

Отзыв официального оппонента

На диссертацию, представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук, Александры Александровны Аксеновой на тему «Взаимоотношения между сосудистыми растениями альпийских лишайниковых пустошей Северо-Западного Кавказа», по специальности 1.5.15 – Экология

Диссертационные работы, подобные выполненной Александрой Александровной Аксеновой, имеют фундаментальное значение для понимания процессов функционирования фитоценозов. Без этого понимания невозможно регулирование восстановления и сохранения растительных сообществ, особенно таких своеобразных, как альпийские пустоши. Работа А.А. Аксеновой является не только описательной, включающей непосредственные наблюдения за видами в природе, что может быть легче осуществлено, но представляет собой уникальный пример долговременных экспериментов по взаимодействию видов. Именно такие работы становятся базой, на которую ссылаются потом в учебниках и практических рекомендациях.

Целью работы Александры Александровны Аксеновой стало изучение взаимоотношений видов, и ею это сделано с помощью нескольких серий экспериментов, разных по методологии, что позволило обсуждать различные аспекты их взаимодействия. Очевидно, что изученные параметры биомассы зависят от годовых климатических колебаний. Кроме того, изменения численности могут быть временными и нивелироваться через несколько лет. Однако долговременные ряды наблюдений (автором учтены материалы за 24 года!) в значительной степени позволяют выявить реальные изменения, происходящие в сообществе. Статистические методы анализа и полученные результаты не вызывают вопросов. Впервые получены материалы по взаимодействию модельных (разных по биологии) видов в экосистемах лишайниковых пустошей.

Высокую квалификацию исследователя подтверждает выбор объектов

для постановки опытов, что делает работу фундаментальной не только для экологии этого фитоценоза, но и для анализа общих тенденций изменения растительных сообществ:

1) для подсева семян выбраны виды, имеющие принципиально разные по морфологии и жизненной стратегии диаспоры: *Anemone speciosa* – орешки из апокарпного гинецея (каждый орешек из одного стилодия); *Campanula tridentata* – семена из синкарпного гинецея с нижней завязью (т.е. имеющие небольшую семенную кожуру), *Carum caucasicum* – части мерикарпия, из нижней завязи (вместе с оболочкой плода), согласно литературе по зонтичным в целом, с толстой оболочкой, имеющие тенденцию образовывать семенной банк.

2) изучено влияние на структуру сообществ азотфиксирующего вида *Oxytropis kubanensis*, что может отражать общие тенденции в структурах сообществ при повышении уровня доступного азота в Европе, что наблюдается в настоящее время;

3) изучена структура надземной фитомассы в сообществах с брусникой, имеющей эрикоидную микоризу (а значит особенно уязвимой при антропогенных нарушениях), что актуально для анализа состояния сообществ с ее участием в пределах всего широкого ареала этого ресурсного вида и прогноза динамики численности микоризообразователей в целом.

В работе центральное место занимают собственные оригинальные материалы и их обсуждение.

Работа состоит из введения, 7 глав, списка литературы и трех приложений – объем диссертации 162 страницы, список литературы из 251 источника, среди них 180 на иностранных языках.

Среди положений, выносимых на защиту не совсем понятно следующее:

«В присутствии азотфиксирующего вида *Oxytropis kubanensis* выше надземная биомасса *Vaccinium vitis-idaea*». В то же время «в присутствии *Vaccinium vitis-idaea* снижена надземная биомасса бобовых». Значит, должна снижаться и масса бобового *Oxytropis kubanensis*. Таким образом, как по

мнению автора эти два вида в итоге взаимно влияют друг на друга ?
Брусника вытесняет остролодочник?

Первая глава диссертации посвящена обзору положительных и отрицательных взаимоотношений в формировании сообществ в экстремальных условиях. Автором перечисляются результаты экспериментов, проведенных на различных луговых территориях, преимущественно в экстремальных условиях и при конкуренции за ресурсы, обсуждаются опыты по подсеву семян, роль бобовых в структуре сообществ. Прочитано большое количество изученной литературы, в том числе и зарубежной, приведены данные на широком географическом материале, имеющие отношение к формированию сообществ.

