листа может менять положение в трех плоскостях (эти изменения особенно существенны при наличии длинного черешка). Как измерить по этой методике высоту *Eriophorum vaginatum*? У этого вида (и из изученных не только у него) срединные листья есть только на укороченной части побега, генеративный побег несёт только плёчатое влагалище с редуцированной пластинкой, но при этом стебель выполняет ассимилирующую функцию. Мне осталось непонятно, как определяли высоту злаков, в диссертации сказано: «случаях длинных листьев дерновинных злаков (например, *Festuca varia*) измерения проводили как перпендикуляр от субстрата к самой верхней точке лежащего листа». Вертикально стоящие листья при этом не учитывали? А высоту генеративных ассимилирующих побегов тоже?

В четвёртой главе обсуждены особенности распределения значений функциональных признаков высокогорных видов. На основе проведённых измерений функциональных признаков возможно прогнозирование изменений растительного покрова высокогорий Северо-Западного Кавказа.

Глава разделена на две подглавы, каждая из которых посвящена одному из функциональных признаков – высоте растения и удельной листовой поверхности.

По данным диссертанта высоты вегетативных органов (в смысле принятой методики её измерения) для видов растений высокогорий Тебердинского заповедника варьируют от 5 мм до 3,1 м, в среднем – $25 \pm 0,7$ см. Средняя высота видов альпийского пояса – $12 \pm 0,7$ см, а субальпийского – $41 \pm 4,3$ см. Впрочем, различие высоты растений альпийского и субальпийского поясов очевидно *a priori*. Показано, что наибольший вклад в суммарную дисперсию высоты высокогорных растений вносит межвидовая внутриценотическая изменчивость. Сравнение средних и средневзвешенных оценок высоты альпийских сообществ 4-х типов позволяет выявить очень важные различия роли этого признака в организации сообществ. Низкопродуктивные сообщества лишайниковых пустошей преимущественно образованы сосудистыми растениями, имеющими высоту, близкую к средней. В луговых сообществах средневзвешенная оценка почти втрое превышает среднюю. Это свидетельствует о преобладании более высоких растений в составе альпийских лугов, где изучаемый признак может быть индикатором доминирования. Показана положительная связь высоты с размерами листьев растений и подтверждено отсутствие значимых корреляций высоты растения с удельной листовой поверхностью и массой семян.

Средние значения удельной листовой поверхности по видам варьирует в широких пределах. Медиана составляет $204,4 \text{ см}^2/\text{г}$. Несмотря на то что для некоторых видов показаны значимые различия в показателях это признака между различными фитоценозами, так же как и в случае высоты растений, наибольший вклад в суммарную дисперсию вносит межвидовая внутриценотическая изменчивость. По результатам проведенного дисперсионного анализа выделены две функциональные группы. Первая – бобовые растения. Их удельная листовая поверхность значимо отличается от

таковой для всех других групп, кроме разнотравья. Диссертант объясняет это наличием симбиотических связей с азотфиксаторами. Вторая группа – разнотравье. Различия найдены с деревьями, кустарниками и кустарничками, злаками и осоками. Высокая средняя оценка, по обоснованному мнению диссертанта, может быть результатом «сборности» этой функциональной группы, в которую попадают как растения альпийского, так и субальпийского поясов с большими величинами признака. В ходе исследования автору не удалось выявить взаимосвязь удельной листовой поверхности с участием видов альпийских растений по биомассе, так же не удалось обнаружить значимых корреляций с другими функциональными признаками.

В качестве замечаний по главе. Непонятно, почему *Salix caprea* отнесён к деревьям, а *Sorbus aucuparia* к кустарникам? Эти виды ведь принадлежат к одной жизненной форме. Я не согласен с тем, что *Chamaenerion colchicum* кустарничек, это типичный полукустарничек, такой же как высокогорные виды *Thymus* и некоторые другие губоцветные (они, судя по всему, в диссертации отнесены к разнотравью). Также неверно утверждение, что этот вид приурочен к альпийскому поясу, он встречается и существенно ниже (такое же замечание можно дать относительно *Rhododendron luteum* и *Myricaria germanica*). Кстати, у *Myricaria germanica* происходит отмирание части надземных осей, что не позволяет считать её кустарником (по крайней мере по И.Г. Серебрякову это будет полукустарник). *Euphorbia glaberrima* ни по каким критериям не может быть отнесён к кустарникам, это полукустарничек или травянистый многолетник!

Пятая глава «Функциональное разнообразие альпийских фитоценозов» продолжает предыдущую. Она также разделена на две подглавы, каждая из которых посвящена одному из функциональных признаков – высоте растения и удельной листовой поверхности.

К.В. Дудовой показаны статистически значимые отличия для всех показателей функционального разнообразия реальных сообществ от

модельных. Распределение удельной листовой поверхности внутри альпийских фитоценозов носит характер, отличный от случайного, а удельная листовая поверхность и высота особей являются признаками, по которым происходит отбор видов при формировании альпийских фитоценозов. Как для удельной листовой поверхности, так и для высоты особей показано, что индексы функциональной выравненности значимо выше, чем таковые для модельных, а дивергенции, напротив, ниже. В связи с этим автор предполагает конвергентный характер отбора состояний признаков в альпийские сообщества под влиянием отбора условиями среды.

Проведенный анализ функциональной структуры альпийских фитоценозов позволяет оценить степень и характер заполненности пространства экологических ниш, что может дать возможность в дальнейшем оценить устойчивость данных экосистем к нарушениям и внедрению новых видов. Данные о распределении значений изученных признаков высокогорных растений носят фундаментальный характер, являются вкладом в развитие функциональной фитоценологии в России и могут служить базой для дальнейших исследований в этой области. Показатели индексов функционального разнообразия фитоценозов могут быть использованы для разработки рекомендаций по сохранению видового разнообразия на уровне сообществ.

