

ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

кандидата биологических наук Башинского Ивана Викторовича

на диссертационную работу Иванова Глеба Алексеевича «Репродуктивная экология бесхвостых амфибий в долине р. Медведицы (Саратовская область)», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 – экология (биология).

Актуальность диссертационной работы обуславливается тенденциями глобального сокращения численности амфибий и деградации нерестовых водоемов. Аридизация климата севера Нижнего Поволжья приводит к нестабильности гидрологического режима малых водоемов и стариц в долинах рек, ключевых мест размножения земноводных региона. По этим причинам, очень важным представляется исследование репродуктивной экологии, прогнозирование фенологических сдвигов, и понимание тенденций в половой и размерно-весовой структуре популяций амфибий. Фенологические сдвиги в годовом цикле организмов являются одними из наиболее очевидных последствий глобального потепления климата и могут быть использованы в качестве индикаторных событий для оценки степени климатических изменений. Многолетний мониторинг возрастно-половой структуры, особенно на аридных и семиаридных территориях, необходим для формирования обоснованного прогноза состояния популяций амфибий.

Кроме того, амфибии играют большую роль в таком процессе, как субсидирование экосистем, внося с половыми продуктами значительное количество органического вещества и энергии в экосистемы нерестовых водоёмов. Для выяснения закономерностей формирования этого явления необходимо знать факторы, оказывающие влияние на количественные характеристики синтеза половых продуктов самок амфибий.

Диссертация Иванова Глеба Алексеевича изложена на 171 странице и состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы, состоящего из 279 литературных источников (в том числе 210 на иностранных языках).

Во **Введении**, изложенном на пяти страницах, соискателем обосновывается актуальность исследований, ставится цель и пять основных задач, приводятся четыре защищаемых положения, описывается теоретическая и практическая значимости, расписывается объем личного вклада автора, апробация работы и публикации, дается краткая характеристика структуры диссертации, в конце приводится благодарность Российском фонду фундаментальных исследований.

Первая глава представляет собой обзор литературы по современному состоянию проблемы репродуктивной экологии бесхвостых амфибий, изложена на 22 страницах и состоит из четырех подразделов. В первом приводится анализ литературы по половому диморфизму

бесхвостых амфибий, обсуждаются различные закономерности и причины различий в соотношении полов. По итогам подраздела делается вывод о том, что степень количественной выраженности различий по размерно-весовым характеристикам изучена недостаточно.

Во втором подразделе обзора литературы анализируются публикации по влиянию размерно-весовых признаков и упитанности на репродуктивные характеристики бесхвостых амфибий, приводятся примеры такого влияния у видов с различной экологией. Кроме этого, приводится информация по влиянию других факторов (численности, трофических условий года, температуры среды, условий зимовки) на репродуктивные характеристики. В конце подраздела делается вывод, что требуется детальное количественное исследование влияния различных факторов на репродуктивные характеристики на примере конкретных видов.

В третьем подразделе обзора литературы анализируется информация по влиянию трансформации климата на фенологию, репродуктивную экологию и состояние популяций бесхвостых амфибий. Приводятся данные по определяющей роли погодных факторов для сроков зимовок и нерестовых миграций для разных видов. Помимо температуры среды, на даты оказывают влияние наличие атмосферных осадков, фазы лунного цикла, высота местности, широта, долгота, удаленность от моря. Приводятся данные по описанным ранее фенологическим сдвигам, описываются основные причины и последствия таких сдвигов. Раздел подытоживается выводом о необходимости более тщательных исследований амфибий в условиях Нижнего Поволжья, так как там из-за климатических изменений наблюдается деградация мест размножения.

Четвертый подраздел обзора литературы посвящен влиянию репродуктивных характеристик самок и экологических факторов на выживаемость сеголеток бесхвостых амфибий. Анализируется литература по факторам, влияющим на размерные характеристики сеголеток, их численность, адаптивные стратегии, их выживаемость и выживаемость головастиков. В итоге делается вывод о необходимости комплексных исследований различных закономерностей репродуктивной экологии амфибий, что поможет в оценке перспектив воспроизводства амфибий в условиях деградаций нерестовых водоемов и разработке подходов по сохранению популяций.

