

ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

Жуйковой Татьяны Валерьевны
на диссертацию **Ведерникова Константина Евгеньевича**
**«Влияние абиотических и биотических факторов на еловые фитоценозы
и научное обоснование подходов к управлению их устойчивостью»**,
представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 1.5.15. Экология

1. Актуальность темы диссертационного исследования. Диссертационная работа К.Е. Ведерникова посвящена одной из наиболее острых проблем современной экологии и лесного хозяйства – разработке подходов к повышению устойчивости видов к абиотическим и биотическим факторам окружающей среды и формированию устойчивых сообществ в условиях масштабных процессов деградации еловых фитоценозов, которые являются основными компонентами бореальных экосистем Северного полушария и выполняют важнейшие средообразующие, водоохранные и углерододепонирующие функции.

Актуальность исследования обусловлена масштабными процессами усыхания ельников, начиная с 2010 г. на обширных территориях Европейской России, включая Удмуртскую Республику, вызванными комплексом абиотических и биотических факторов. Повышение температуры в зимний период и снижение количества осадков и температуры в вегетационный сезон обусловило вспышки размножения короеда-типографа *Ips typographus* L., поражающего еловые фитоценозы.

В сложившихся условиях традиционные методы лесохозяйственного управления и борьбы с вредителями оказались малоэффективными. В этой связи разработка научно обоснованных подходов к сохранению и повышению устойчивости естественных еловых фитоценозов, а также к формированию устойчивых искусственных еловых насаждений, представленных в диссертации К.Е. Ведерникова, имеет важное фундаментальное и прикладное значение. Автор поднимает проблему необходимости пересмотра стратегий лесовосстановления, смещая акцент на экофизиологическую устойчивость особей. Предлагает пересмотр законодательной базы в части Лесного кодекса РФ, который устанавливает общие правила, а также ряд подзаконных актов, уточняющих порядок санитарных рубок в конкретных случаях с целью разрешения проведения низкоинтенсивных рубок в фитоценозах с 80% доминированием ели и возможностью удаления крупных 60–70-летних деревьев, обладающих высокой продуктивностью, но низкой устойчивостью к дендрофагам. Для борьбы с дендрофагами автор предлагает создание биологических ловушек за счет временного оставления (до лёта насекомых – май месяц) на месте рубок порубочных остатков, создание искусственных фитоценозов из особей ели с высоким содержанием полифенольных соединений в древесине, создание

многовидовых фитоценозов с использованием в качестве кодоминанта ели колючей. Все это обуславливает актуальность диссертационного исследования К.Е. Ведерникова.

2. Степень обоснованности научных положений, выводов и рекомендаций, сформулированных в диссертации

Научные положения, выводы и практические рекомендации, представленные в диссертации, обладают высокой степенью обоснованности, что достигается следующими фактами.

Во-первых, репрезентативным объемом экспериментального материала: работа базируется на анализе данных по 25 лесничествам, фитоценологических исследованиях на 18 пробных площадях (по 1 га каждая), таксации более 7 тыс. особей ели.

Во-вторых, использованием комплексного методологического подхода, который включает в себя всестороннее исследование почвенных условий, микробиологической активности лесной подстилки, микоризообразования и экофизиологических параметров древесины (содержание лигнина, полисахаридов, экстрактивных веществ, танинов и смол), репродуктивных особенностей ели колючей, разработку технологических подходов рубок ухода.

В-третьих, статистической обработкой полученных результатов: применение кластерного анализа, метода главных компонент и дисперсионного анализа (ANOVA) с тестом LSD обеспечивает достоверность выявленных закономерностей.

В-четвертых, логичной структурой работы: выводы, представленные после каждой главы, последовательно вытекают из результатов. Выявленные автором факторы гибели (антропогенная деятельность и поражение дендрофагами) и механизмы повышения устойчивости деревьев к негативному биотическому фактору (ксилофаги и патогенные грибы) легли в основу предложенных К.Е. Ведерниковым принципов управления устойчивостью фитоценозами. К таковым относятся щадящие рубки, отбор устойчивых с точки зрения экофизиологических параметров генотипов и создание многовидовых фитоценозов за счет интродукции ели колючей и др.

