

## **ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА**

на диссертацию Белокопытовой Л. В.

«Трахеидограммы как инструмент анализа влияния внутренних и внешних факторов на формирование анатомической структуры годичных колец хвойных деревьев», представленную в диссертационный совет Д999.119.02 на базе ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук» на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 «Экология (биология) (биологические науки)».

**Актуальность темы.** В последние годы учеными разработан достаточно мощный спектр методов изучения радиального прироста деревьев. В работе соискателя представлены результаты исследований по изучению различных параметров годичных колец хвойных пород деревьев, произрастающих в одном из уникальных районов нашей страны – Западных Саянах. В диссертационной работе Л.В. Белокопытовой были использованы новые подходы изучения трахеидограмм для косвенного исследования закономерностей формирования годичных колец и базовых характеристик анатомической структуры древесины.

**Целью исследований** по длительным времененным рядам анатомических параметров годичных колец оценить вклад внутренних и внешних факторов в формировании годичных колец хвойных.

Для достижения цели автор решает следующие задачи: Измерить трахеидограммы годичных колец у деревьев сосны обыкновенной, ели сибирской и кедра сибирского за длительные промежутки времени (50 лет); Количество оценить взаимосвязи между численностью клеток в годичном кольце, их радиальным размером и толщиной стенки у трех видов хвойных; Оценить устойчивость взаимосвязей вдоль высотных трансектов и выявить видоспецифические особенности базовых анатомических параметров; Рассмотреть зависимость отклика анатомических параметров годичных колец на ведущие климатические факторы (температуру и осадки) от высоты места произрастания; Выявить и оценить изменения в анатомической структуре годичных колец хвойных в ответ на длительное потепление климата; Определить перспективы дендроклиматического анализа трахеидограмм годичных колец хвойных.

Исходя из цели и задач, автор выделяет три защищаемые положения, которые в работе полностью раскрыты.

**Научная новизна.** Очень интересны моменты интерпретации механизмов образования ранней и поздней древесины в условиях изменения влияния климатических факторов и воздействия процессов, происходящих внутри самих деревьев. Следует отметить, что работа несет большую научно-практическую ценность и может стать основой для более глубокого изучения ксилогенеза древесных пород Сибири.

Работа прошла широкую апробацию на конференциях и других научных мероприятиях российского и международного уровня и опубликована в 21 работе (в тесте диссертации указана 20, а в автореферате 21, видимо в момент завершения текста диссертации статья находилась в печати), в том числе в 7 статей в рецензируемых журналах, индексируемых в базах Web of Science, Scopus и рекомендуемых ВАК России для опубликования научных результатов.

Представленная диссертация состоит из введения, пяти глав, основных выводов, списка литературы. Содержит 157 страницы, содержит 13 таблиц и 32 рисунка. Список литературы насчитывает 309 наименования, из которых 259 на иностранном языке.

**Первая глава** диссертации называется «Анатомия годичных колец как отражение сезонной динамики роста древесных растений». В данной главе приведен литературный обзор предыдущих дендрохронологических и дендроэкологических исследований. Большой упор был сделан анализу работ по изучению клеточной структуры древесины хвойных, функции и этапам дифференцировки трахеид. Представлена информация о методах проведения анализа сезонной динамики и механизмов формирования годичных колец в течение летнего сезона. Показаны подходы по построению и анализу длительных рядов анатомических параметров по трахеидограммам.

Во второй главе приведено описание района исследований – Хакасско-Минусинской котловины. Показан рельефа, климата и почвенно-растительного покрова исследуемого региона и выбранных участков сбора материала. Участки сбора дендрохронологического материала для сравнительного анализа радиального прироста хвойных, произрастающих на территории Западных Саян, расположены на разных высотах над уровнем моря. Очень удачным и интересным является выбор района вблизи Саяно-Шушенской ГЭС, где строительства плотины привело к резкому изменению зимних температур и в целом микроклимата этой территории.

В последующих разделах второй главы кратко представлена экологическая характеристика исследуемых видов хвойных деревьев. Приведена методология дендрохронологического исследования и получения количественного описания характерных особенностей анатомической структуры ранней, поздней древесины и кольца в целом, методы математической статистики.

По второй главе считаю, что не хватает геоботанического описания участков, которые смогли бы дать более лучшее и точное представление об условиях роста и развития деревьев именно по местопроизрастанию. Вместо этого указаны только координаты, экологический градиент от влажного к сухим и общая литературная характеристика экологии исследуемых видов деревьев. Надеюсь, в будущих работах диссертант учитет данные замечания.