Замечания по Главе 1.

- Хотя эти вопросы частично поднимаются в последующих основных разделах работы, в обзоре напрашивается анализ литературы по фенологии зимовок и вообще особенностям этого цикла, а также следовало бы отметить региональную литературу и работы по модельным видам, в частности чесночнице.

- Четвертый, наиболее объемный, подраздел обзора литературы, посвящен, однако же, теме, не упомянутой в дальнейшей работе, а именно влиянию репродуктивных характеристик

самок и экологических факторов на выживаемость сеголеток. Обзор, конечно же, очень интересен, однако немного выпадает из общей логики диссертации.

Вторая глава, методическая, изложена на 16 страницах и состоит из семи подразделов. В первом подразделе дается краткая физико-географическая характеристика района исследований. Во втором подразделе описывается метод количественных учетов бесхвостых амфибий в период нерестовых миграций, представляющий собой учеты с помощью ловчих цилиндров и линейных заборчиков. Третий подраздел посвящен методике изучения фенологии зимовки и нерестовых миграций, где приводятся основные характеристики, использованные для анализа фенологии зимовки, дается подробное описание измерений температуры и относительной влажности с помощью термохронов, приводятся методы статистической обработки. В четвертом подразделе описывается реконструкция фенологии зимовки, обосновывается выбор пороговых значений температуры и влажности. Дается характеристика источника данных для архивов погоды, анализируемых в работе, описываются статистические методы обработки данных. Пятый подраздел методики посвящен изучению размерно-весовой и половой структуры амфибий, обосновывается подход к формированию выборок особей, приводятся методы статистической обработки. В шестом подразделе описывается методика определения плодовитости самок бесхвостых амфибий при частичном подсчете яиц на примере чесночницы. Приводятся алгоритм взятия случайных выборок и протоколы подготовки и обработки биологического материала, описываются методы статистического анализа. Седьмой подраздел описывает изучение репродуктивных характеристик бесхвостых амфибий, в том числе приводятся методы количественного анализа материала, объемы выборок, подробно описываются статистические методы.

Замечания по Главе 2.

- Лишним выглядит раздел 2.2. «Методика количественных учетов земноводных в период нерестовых миграций», так как в работе количественные учеты не анализируются, а приведенное в разделе описание ловчих заборчиков затем неоднократно повторяется в дальнейших частях диссертации. В целом некоторые повторы характерны для всего методического раздела.

- Обращает на себя внимание ряд методических недосказанностей, лишь часть которых объясняется в последующих разделах. Например, методика измерения глубины залегания амфибий в почвенном профиле и объем фактического материала по этому направлению работ нигде не приводится, хотя это один из важнейших разделов диссертации. Но, что важно отметить, подробное описание данных исследований приводится в статье соискателя с соавторами в «Современной герпетологии» за 2013 год (Т. 13, выпуск 1/2).

- В тексте работы периодически упоминаются такие параметры, как скорость

передвижения, длина пути и продолжительность миграции, однако в методике это не отражено.

- Типичность стариц для долины реки иллюстрируется рисунком распределения пойменных озер по периметру акватории. Однако нигде не указано, в какой части графика находятся изученные озера, а в описании конкретных озер периметр не приводится, а дается лишь площадь водоемов в гектарах.

Основная часть диссертации начинается с **третьей главы** «Фенология зимовки и нерестовых миграций бесхвостых амфибий», изложенной в трех подразделах на 41 странице. В первом подразделе описываются особенности размещения чесночницы в почвенном профиле в начале зимовке. Приводится краткий обзор литературы по чесночнице и условиям ее зимовки в Саратовской области, затем анализируются собственные данные по динамике ночной температуры в период перехода к зимовке, а также температуры в почвенном профиле на разных глубинах (1, 1.5, 2 метра) в биотопах, используемых для зимовки. После этого приводятся данные по температуре зимовальных камер и температуре тела чесночниц, анализируется пространственное размещение особей в почвенном профиле.