3. Достоверность и новизна исследования, полученных результатов

Достоверность результатов не вызывает сомнений и обеспечена репрезентативным объемом выборки – изучено 18 га еловых фитоценозов, исследовано более 7 тыс. особей ели, проведено более 1000 шт. лабораторных анализов древесины на экофизиологические показатели (экстрактивные вещества, в том числе танины, смолы, фенольные соединения, лигнин, полисахариды), у 162 особей ели. Все лабораторные исследования проведены в трехкратной повторности с использованием стандартизированных (ГОСТ) и апробированных методик. Проанализированы материалы лесоустройства 25 лесничеств Удмуртской Республики и материалы Государственного лесного реестра. Многолетний период наблюдений (2010–2025 гг.) позволил проследить динамику процессов, происходящих в еловых фитоценозах: таежной и подтаежной при-

родных зон Удмуртской Республики. Общая протяженность маршрута составила 211 км. Результаты экспериментальных исследований подвергнуты корректной статистической обработке с использованием методов математической статистики (кластерный анализ, трехфакторный дисперсионный анализ с LSD-тестом, факторный анализ) и обработаны с применением пакета статистических программ Statistica 5.5/6.0.

Научная новизна работы заключается в следующем:

Впервые для оценки состояния еловых фитоценозов в условиях массового усыхания применен новый методологический подход – экофизиологический анализ древесины как маркер адаптационного потенциала особей. Подобный анализ древесины для оценки устойчивости древесных растений к биотическим факторам ранее не применялся.

Автором впервые выявлены физиологические механизмы защиты у хвойных растений от дендрофагов и патогенных грибов. Установлено, что устойчивость к короедам определяется не столько абсолютным содержанием смол, сколько соотношением смолистых и полифенольных (танинов) соединений. Показано, что в очагах усыхания выживают особи, имеющие повышенное содержание танинов (7% и более), которые играют основную защитную роль, тогда как смолистые вещества более эффективны против грибных патогенов.

Доказано, что в условиях стресса погибают наиболее продуктивные особи (I–III класса по Жилкину). Особи с более низкой продуктивностью имеют более широкую физиологическую вариабельность и демонстрируют лучшую выживаемость. Растения такого жизненного состояния автор рекомендует использовать для отбора семенного материала, что принципиально меняет подходы к отбору маточных деревьев.

Впервые на основе экофизиологических и репродуктивных исследований (включая анализ состава смолы и всхожести семян) научно обосновано использование *Picea pungens* (ели колючей) в качестве перспективного кодоминанта для создания многовидовых устойчивых ельников в условиях Удмуртской республики.

4. Значимость для науки и практики полученных автором результатов

Теоретическая значимость работа существенно расширяет фундаментальные представления об адаптационных стратегиях хвойных растений. Полученные данные по экофизиологии хвойных растений расширяют знания о роли полифенольных, смолистых соединений и структурных компонентов древесины в формировании устойчивости ели. Выявленная корреляция между экофизиологическим статусом древесины (особенно соотношением водорастворимых и смолистых фракций) и устойчивостью к ксилофагам вносит новый вклад в понимание механизмов резистентности древесных растений. Результаты также имеют значение для биогеоценологии, показывая, как изменение климата трансформирует иерархическую структуру фитоценозов.

Практическая значимость исследования достаточно высокая:

Разработаны и апробированы конкретные рекомендации по проведению щадящих рубок ухода (интенсивность до 15%), направленных на удаление наиболее уязвимых высокопродуктивных особей и оптимизацию структуры фитоценоза.

Предложена схема отбора маточных деревьев для лесосеменных баз не по морфологическим (продуктивность), а по физиологическим критериям (высокое содержание танинов $\geq 3,9\%$).

Обосновано использование в лесокультурной практике ели колючей как устойчивого и неинвазионного интродукента, что позволяет повысить биоразнообразие и стабильность искусственных насаждений.

Результаты диссертационного исследования легли в основу практических рекомендаций по определению состояния деревьев при проведении дендрологических экспертиз АНО «Экспертное бюро «Флагман»», разработанные подходы к санитарной вырубке деревьев с использованием цифровых технологий, представлены в Управление архитектуры и градостроительства г. Ижевска и в Управление благоустройства и охраны окружающей среды Администрации г. Ижевска, а также внедрены в учебный процесс ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет».

5. Соответствие диссертации паспорту специальности

Содержание диссертации полностью соответствует биологической отрасли наук и паспорту научной специальности 1.5.15. Экология, в частности пунктам: 1. Закономерности влияния абиотических и биотических факторов на организмы. Экофизиология (факториальная экология). Адаптации организмов к различным факторам среды. Изменение организмами среды обитания. 2. Биотические факторы и взаимодействия популяций (конкуренция, мутуализм, трофические отношения, паразитизм, комменсализм и др.). 4. Экология сообществ, биоценология. Состав, структура, динамика, факторы формирования и регуляции сообществ. 6. Экосистемы и биогеоценозы. Устойчивость надорганизменных систем. 11. Разработка принципов создания искусственных экосистем и управления их устойчивым функционированием.