Третья глава называется «Внутренние и внешние факторы в формировании анатомической структуры годичных колец сосны вдоль высотного трансекта». В этой главе представлены результаты анализа обобщенных параметров анатомической структуры ксилемы сосны обыкновенной вдоль экологического и высотного градиента, охватывающего широкий диапазон условий произрастания от степной зоны до верхней границы леса.

Исследована пространственная изменчивость диапазонов вариации этих параметров, их взаимосвязей между собой и отклика на ведущие климатические факторы. Выявленные закономерности интерпретированы в соответствии со сменой лимитирующего фактора как вдоль градиента, так и в течение сезона, а также с популяционной структурой выбранных древостоев. Дополнительно на одном из участков рассмотрены более детальные хронологии анатомических параметров, полученные методом трахеидограмм, наблюдаемые временные сдвиги их климатического отклика увязаны с сезонной кинетикой формирования годичного кольца.

На странице 51 представлен рисунок 3.2, где имеются указатели «а, б, с, д», но нигде в тексте не объясняется, что они означают. На странице 5 и 6 где представлен список аббревиатур также этих обозначений нет.

Во втором абзаце страницы 59 диссертант утверждает, что проведена оценка коэффициентов вариации рассмотренных анатомических параметров и если усреднить значения для каждого параметра, то полученные оценки будут характеризовать вклад колебаний внешних факторов. Чем это доказано, что именно эти факторы, а не другие оказали влияние на значение коэффициентов вариации? В завершении этого абзаца приведено влияние внешних факторов на изменчивость радиальных размеров клеток и это

выражено в процентах. Каким образом были сделаны расчеты и как это указывает размер влияния внешних факторов и тем более вклад внутренних процессов? В тексте об этих процессах докторант не указала и не объяснила.

В четвертом абзаце страницы 62 написано «Различия в формировании годичных колец между смежными участках ShB\_900N и ShB\_900S сильнее выражены ближе к началу сезона и на ранних стадиях ксилогенеза...». Нужно четко указать какой сезон имели ввиду. Можно только догадываться, что это начало вегетационного сезона. В природе существуют и другие сезоны.

На странице 63 (второй абзац) автор пишет «В начале вегетации (New, Dew, Dmax, CWTew) увлажнение лимитирует процессы роста в большей части ареала сосны в районе исследования, за исключением верхней границы леса, и только интенсивность этого отклика указывает на градиенты условий произрастания». Видимо имелось в виду увлажнение почвы. Если так, то необходимо писать увлажнение почвы. Тогда возникает следующий вопрос – как и какими методами оно измерялось?

В следующем предложении этого абзаца соискатель пишет «Климатический отклик Nlw уже смещается в сторону лимитирования теплообеспеченностью на высоте 900 м н.у.м., а формирующаяся в конце сезона CWTlw лимитируется температурой во всем ареале, кроме самого сухого и жаркого участка». Можно ли уточнить положительно или отрицательно температура влияет на формирование трахеид? Было бы лучше если бы был использован другой термин вместо «жаркий участок». Выше какой температуры вы можете использовать термин «жаркий участок»?

Далее автор пишет «Это означает, что для большей части сосновых древостоев региона, за исключением верхней и нижней границ ее произрастания, в течение сезона внешняя регуляция структуры ксилемы в течение вегетационного сезона постепенно смещается с лимитирования доступностью влаги к лимитирования теплообеспеченностью». Каким образом такой переход был выявлен? Надо более четко писать научные выводы, а то получаются некоторые изложения фактов выглядят как суждения, предположения или догадки. В двух последних предложениях данного абзаца слово «лимитирование» использовано четыре раза, как будто нет других терминов, которыми можно изложить научный вывод?

Во втором абзаце страницы 64 написано «Слабый и неустойчивый климатический отклик CWTew, независимые от Dew как результата предыдущей стадии ксилогенеза и относительно стабильные значения в пределах каждого участка (Таблица 3.1, Рисунок 3.4) показывают, что этот параметр в меньшей степени регулируется текущими погодными

колебаниями (хотя на присутствие их вклада указывает взаимосвязь CWTlw с формирующими в это же время Nlw и Dew). На указанной таблице 3.1 и рисунке 3.4 анализ параметров годичных колец с климатом не представлен. Может соискатель имела в виду анализ рисунков 3.6 и 3.7, где представлены корреляции между параметрами клеток с климатическими факторами?