Шестая глава «Спектр эколого-ценотических стратегий высокогорных растений» (в автореферате опечатка и эта глава повторно обозначена как пятая). Полученный диссертантом спектр стратегий подтверждает распространенную точку зрения, что для растений высокогорий наиболее характерна стресс-толерантная эколого-ценотическая стратегия, также установлено, что выраженность типов стратегий широко варьирует среди видов альпийских растений. Большинство изученных видов по результатам анализа отнесено именно к стресс-толерантной стратегии, при этом в наибольшей степени она выражена у растений пёстроовсяницевых лугов.

Следующей по выраженности рудеральная стратегия лугов, вклад этой стратегии максимален в условиях альпийских ковров при коротком вегетационном периоде. Роль конкурентной стратегии возрастает в условиях более продуктивных гераниево-копеечниковых лугов и в субальпийском поясе.

На основе выполненного определения типов стратегий для высокогорных видов возможен отбор видов рудеральной стратегии для рекультивации антропогенно нарушенных участков склонов, в том числе восстановления растительности на территории строительства и расширения горнолыжных курортов Кавказа.

Список литературы содержит 339 наименований, из них 232 источника на иностранных языках. Он достаточно полно охватывает проблематику темы исследования и показывает хорошее знание автором степень изученности решаемой проблемы. К сожалению, местами списком пользоваться неудобно. По неведомой мне причине, для каждого автора, вопреки принятому хронологическому порядку, публикации размещены по алфавиту.

Сформулированные выводы хорошо обоснованы и отражают основные результаты исследования, которые, в свою очередь, представляют теоретический интерес и имеют практическую значимость.

По теме диссертации опубликовано 11 работ, в том числе пять статей в рецензируемых журналах, входящих в списки *Scopus* и *RSCI WoS*.

При общей положительной оценке диссертации, к тесту имеются замечания, связанные с многочисленными досадными огрехами изложения. Вероятно, из-за многократного редактирования текста Ксения Вячеславовна запуталась в некоторых данных. В разделе 4.1.2. на стр. 89 указано, что разнотравья 292 вида, а в таб. 4 (на которую дана ссылка в тексте) значится 297 видов. В разделе 4.2.1. (стр. 98) для *Saxifraga flagellaris* указана удельная листовая поверхность $33 \pm 1,3 \text{ см}^2/\text{г}$, а на стр. 107 – $40 \pm 5 \text{ см}^2/\text{г}$ и на стр. 186 –

40,6 см²/г. В разделе 4.2.2. на стр. 100 для *Picea orientalis* удельная листовая поверхность 7,4 см²/г, а на стр. 184 – 35,6 см²/г. На стр. 102 написано, что изучено 32 вида злаков, а в таб. 7 (на которую дана ссылка в тексте) – 37 видов; на стр. 103 написано, что изучено 17 видов бобовых, а в таб. 7 – 20 видов; 295 видов разнотравья, а в таб. 7 – 275 видов. В главе 6 все ссылки на таблицы 14, 15, 16 на самом деле относятся к таблицам 13, 14 и 15 соответственно (таблиц в диссертации всего 15). В разделе 6.2. на стр. 131 *Minuartia aizoides* указан как стресс-толерант со 100%-ной выраженностью стратегии, а в таб. 13 (стр. 133) этот вид указан как конкурент (С – 81%, R – 19%, а S – 0%!); там же отмечено, что конкурентность 0% имеют виды рода *Minuartia*, однако из таб. 13 следует, что из четырёх видов такое значение имеет только *M. recurva*; рудеральная стратегия *Festuca varia* 0%, а в таб. 13 – 7%; рудеральная стратегия *Helictotrichon versicolor* 0%, а в таб. 13 – 43% (да ещё имеет CR стратегию!); рудеральная стратегия *Matricaria caucasica* 79,3%, а в таб. 13 – 46%; в таб. 13 (стр. 132) приведен *Astragalus* без указания конкретного вида, его стратегия обозначена как CSR – это принимать как опечатку или вид не был определен?

Указанные в отзыве замечания хотя и портят впечатление от работы, но не умаляют значимости диссертационного исследования. Диссертация отвечает требованиям, установленным Московским государственным университетом имени М.В.Ломоносова к работам подобного рода. Содержание диссертации соответствует паспорту специальностей 03.02.01 – Ботаника; 03.02.08 Экология (по биологическим наукам), а также критериям, определенным пп. 2.1-2.5 Положения о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова, а также оформлена, согласно приложениям № 5, 6 Положения о диссертационном совете Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

определенным пп. 2.1-2.5 Положения о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова, а также оформлена, согласно приложениям № 5, 6 Положения о диссертационном совете Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Таким образом, соискатель Дудова Ксения Вячеславовна заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальностям 03.02.01 – Ботаника; 03.02.08 – Экология (биологические науки).

Официальный оппонент:

доктор биологических наук,

профессор кафедры высших растений

биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова

Зернов Александр Сергеевич



19.11.2019

Контактные данные:

тел.: +7(495) 939-27-21, e-mail: zernov72@yandex.ru

Специальность, по которой официальным оппонентом защищена диссертация:

03.00.05 – ботаника

Адрес места работы:

119234, Россия, Москва, Ленинские горы, д.1, стр.12.

ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова», биологический факультет.

Тел.: +7 (495) 939-27-76; e-mail: info@mail.bio.msu.ru