6. Полнота освещения результатов диссертации в печати

Результаты диссертационного исследования прошли апробацию на многих Всероссийских и Международных конференциях (2018–2023 гг.). По теме диссертации опубликовано 49 научных работ, из них 16 статей в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 1 свидетельство о государственной регистрации программы для электронных вычислительных машин, что полностью соответствует критериям Положения о присуждении ученых степеней. Публикации в полной мере отражают основное содержание работы.

7. Краткая характеристика структуры и содержания диссертации

Диссертация имеет классическую структуру и состоит из введения, 7 глав, заключения, списка литературы и приложений. Материал изложен на 330 страницах, содержит 61 рисунок, 36 таблиц и 22 приложения. Библиография насчитывает 674 источника, из которых 206 – на иностранных языках.

Во введении представлен методологический аппарат исследования: обоснована актуальность, степень разработанности темы, сформулированы цель, задачи, научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы, методология и методы диссертационного исследования, положения, выносимые на защиту, сведения о практическом использовании результатов исследования, степень достоверности и апробация результатов, личный вклад автора.

В первой главе «Состояние проблемы исследования» (обзор литературы, стр. 14–47) дан глубокий анализ отечественных и зарубежных источников по теме диссертации. Данная часть работы представляет собой самостоятельное аналитическое исследование, которое задаёт направление всей последующей экспериментальной работе и формирует базу для разработки практических рекомендаций. Автор последовательно раскрывает эколого-биологические особенности рода *Picea*, историю и современное состояние еловых фитоценозов, причины их деградации, а также критически оценивает существующие подходы к управлению их устойчивостью. Сопоставляя данные разных авторов, диссертант выявляет противоречия, например, в оценке роли зимних температур для короеда или в эффективности санитарных рубок. В целом, глава построена так, чтобы обосновать необходимость перехода от традиционных лесотаксационных методов к экофизиологическому анализу, что и составляет основу авторской концепции.

Анализ литературы отражает междисциплинарный подход в исследовании – объединение знаний из дендрологии, почвоведения, климатологии, энтомологии и фитопатологии. Материалы данной главы логически подводят к необходимости применения экофизиологических методов оценки устойчивости ели, которые ранее в таком контексте не использовались, что составляет научную новизну всей диссертации.

Во второй главе «Природно-климатические условия района исследований» (стр. 48–66), дана подробная характеристика района исследований, по классической схеме: географическое положение и климат Удмуртской республики, гидрография, рельеф, почвы, фитоценозы. Автор заключает, что Удмуртская республика лежит в зоне умеренно-континентального климата с чёткой зональностью: север – южная тайга, юг – хвойно-широколиственные леса; рельеф холмисто-увалистый с развитой гидросетью, что создаёт разнообразие эдафических условий; почвенный покров мозаичен, но преобладают дерново-подзолистые кислые почвы с низким естественным плодородием; лесной фонд региона достаточно значителен, но еловые фитоценозы занимают всего треть лесопокрытой площади, причём их распределение крайне неравномерно: основные массивы приурочены к северу, а южные насаждения фрагментированы. Кроме того, в данной главе показана антропогенная история южных районов (распашка, фрагментация лесов), в которых позже было зафиксировано наиболее сильное усыхание ели, замедленное лесовозобновление, тенденция к смене ельников на березняки. Автор подчёркивает объективную сложность ведения лесного хозяйства в регионе из-за устаревших материалов, что является

дополнительным аргументом в пользу необходимости разработки новых научных подходов к повышению устойчивости фитоценозов.

В третьей главе «Программа, методика и объекты исследования» (стр. 67–87) представлено детальное описание программы и методик, подтверждающее высокий уровень организации исследования.

Программа исследований включает семь этапов: анализ фондовых материалов, выбор объектов, изучение экологических условий, видового состава, морфологии и санитарного состояния, экофизиологический анализ древесины, разработка принципов создания устойчивых искусственных ельников, оценка репродуктивного потенциала ели колючей и возможности ее использования в качестве интродуцента в еловых фитоценозах, с целью повышения их устойчивости к дендрофагам.

В основе исследований лежит биогеоценотический подход В.Н. Сукачева. Применены классические лесотаксационные методы (закладка ПП 100×100 м, таксация, определение возраста кернами, бонитет по Орлову, продуктивность по Жилкину); оценка санитарного состояния проведена по шкале категорий, для анализа почвы выполнены почвенные разрезы и проведен агрохимический анализ почвенных образцов (рН, гумус, NPK) по ГОСТ, изучена лесная подстилка – определена масса, влажность, фракционный состав, целлюлозоразлагающая активность (метод Кристенсона); экофизиологический анализ древесины включал в себя определение влажности, общего содержания экстрактивных веществ, водорастворимые вещества, танины, смолы, лигнин и полисахариды (с использованием аппарата Сокслета, спектрофотометрии, ТСХ); для оценки степени биоповреждения древесины (разрушения грибами-редуцентами) использован гравиметрический метод определения растворимости в 1% водном растворе гидроксида натрия (NaOH); изучены репродуктивные особенности ели колючей – морфометрия шишек, всхожесть, энергия прорастания семян, микоризный анализ включал в себя выделение ДНК, ПЦР, секвенирование. Для анализа данных использованы методы математической статистики – кластерный, главных компонент, дисперсионный ANOVA с LSD, корреляция Спирмена. Таким образом, продемонстрирована комплексность работы, сочетающая традиционную лесную таксацию с уникальными экофизиологическими методами оценки древесины.