В разделе 3.2.2 на странице 68 утверждается, что корреляция и синхронность между деревьями намного ниже для CWT, чем для D. Насколько этим утверждениям можно верить? Ведь Вами проводился анализ результатов усредненных данных, полученными через расчеты Z-scores, как написано в начале данного раздела и в главе 2 диссертации. Такой же вопрос возникает при рассмотрении таблицы 3.3 на странице 69. В данной таблице приведены коэффициенты корреляций между нормированными позициями клеток. Программа искусственно увеличивает или уменьшает количество клеток исходя из вычислений по отношению к средней расчетной по заданному количеству клеток. Таким образом, любой построенный ряд изначально может иметь какие-то статистические связи числовых данных с другими рядами. Как вы это можете объяснить?

На странице 70 в последнем абзаце предложение начинается «для обоих видов...». Для каких видов? В 3-й главе до этого момента обсуждены только результаты анализа по сосне обыкновенной.

В разделе 3.2.3 автор пишет «Ширина годичных колец, а значит и продукция клеток, имеют комплексный отклик на климатические условия: температура первой половины вегетационного сезона подавляет прирост древесины, осадки оказывают на него положительное влияние (Рисунок 3.11)». Почему так происходит автор не уточняет. Если внимательно посмотреть указанный в тексте рисунок 3.11 на странице 73, то мы видим противоположное высказанному утверждению. Из рисунка видно, что корреляции TRW с температурой в основном положительные корреляции, в соответствии указанным в легенде рисунка (зеленым цветом указаны положительные значения, а корреляции с температурой представлены над горизонтальными линиями). Как можно объяснить утверждение о подавлении прироста древесины температурным фактором, если в рисунке между ними показана положительная корреляция?

В этом же рисунке 3.11 на странице 73 четко видна положительная корреляционная связь температур на формирование 13-15 рядов клеток и наоборот отрицательные значения с количеством осадков. В работе на странице 74 (третий абзац) этот процесс соискателем написан с точностью наоборот. Почему значения, показанные на рисунке, не совпадают с

утверждениями в тексте диссертации? Может в названии рисунка, где приведены рассматриваемые параметры, произошла техническая ошибка?

В целом в 3-й главе сделан достаточно качественный анализ взаимосвязей различных параметров годичных колец деревьев. В построенные хронологии позволяют в динамике посмотреть влияние климатических факторов в течение всего вегетационного периода.

Глава 4 называется «Вклад внутренних и внешних факторов в формирование годичных колец трех видов хвойных вблизи верхней границы леса». В главе сделан относительный сравнительный анализ анатомической структуры сосны обыкновенной, сосны сибирской (кедра сибирского) и ели сибирской в одном древостое вблизи от верхней границы леса. В завершении первого раздела главы диссертант четко подводит нас к тому, что есть большой интерес в проведении метаанализа распределения депонирования углерода в различных вегетативных органах и на репродукцию в масштабе сравнения различных экотипов, видов и природных зон распространения хвойных, ставя перед собой задачи на будущие научные работы. Считаем это положительным моментом работы.

Далее в четвертой главе рассмотрены особенности в диапазонах колебания параметров анатомической структуры древесины, получены устойчивые связи между обобщенными параметрами ранней и поздней древесины. Достаточно интересная работа сделана по анализу анатомической структуры древесины хвойных в экстремальных изменения температуры в течение вегетационного сезона, где выявлены некоторые отклонения параметров радиального прироста.

На странице 92 представлен рисунок 4.6, где рассмотрены параметры о показателях теплообеспеченности участка ShB\_1300N в течение вегетационного периода. В верхней части рисунка представлен ход суточных температур. В третьей декаде июня мы видим резкое понижение показателей суточной температуры. Чем это обусловлено? Заметим, что в легенде указаны три составляющих общего рисунка под буквами а, б, в. В самом рисунке они пропущены.

В четвертом абзаце страницы 93 диссертант пишет «Однако в наиболее экстремальные по теплообеспеченности годы сходные отклонения в анатомической структуре годичных колец наблюдаются у всех трех видов. В экстремально холодные сезоны клетки формируются немного крупнее, но при этом имеют гораздо более тонкие стенки, в экстремально теплые – наоборот, трахеиды чуть мельче и имеют гораздо более толстые стенки». В начале работы говорилось о том, что для сравнительного анализа параметров

данные по различным параметрам годичных колец нормировались при помощи расчетов Z-scores. Таким образом, можно предположить, что в экстремально холодные годы образовывалось меньшее число клеток и искусственно при помощи программного продукта это количество увеличивалось и растягивалось, приводя к получению расчетным путем крупных клеток с тонкими стенками. Наоборот, в экстремально теплые годы образуется большее количество клеток, которое расчетным путем сокращалось, приводя к «построению» толстых клеточных стенок. На странице 96 автор попыталась объяснить это процесс ссылаясь на работы некоторых авторов словами «Неожиданная обратная реакция радиального размера клеток (формирование более крупных клеток в условиях короткого и холодного сезона) может быть связана с тем, что результат растяжения клеток зависит от его длительности в большей степени, чем от скорости», чем еще более запутывает ситуацию. Можно ли получить более точный ответ на этот вопрос?