К некоторым недостаткам этого обзора можно отнести:

1) основные результаты пересказаны в виде констатации факта, без обсуждения обуславливающих причин. В некоторых экспериментальных работах подтверждаются в общем очевидные и без опытов факты, например, стр. 19: «было показано, что однолетники и двулетники быстрее, чем многолетние растения, увеличивают свою численность»; стр. 21: проанализировав 62 экспериментальные работы авторы показали, что «после подсева [семян] видовое разнообразие увеличивается в 70 % случаев» и т.п.

2) отдельного раздела (или хотя бы подраздела) заслуживают данные по биологии видов, которые участвуют в дальнейших опытах. В разделе 1.3 перечислена семенная продуктивность трех видов лишайниковой пустоши, которые затем включены в анализ семенного возобновления, но их жизненные стратегии не обсуждаются. Указано, что доминирующими бобовыми являются *Oxytropis kubanensis* и *Trifolium polyphyllum*. Для последнего приведено, что это травянистый поликарпик, розеточный, вегетативно умеренно подвижный, корневищно-стержнекорневой гемикриптофит. Для *Oxytropis kubanensis*, который в дальнейшем участвует в нескольких экспериментах, во введении не приведено ничего, кроме сведений о том, что он содержит клубеньки и образует плотные куртины. Сведений о биологии видов не хватает.

3) зато эколого-ценотические особенности *Vaccinium vitis-idaea* - брусники обсуждаются в отдельном подразделе. При цитировании литературы указано, что это настоящий вегетативно-подвижный кустарничек (стр. 30), вегетативное размножение которого происходит только в результате старческой партикуляции (стр. 31), а в природных условиях молодая брусника, появляющаяся из семян, встречается крайне редко (стр. 32). Как же тогда объясняется широкое распространение и многочисленность этого вида? При обзоре литературы желательно высказывать собственное мнение автора.

Вторая глава – физико-географические условия района, достаточно традиционна и содержит общее описание территории. Вопросов она не вызывает.

Третья глава – альпийские пустоши как особый тип высокогорной растительности, в отношении физической географии могла бы быть объединена с предыдущей. Местами можно было бы подчеркнуть не количественные данные о территории пустошей, а различие от других территорий (указанные в предыдущей главе).

Далее в ней рассматриваются особенности фитоценозов.

В целом эта глава не вызывает принципиальных замечаний, хотя в ней имеются неточности формулировок.

Вызывает вопрос состав флоры, приведенный в разделе 3.3. В таблице 3.3 и 3,4 приведен список сосудистых растений, обсуждаемых в этой и последующих главах. В тексте неоднократно упомянута *Carex caryophyllea* (стр. 41, 47, 54 и др.), но она отсутствует в таблице. Интересно, что на стр. 54 автор указывает *Carex caryophyllea* как дерновинную осоку, не различимую по вегетативным признакам от *C. umbrosa*. Во флоре средней полосы Европейской части России (Маевский, 2014) считается, что этот вид (*Carex caryophyllea*), в отличие от *C. umbrosa*, имеет ползучие корневища (что видно и на образцах из Средней России). Впрочем, автор удачно снял противоречия в определении осок, учитывая их как общую группу *Carex* spp.

При обсуждении ареалов видов из таблицы 3.3. указано, что среди них преобладают кавказские и кавказско-переднеазиатские виды, а также встречаются голарктические бореальные и аркто-альпийские. Между тем ареал *Carex caryophyllea* и *Polygonum bistorta* – видов, широко распространенных и в лесостепной зоне европейской России, а также *Carex umbrosa*, по-видимому, иной.