Главы 4–6 – основные экспериментальные разделы, в которых последовательно излагаются результаты анализа динамики площадей, санитарного состояния, морфологии и, что особенно ценно, экофизиологических особенностей древесины. Отметим четкую логику изложения результатов исследования от анализа внешнего состояния фитоценоза (гл. 4–5) к раскрытию внутренних механизмов их устойчивости (гл. 6).

В четвертой главе (стр. 88–98) «Еловые фитоценозы Удмуртской Республики» представлен ретроспективный анализ динамики площадей и смены ведущих факторов (антропогенных на зоогенные) деградации еловых лесов региона. Описано пространственное размещение и продуктивность еловых фитоценозов. Ельники занимают 672,3 тыс. га (35,2% лесопокрытой площади),

из них 74% сосредоточены в таёжной зоне (север), 26% – в подтаёжной (юг). Более половины ельников относятся к I–II классам бонитета, доминирующий тип – ельник кисличник. Большая часть (35,8%) – спелые и перестойные.

Представлена отрицательная динамика еловых фитоценозов в XX–XXI вв. проявляющаяся в снижении их площадей с 77% лесопокрытой площади до 33–35%. Сокращение площадей затронуло все возрастные группы, но особенно – молодняки и спелые древостой.

В качестве основных причин деградации еловых лесов в XX в. автор отмечает антропогенную деятельность (лесозаготовки), которая в XXI в. сменяется зоогенным фактором (массовое размножение короеда-типографа (*Ips typographus*), в результате климатических изменений, которое привело к гибели ельников даже на особо-защитных участках, где рубки были запрещены.

Автор приходит к выводу о низкой эффективности санитарных рубок с целью сохранения ельников и защиты их от дендрофагов из-за длительных процедур согласования и устаревших лесоустроительных материалов и необходимости пересмотра подходов к управлению устойчивостью еловых фитоценозов.

В пятой главе (стр. 99–155) «Структура и состояние еловых фитоценозов» представлены результаты натурных исследований сообществ, выполненные на 18 пробных площадях и раскрыты пространственно-функциональные закономерности еловых фитоценозов в двух природных зонах (таежная и подтаежная) Удмуртской республики.

В главе представлена морфологическая характеристика исследуемых фитоценозов – все фитоценозы – естественные, семенные, одновозрастные (средний возраст 50–77 лет), с доминированием ели (до 10 единиц состава) и примесью пихты (до 20% на севере), средняя высота – 18–23 м, диаметр – 19–31 см. Из-за массовой гибели деревьев в подтаёжной зоне в результате поражения короедом-типографом отмечено снижение полноты сообществ до 0,1–0,3, в таёжной зоне этот показатель составляет 0,8–0,9.

Здоровых фитоценозов нет. Индекс санитарного состояния в подтаежной зоне $> 3,0$, что вызвано массовым поражением ели короедом-типографом (до 50% и более погибших особей). В таёжной зоне индекс 1,87–3,09, что обусловлено поражением деревьев корневой губкой (*Phellinus chrysoloma*), создающей предпосылки для будущих вспышек короедов. Установлена прямая корреляция между индексом санитарного состояния и долей деревьев, повреждённых короедами ($r = 0,93$).

Изучено распределение особей по продуктивности и их гибель. Сделан один из основных выводов о высокой уязвимости к поражению короедами высокопродуктивных деревьев (I–III класса). В фитоценозах с естественным отпадом (без короедов-типографов) погибают в основном деревья IV–V класса. Этот вывод укладывается в общебиологическую закономерность о распределении ресурсов либо на высокую продуктивность, либо на развитие механизмов, повышающих устойчивость к стрессовым факторам.

Анализ видового состава и компонентов фитоценоза показал, что еловые сообщества бедны: в древесном ярусе – только ель и пихта (ель сибирская доминирует, ель европейская не обнаружена, ель финская – не более 5–18%). Подрост отсутствует или недостаточно представлен (менее 500 шт./га), особенно в подтаежной зоне – его замещают лиственные породы (береза, осина, липа). Кустарниковый ярус редкий или отсутствует. В биогеоценотическом отношении все участки отнесены к зеленомошной группе (*Piceetum oxalidosum*). Низкое видовое разнообразие лежит в основе низкой биологической устойчивости сообществ.