На странице 97 приведен 3 вывод. В последнем предложении написано «Разделить влияние этих факторов на анатомическую структуру хвойных на данном этапе исследования оказалось затруднительно, т.к. большая часть экстремальных лет характеризуется изменениями и длительности, и теплообеспеченности». Изменениями какого фактора или процесса, а также длительностью чего? Нужно более четко выражать свои мысли.

В пятой главе «Влияние потепления на аккумулирование древесного вещества (углерода) в стенках трахеид ели сибирской вдоль высотного трансекта» проведен пространственно-временной анализ образования различных структур годичных колец ели сибирской в окрестностях Саяно-Шушенской ГЭС. В этой части исследования также использован метод высотного трансекта. На основе анализа трахеидограмм сделана оценка различных параметров клеток древесины в проекции изменения внешних условий, включая климатические факторы. Проанализирована реакции структуры древесины ели и аккумулирования в ней углерода на резкое изменение климата в разных условиях местообитания.

На странице 99 начинается раздел 5.1, где в первое предложение начинается словами «Поскольку наиболее резкий скачок в локальном климате произошел при запуске ГЭС в 1980 г...». Мы понимаем, что при запуске большое индустриального объекта происходят изменения в природно-климатическом балансе природных экосистем, и все это описать только как резкий скачок локального климата думаю недостаточно или же сделать ссылку на главу вторую, где более подробно описаны произошедшие

изменения и представлены расчетные данные по температуре воздуха. Биологические объекты реагируют на малейшие изменения в микроклимате, поэтому следовало бы для полного восприятия всего процесса более четко и полно указать произошедшие изменения не только по температуре, но и по фактору увлажнения.

В данном разделе есть еще предложения, которые не полностью раскрывают происходящий процесс. Например, в первом предложении второго абзаца на странице 101 написано «Изменение локального климата плотиной водохранилища привело к сдвигам в анатомической структуре древесины ели, имеющим как общую для всех высот составляющую, так и отчетливые высотные градиенты». Вопрос – к каким сдвигам? Человеку, который не проводил непосредственную работу или анализ результатов, достаточно сложно понять данное предложение. Далее в третьем предложении второго абзаца на странице 101 автор пишет «Наличие реакции в ранней древесине указывает на положительную роль не только более позднего конца вегетации, но и более раннего ее начала». Достаточно сложно догадаться какой реакции?

В третьем абзаце страницы 104 автор ссылается на рисунок 4.2. Действительно ли это так или все-таки ссылка должна была быть на рисунок 5.3? Тем более в тексте диссертации ссылка на рисунок 5.3 практически отсутствует.

Несмотря на имеющиеся в тексте замечания завершающая глава диссертационной работы представляет большой научный интерес. Сделан качественный анализ влияния климатических факторов в проекции локальных изменений в виде высотного градиента и изменившихся, в связи со строительством Саяно-Шушенской ГЭС, условий произрастания деревьев.

Раздел **основные выводы** полностью согласуется с результатами, полученными на главах. В них Л.В. Белокопытова подводит итоги проделанной работы и формулирует главные результаты проведенного исследования.

Сделанные в работе замечания не затрагивают правильности результатов и выводов работы, которая имеет большое научно-практическое значение и станет основой для проведения дальнейших исследований на территории Сибири. Диссертация, несмотря на имеющиеся замечания, написана на достаточно хорошем научном языке. Рисунки и таблицы убедительно иллюстрируют основные положения работы. Автореферат соответствует содержанию диссертации, а основные положения и выводы достоверны, объективны и полно представлены в опубликованных автором работах.

Диссертация Лилианы Владимировны Белокопытовой «Трахеидограммы как инструмент анализа влияния внутренних и внешних факторов на формирование анатомической структуры годичных колец хвойных деревьев» представляет законченную научно-исследовательскую работу. Содержание диссертационной работы соответствует требованиям п. 9 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства РФ № 842 от 24.09.2013, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата наук, а её автор заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 – Экология (биология) (биологические науки).

Доктор биологических наук  
(специальность 03.02.08),  
ректор ФГАОУ ВО «Северо-  
Восточный федеральный  
университет имени М.К. Аммосова»,  
677000, г. Якутск,  
ул. Белинского, д. 58,  
тел.: +7 (4112) 35-20-90  
e-mail: rector@s-vfu.ru

*Николаев Анатолий Николаевич*