На стр. 46 указано, что общая фитомасса альпийских пустошей находится в пределах от 1850 г/м² до 1480 г/м². Однако в таблице 3.4 (стр. 48) на которую ссылаются в этом разделе приведены данные только по двум участкам, при этом они достаточно разнятся. Возможно на иных участках пустошей, с другим составом или соотношением видов, может получиться и другой результат по биомассе (хотя, по-видимому, близкий к полученным данным и отражающий выявленные тенденции). Наверное, лучше было бы сформулировать фразу о пределах иначе. Там же: «Биомасса надземных органов сосудистых растений составляет 90-130 г/м²». Между тем в таблице 3.4 это фитомасса только травянистых растений, а еще имеется брусника (впрочем, прибавка ее массы невелика).

На стр. 49 указано, что на альпийских пустошах хамефиты (т.е. в большинстве своем кустарнички и полукустарнички) включают от 7 до 22% видов, на долю которых приходится от 7-16% надземной биомассы, что объясняется конкурентным преимуществом вечнозеленых хамефитов. В то же время в таблице 3.3 – с общим составом флоры, на первый взгляд к вечнозеленым хамефитам относится только лишь *Vaccinium vitis-idaea*. Кого еще автор относит к этой группе?

Глава 4 посвящена экспериментальному удалению отдельных компонентов альпийских пустошей. В первом и вторых разделах методика и результаты изложены подробно и понятны даже не специалистам. Автор, описывая полученные результаты долговременных (13 лет и 15 лет) опытов предлагает объяснения наблюдаемых положительных реакций на удаление видов, подтверждает свои предположения данными из других работ. Эти разделы достаточно легко читаются.

Некоторые вопросы вызывает только размер заложенных площадок во втором эксперименте – 25 см x 25 см. Маловероятно, чтобы на таких небольших площадках дерновинные и образующие подобие подушек (как указано в предыдущей главе) виды были представлены в достаточном количестве и можно было бы обсуждать взаимодействие всех видов. Однако это противоречие автором частично снято при рассмотрении результатов, когда Александра Александровна анализирует данные по ветоши, лишайникам и сосудистым растениям в целом. Выявлены также два показательных вида – противоположной стратегии размножения *Campanula tridentata*, который разрастается вслед за изъятием любых видов из сообщества, и *Carum caucasicum*, биомасса которого при всех вариантах удаления не отличается от контроля. Именно эти виды использованы автором для дальнейших опытов по подсеву семян.

Глава 5 – посвящена данным по экспериментальному подсеву на нарушенные и ненарушенные участки альпийских пустошей. В этой главе автором, как уже упоминалось выше, очень удачно выбраны объекты для подсева – с одной стороны принципиально разные по биологии и морфологии плодов и семян виды, с другой стороны – именно те, для которых выявлены особенности реакций в предыдущих опытах.

К этой главе в отношении описания методики имеется два замечания:

1) при очень небольшом размере площадок 10 см x 10 см, как осуществлялось наблюдение за взаимодействием внутри сообщества, сложенного дерновинными и образующими подушки с многочисленными надземными побегами? Почему автор считает, что это достаточный размер?

2) при описании опыта по подсеву семян в сообщество для неспециалиста не совсем понятно, какие вопросы должна была решить постановка опыта, в котором удалялись ВСЕ надземные побеги сосудистых растений. Этот опыт выявлял вклад лишайников? есть ли естественные аналоги такому удалению? В результате получился аналог «грядки», с сохранением подземной биомассы? Предполагалось что корни оказывают

влияние? Автором недостаточно раскрыта целесообразность выбранного метода.

Результаты опыта интересны, показательны – выбранные виды очень различаются по числу побегов в контроле и между собой. Долговременное наблюдение позволило продемонстрировать зависимость приживаемости всходов *Anemone speciosa* от наличия *Primula algida* и продемонстрировать стратегию этого вида, который для успешного возобновления не нуждается в открытых местообитаниях. Возможно, что имелась зависимость и от других видов, но они не попали на небольшие площадки. Другая стратегия размножения выявлена у *Campanula tridentata*, который, по-видимому, как раз лучше прорастает при нарушениях сообщества в целом и чувствителен к погодным условиям. Третий вид – *Carum caucasicum* при подсеве семян увеличивал численность, но, как и в опытах в предыдущей главе, меньше реагировал на нарушения сообщества, и по-видимому, был чувствителен к освещенности. Автору удалось связать эти материалы с биологией видов, и обсуждение материалов демонстрирует реальные связи и стратегии видов в сообществе, выявляя принципиальные моменты его формирования.