Изучение микоризообразования у ели сибирской указывает на отсутствие микоризной поддержки и повышенную уязвимость к корневым патогенам (особенно в таёжной зоне). В корнях не выявлены эндотрофные грибы, найдены только потенциальные патогены и сапротрофы (*Fusarium*, *Neonectria*, *Phellinus*).

Представлен подробный анализ почвенных условий. В таежной зоне преобладают дерново-среднеподзолистые почвы (сильнокислые, pH 3,3–5,2, низкое содержание гумуса, фосфора, калия). В подтаёжной зоне встречаются более плодородные серые лесные почвы (pH 4,9–5,2, гумус до 13,8%), однако это не повышает устойчивость ели к короедам, о чем свидетельствует отсутствие статистически значимых различий в санитарном состоянии фитоценозов между типами почв.

Наибольшая масса подстилки отмечена в деградирующих фитоценозах подтаёжной зоны (до 1222 г/м²), что связано с замедлением целлюлозоразлагающей активности (падение до 40% против 84% в здоровых насаждениях). Состав подстилки свидетельствует о нарушении круговорота веществ после гибели деревьев.

Главная причина ухудшения состояния еловых фитоценозов поражение короедом-типографом. В основе вспышки численности данного вида насекомых лежат климатические изменения, повышающие его выживаемость: рост среднегодовой температуры (на 1,2 °C за 15 лет), зимних температур и нестабильность осадков (годовые колебания >100 мм).

Таким образом, автор делает заключение, что неудовлетворительное санитарное состояние еловых фитоценозов УР обусловлено комплексом климатических и биотических факторов, причем наиболее уязвимыми оказываются наиболее продуктивные особи. Традиционные морфологические методы оценки состояния фитоценозов не отражают глубинных механизмов их гибели, что требует перехода к экофизиологическому анализу и разработке новых подходов к сохранению еловых фитоценозов.

Шестая глава (стр. 156–201) «Экофизиологические особенности древесины ели» представляет собой центральный экспериментальный блок диссертации, где впервые применен экофизиологический анализ древесины для выявления механизмов устойчивости ели сибирской к короедному поражению.

Проанализирована древесина 162 особей *Picea obovata* разного жизненного состояния, произрастающих в таежной и подтаежной природных зонах.

Определены структурные (лигнин, полисахариды) и неструктурные компоненты (общие экстрактивные вещества, водорастворимые, танины, смолы). Для чистоты эксперимента образцы неудовлетворительного состояния проверяли на степень деструкции.

Методом главных компонент выделены два главных фактора, определяющих изменчивость состава древесины: фактор 1 (43% изменчивости) – связан с содержанием водорастворимых экстрактивных веществ, танинов и лигнина, разделяет фитоценозы по природным зонам (подтаежная и таежная); фактор 2 (31% изменчивости) – связан с общим содержанием экстрактивных веществ, смол и полисахаридов; зависит от жизненного состояния растений.

Выявлены основные различия между природными зонами. В подтаёжной зоне (юг, зона активного усыхания): общее содержание экстрактивных веществ и танинов у растений выше, а содержание лигнина и полисахаридов ниже, чем в таежной. В таежной зоне (север, где преобладают грибные патогены): выше содержание лигнина и смолистых веществ, что является защитой от грибов.

Установлено, что экофизиологические показатели зависят от жизненного состояния особей. Наибольшее общее содержание экстрактивных веществ у растений удовлетворительного состояния (испытывающих стресс, но не погибших) по сравнению со здоровыми и погибающими. У этих растений растёт доля водорастворимых соединений (особенно танинов) за счёт снижения смолистой фракции. Показана прямая взаимосвязь между содержанием танинов в древесине и индексом санитарного состояния фитоценоза ($r = 0,62$). Это доказывает, что высокое содержание танинов выступает в качестве ответной защитной реакции на повреждение короедами. У растений таежной зоны, где распространена корневая губка показано высокое содержание смолистых соединений, выступающих эффективной защитой против грибных деструкторов. Выявлен важный адаптивный механизм – при повреждении короедами растения переключают метаболизм с синтеза смол на синтез танинов.

Содержание лигнина выше у северных растений (защита от грибов), но не зависит от жизненного состояния особей. Полисахариды максимальны у здоровых растений, минимальны – у стрессированных, что свидетельствует о переключении энергии на защиту. Выявлена значимая отрицательная корреляция между полисахаридами и смолами ($r = -0,64$).

Таким образом, автор приходит к заключению о том, что устойчивость ели к короедам определяется не обилием смолы, а способностью увеличивать содержание танинов в ответ на стрессовый биотический фактор. Это ключевой экофизиологический маркер, который впервые количественно подтвержден и может служить основой для отбора устойчивых генотипов при создании искусственных фитоценозов. Содержание этой части исследования дает научное обоснование для перехода от селекции на продуктивность, к селекции устойчивости к патогенам.

Глава семь «Научное обоснование и методические подходы к повышению устойчивости еловых фитоценозов» (стр. 202–249) представляет собой

прикладной блок диссертации, где на основе экофизиологических данных разработаны конкретные рекомендации по созданию и управлению устойчивыми еловыми фитоценозами. На основе полученных данных автор предлагает практические решения (оптимизация рубок, отбор устойчивых форм, интродукция) сохранения еловых фитоценозов и повышения их устойчивости к фитофагам и патогенным грибам. Это придает работе завершённый вид и высокую практическую ценность.

В данной части работы предложена схема отбора маточных деревьев по физиологическим, а не продукционным критериям для искусственного лесовосстановления: визуальный отбор особей с обильным смолотечением → лабораторное определение содержания танинов (пороговый уровень – $\geq 3,9\%$ от а.с.с.) → использование таких деревьев для создания постоянных лесосеменных баз, что повысит устойчивость будущих поколений.

С целью экспресс-оценки экстрактивных веществ автор рекомендует использовать коротковолновую инфракрасную спектроскопию без «мокрой» химии.

В качестве восстановления еловых фитоценозов автор предлагает создавать искусственные биоценозы в повышенном биоразнообразии через интродукцию. Перспективным кодоминантом для многовидовых ельников считает ель колючую (*Picea pungens* Engelm.), т.к. её экофизиологические параметры (высокое содержание танинов, иной состав смол – отсутствие α -конидендрина) обеспечивают устойчивость к патогенам. Морфологические характеристики (рост, форма кроны) близки к аборигенной ели, что упрощает унификацию технологий. Невысокая семенная продуктивность (всхожесть 0–74%) и отсутствие естественного вегетативного размножения предотвращают инвазивность. Корневая система образует микоризу с эндотрофными грибами, что снижает конкуренцию с елью сибирской за ресурсы.

Важное прикладное значение работы заключается в предложенных принципах устойчивого управления фитоценозами. Предложена концепция «вечного леса» – поддержание сложной пространственной структуры через низкоинтенсивные рубки ухода (до 15% по запасу) в защитных лесах и особозащитных участках. В ходе рубок ухода автор предлагает удалять наиболее продуктивные особи (I класса по Жилкину), которые, как показано в главе 5, наиболее уязвимы к короедам. В связи с этим предлагает изменить законодательную базу в части Лесного кодекса. Важное практическое значение имеет разработанная технология рубок ухода: рубки проводятся в зимний период, узкими делянками (4 м для сплошного удаления + 20 м для выборочного), с оставлением порубочных остатков для биоразложения и создания «ловчих» деревьев для короедов до их лёта.

Автором также разработана и апробирована геоинформационная система «Зеленый код» (свидетельство о регистрации № RU2023611120) для паспортизации деревьев с привязкой к координатам; планирования точечных рубок; контроля соблюдения природоохранного законодательства. Система

позволяет вести электронные реестры и медиатеки объектов, сокращает сроки согласований и повышает точность хозяйственных вмешательств.

В данной части работы предложен замкнутый цикл управления устойчивостью еловых фитоценозов: отбор экофизиологически устойчивых генотипов → создание многовидовых (с участием ели колючей) искусственных насаждений → поддержание их через щадящие рубки → контроль с помощью цифровых ГИС-решений. Это новая технологическая концепция, которая переводит лесное хозяйство от экстенсивной заготовки древесины к биоцентрическому управлению, ориентированному на устойчивость экосистем в условиях климатических изменений.

Заключение (выводы) в лаконичной форме обобщает полученные автором основные результаты диссертационного исследования. Выводов шесть, они отражают задачи и содержание работы.

Автореферат полностью отражает содержание диссертационной работы. В нем в сжатой форме изложены все ключевые положения, выносимые на защиту, основные результаты экспериментальных исследований и сделанные на их основе выводы. Структура автореферата и представленные в нем иллюстративные материалы дают четкое представление о научной новизне, теоретической и практической значимости работы.

8. Оценка достоинств и недостатков в содержании и оформлении диссертации

1. Высокая актуальность и своевременность исследования, связанная с решением острой проблемы – массовой деградации еловых лесов из-за климатических изменений и вспышек короеда-типографа, что подтверждается многолетними наблюдениями (2010–2025 гг.). Предложен пересмотр устаревших лесохозяйственных подходов и законодательных норм (Лесного кодекса РФ), что выводит исследование на уровень государственной значимости.