Глава 6 – посвящена влиянию бобовых на структуру надземной фитомассы альпийской пустоши. Описание методики не вызывает вопросов. Здесь автор демонстрирует владение еще одним методом исследования наличия почвенного азота с помощью химических анализов.

Один из полученных результатов очевиден заранее – надземная фитомасса сообществ с остролодочником *Oxytropis kubanensis* больше, чем на всех других, так как этот вид сам по себе имеет более высокие и крупные побеги (не хватает раздела о биологии видов!). Этот факт демонстрируется на разных гистограммах (стр. 96, 98, 101) но вывод получен (упомянут) только на стр. 102. Остальные связи с наличием бобовых в сообществе, подтвержденные автором, более интересны и могут быть учтены при анализе распространения растений и на других территориях. В первую очередь мне кажется важным, что автором показано, что эпигейные лишайники и виды, приуроченные к олиготрофным участкам на других территориях, т.е.

брусники более влажная и кислая, что, как четко сформулировал автор, может быть с одной стороны результатом эдафических предпочтений этого вида, а с другой стороны, может быть формироваться при затенении под побегами брусники и при разложении ее опада. Автором показано, что почва под брусничкой содержит также относительно меньшее количество подвижных соединений азота и фосфора. Различия в экологических условиях, очевидно, определяет и различия в составе сообществ, что выразилось и в различии биомассы. В целом эти материалы могут быть применяться и на других территориях.

Александра Александровна Аксенова проделала огромную и разностороннюю работу. Прделанные ею эксперименты не все дали однозначно интерпретируемые результаты, но достоверность данных не вызывает сомнений. Автором получено большое количество фактического материала, а выявление причинно-следственных связей может быть продолжено. Выявленные автором тенденции, подтверждены результатами количественно, что представляет особую ценность.

Исследование А.А. Аксеновой выполнено на высоком методическом уровне, выводы соответствуют положениям автора в тексте диссертации.

Диссертация апробирована большим числом публикаций (9 работ, из них 7 статей в рецензируемых журналах из списков Web of Science, Scopus и RSCI), основные результаты обсуждены на 10 конференциях. Автореферат соответствует тексту диссертации и соответствует положениям, выносимым на защиту. Материалы диссертации могут быть использованы не только при попытках сохранить и восстановить сообщества альпийских пустошей, но и при интерпретации взаимоотношений в сообществах на других территориях.

Указанные замечания и вопросы в основном редакторские и не умаляют значимости диссертационного исследования. 1.5.15 – «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 требованиям Положения о совете по защите диссертаций на соискание

ученой степени кандидата наук Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Таким образом, соискатель, Александра Александровна Аксенова, заслуживает присуждения искомой ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.15 – Экология.

Официальный оппонент


Доктор биологических наук

Ведущий научный сотрудник ГБС РАН

Федеральное государственное учреждение науки

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Решетникова Наталья Михайловна


9.10.2023

контактные данные

тел.: , e-mail: 

Специальность, по которой официальным оппонентом защищена диссертация: 03.02.01 – Ботаника

Адрес места работы:

адрес: 127276 Россия, г. Москва, ул. Ботаническая д. 4

Федеральное государственное учреждение науки

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Лаборатория Гербарий

Тел.: 8 499-977-91-45; e-mail: info@gbsad.ru

Подпись сотрудника Решетниковой Н.М. удостоверяю:

 Подпись 
Ученый секретарь
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА им. Н.В. ЦИЦИНА
Российской академии наук 