2. Принципиальная научная новизна и оригинальность методологии заключается в разработке и использовании нового экофизиологического подхода к оценке устойчивости елей, основанного на анализе химического состава древесины (соотношение танинов, смол, лигнина, полисахаридов), а не на традиционных морфологических или таксационных показателях.

Впервые количественно доказано, что устойчивость к короедам определяется не обилием смол, а способностью увеличивать содержание танинов (полифенолов) в ответ на стресс, что открывает новый маркер для селекции.

Сделан нетривиальный вывод о том, что в условиях стресса гибнут наиболее продуктивные деревья (I–III классов), а выживают менее продуктивные, но физиологически более гибкие особи, что меняет принципы отбора маточников.

3. Работа имеет комплексный подход и междисциплинарный характер, объединяет знания из дендрологии, почвоведения, климатологии, энтомологии, фитопатологии и молекулярной биологии (включая ДНК-анализ мико-

риз). Изучены все ключевые компоненты экосистемы: почвы, лесная подстилка, микробиологическая активность, микоризообразование, экофизиология древесины и репродуктивные особенности.

4. Результаты исследования имеют высокую практическую значимость в части разработки технологии щадящих рубок (интенсивность до 15%), использовании порубочных остатков в качестве «ловушек» для короедов-типографов, отборе маточников по содержанию танинов (порог $\geq 3,9\%$).

Научно обосновано использование ели колючей (*Picea pungens*) как устойчивого и неинвазивного интродуцента для создания многовидовых насаждений, являющихся более устойчивыми.

В ходе исследования создана и зарегистрирована ГИС-система «Зелёный код» для цифровой паспортизации деревьев и планирования точечных рубок, которая внедрена в практику администрации г. Ижевска. Результаты легли в основу практических рекомендаций для дендрологических экспертиз и учебных курсов в Удмуртском государственном университете.

5. Работу отличает логичная структура и полнота изложения результатов исследования. Изложение результатов идет от анализа динамики площадей ели сибирской и санитарного состояния фитоценозов – к раскрытию экофизиологических механизмов устойчивости растений и, наконец, к разработке управленческих решений по сохранению фитоценозов.

6. Предложена замкнутая концепция управления устойчивостью, объединяющая отбор генотипов, создание многовидовых ценозов, щадящие рубки и цифровой мониторинг.

Замечания и вопросы по диссертационной работе:

1. Оценивая влияние короеда-типографа, автор уделяет основное внимание составу экстрактивных веществ древесины. Играть ли роль в устойчивости растений анатомические особенности древесины (например, размер и частота смоляных ходов)? Насколько сильно этот фактор коррелирует с экофизиологическими параметрами?

2. В работе показано, что ель колючая имеет иной компонентный состав экстрактивных веществ и устойчива к патогенам. Не приведет ли широкомасштабная интродукция ели колючей, несмотря на низкую всхожесть ее семян, к нарушению сложившихся эволюционных связей аборигенных ельников с местной микоризной флорой и энтомофауной?

3. Автором рекомендуется проведение рубок ухода низкой интенсивности (до 15%). Насколько корректно экстраполировать эти рекомендации на все типы ельников, учитывая, что исследования проведены преимущественно в зеленомошной группе? Требуется ли дифференциация нормативов в зависимости от типа лесорастительных условий?

4. Чем можно объяснить факт отсутствия различий в содержании влаги в древесине растений разных жизненных состояний (стр. 172)? С чем связано выделение смолы только у особей удовлетворительного жизненного состоя-

ния, а у особей, имеющих неудовлетворительное и хорошее жизненное состояние отсутствие подобной защитной реакции? Почему содержание танинов у растений в подтаежной зоне зависит от жизненного состояния особей, а в таежной не зависит?

5. Почему экофизиологические показатели у растений в подтаежной зоне имеют большие различия по экофизиологическим параметрам, чем в таежной? Установлено, что содержание танинов у пораженных растений больше, чем у здоровых. В этой связи, почему содержание танинов рассмотрено в зависимости от санитарного состояния фитоценозов, а не от жизненного состояния особей (стр. 184)?

6. В пп. 5.5 и 5.7 (стр. 125–133) представлена характеристика почвенных условий и лесной подстилки. Однако в работе не продемонстрирована связь между исследуемыми экофизиологическими параметрами, а также состоянием лесных фитоценозов с этими характеристиками. Проводился ли корреляционный анализ? Разделы 5.5 и 5.7 относятся к физико-географической характеристике района исследования. Логичнее их было бы разместить в главе 2 «Природно-климатические условия района исследования», а не в результатах исследования. По содержанию пп. 6.1 (стр. 156–158) представляет собой методический аспект работы. Его также можно было представить в главе 2. Материал, представленный на стр. 158–160, относится к обзору литературы, а не к результатам исследования. Описание кластерного анализа (стр. 161) излишне в докторской диссертации.

7. На стр. 138 автор делает заключение о взаимосвязи скорости разложения лесной подстилки с ее влажностью. На основании чего сделано это заключение? Какие методы статистического анализа применялись для доказательства констатируемого факта? На основании чего сделан вывод о том, что для сохранения темнохвойных фитоценозов региона необходимо создавать еловые насаждения с участием в составе до 3 единиц пихты сибирской (стр. 213)? Почему именно 3 единицы пихты?

8. В контексте проводимого исследования логично было изучить репродуктивные параметры отдельных особей ели сибирской, обладающих экофизиологической устойчивостью и оценить подобную устойчивость у их потомства.

9. Какие все-таки изменения температуры привели к массовому развитию короеда-типографа? В автореферате на стр. 21 и в диссертации на стр. 145 указано «уменьшение количества осадков в вегетационный период и повышение температуры в среднем на 1,2 °C», а в диссертации в выводе 3 (стр. 254) – «снижение летних температур (в среднем на 1,81 °C) и повышение зимних (в среднем на 4,1 °C)».

10. Не корректно говорить об изменении климата на основании анализа температуры за 10 лет (2010–2020 гг.) (автореферат – стр. 21, диссертация – название раздела 5.8 «Состояние еловых фитоценозов в Удмуртской республике в связи с изменением климата» и т.д.). В данном случае речь идет о колебаниях погоды, а не об изменении климата.

11. Некорректное представление результатов дисперсионного анализа с шестью знаками после запятой (Приложения Л–Т).

12. Рубрикация в автореферате должна быть тождественна рубрикации в диссертации. При этом рубрикация автореферата не соответствует диссертации. Так, в главах 1–3 – в автореферате не отражены названия разделов и подразделов. В главах 4–6 названия разделов автореферата и диссертации различаются – п. 4.1 в автореферате (стр. 13) – «Динамика еловых фитоценозов в Удмуртской республике», в диссертации (стр. 88) – «Характеристика еловых фитоценозов Удмуртской республики и динамика их площадей», п. 4.2 в автореферате (стр. 14) «Санитарное состояние и причины гибели фитоценозов Удмуртской республики», в диссертации (стр. 92) «Санитарное состояние и причины гибели фитоценозов Удмуртской республики в XX столетии», п. 5.2 в автореферате (стр. 18) «Видовой состав и характеристика компонентов еловых фитоценозов», в диссертации (стр. 104) «санитарное состояние еловых фитоценозов», п. 5.3 в автореферате «Микромицеты в почвах и микоризообразование у ели сибирской в лесных фитоценозах», диссертации (стр. 112) «Особенности распределения особей в еловом фитоценозе в связи с их жизненным состоянием». Аналогично не сходятся названия пп. 5.4, 5.5. В автореферате отсутствуют пп. 5.2, 5.3, 5.7, 6.1–6.4, 7.4 (в диссертации опечатка – 7.3).

Замечания по оформлению: работа оформлена аккуратно, текст и иллюстрации хорошего качества. Единичные опечатки, включая нумерацию разделов (дважды пп. 5.5 и 7.3 и отсутствие 5.6 и 7.4) и стилистические погрешности не снижают общего положительного впечатления от работы.

Указанные недостатки и замечания в целом не затрагивают ценности, научной и практической значимости полученных результатов.

Заключение

Диссертационная работа Ведерникова Константина Евгеньевича «Влияние абиотических и биотических факторов на еловые фитоценозы и научное обоснование подходов к управлению их устойчивостью», представленная на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.15 Экология, представляет собой завершённое, целостное научное исследование, в котором не только вскрыты фундаментальные механизмы устойчивости хвойных, но и предложена готовая к внедрению технологическая платформа для управления лесными экосистемами в условиях меняющихся погодных условий. Особо ценным является переход от селекции на продуктивность к селекции на стрессоустойчивость, что составляет мировую научную новизну. Содержание автореферата соответствует содержанию диссертации.

Достоверность, степень обоснованности научных положений, выводов и рекомендаций, сформулированных в диссертации, не вызывает сомнений. По актуальности, научной новизне, объёму выполненных исследований, теоретической и практической значимости представленная работа полностью соответствует критериям, которым должны отвечать диссертации на соискание ученых степеней пп. 9–14 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства РФ № 842 от 24 сентября 2013 г.,

15