Второй подраздел посвящен фенологическим изменениям зимовки чесночницы в условиях трансформации климата. Предваряется двумя страницами обзора литературы по влиянию изменений климата на фенологию амфибий. После этого соискатель приводит реконструкции динамики продолжительности зимовок и предзимовочной эстивации, дат начала и окончания зимовок, изменения глубины залегания в почвенном профиле. Соискателем построены оригинальные регрессионные модели, основываясь на дате перехода средних температур через отметку 4.5°C в почвенном профиле зимовки. Для дат начала периода предзимовочной эстивации использовался показатель относительной влажности воздуха в приземном слое, равный 50%. По каждой из характеристик приводятся графики динамики параметра, тенденций изменения, вейвлеты спектра преобразования Морле и скейлограммы спектра мощности, в тексте также приводятся некоторые статистические критерии, делается акцент на основных обнаруженных закономерностях. Проведенный анализ показал, что продолжительность зимовки за последние 20 лет сократилась в среднем на 22 дня, около половины сокращения произошло в последние 10-12 лет. В конце подраздела в рамках обсуждения полученные результаты сопоставляются с данными других исследователей. На основании экстраполяции регрессионной модели, соискателем делается интересное предположение, что при сохранении современного климатического тренда на севере Нижнего Поволжья продолжительность зимовки чесночницы может сократиться до минимума или даже полностью прекратить свое существование в течение 315 лет.

Третий подраздел посвящен фенологии нерестовых миграций бесхвостых амфибий,

включает небольшое введение, подчеркивающее важность исследований фенологии амфибий, после чего приводятся и анализируются собственные данные по датам началам, кульминации и окончания нерестовых миграций трех видов – чесночницы, жерлянки и озерной лягушки. Эти данные сопоставляются с температурой воды, приводится анализ межвидовых различий. Обсуждаются основные факторы, влияющие на сроки прихода в нерестовые водоемы, результаты сравниваются с данными других исследователей. В конце подраздела приводится вывод о четкой сезонной последовательности прибытия видов в нерестовый водоём (сначала чесночница, затем жерлянка, потом озерная лягушка). Наступление отдельных фаз нерестовых миграций определяется критическими значениями температуры воздуха и воды в нерестовых водоёмах, специфическими для каждого конкретного вида, а также особенностями хода температуры в течение конкретного года.

Замечания по Главе 3.

- *Необходимо, на мой взгляд, везде указывать, что в разделе анализируются «реконструированные данные».*

- *На странице 59 на рисунке 3.6. (б) на графике тенденций изменения предзимовочной эстивации (линейное сглаживание по данным за 30 лет) видно резкое падение параметра в конце 1960-х. В тексте на этот счет нет комментариев, а приводится утверждение, что тенденции к существенному изменению продолжительности предзимовочной эстивации не обнаружено. Хотелось бы узнать мнение соискателя, о чем может говорить такой перепад на графике.*

- *Вызывает вопросы приведенная реконструкция изменений глубины залеганий чесночницы на зимовке, которая приведена соответственно глубине почвенного профиля, где температура составляла 3.5°C. Однако выполненные соискателем собственные исследования (стр. 50, рис. 3.3.), показывают, что разброс температур в зимовальных камерах составлял от 1 до 6.8°C, и глубина зимовки варьировала тоже в широких пределах (от 55 до 120 см).*

Четвертая глава «Размерно-весовая и половая структура популяций бесхвостых амфибий», изложена на 18 страницах в трех подразделах, каждый из которых посвящен отдельному виду (чесночнице, жерлянке, озерной лягушке) и выстроен по одной схеме. Приводятся размерные данные для самцов и самок, затем анализируется половой диморфизм и соотношение полов, межгодовые различия, высказываются предположения о причинах различий, приводятся сопоставления с литературными данными. Для чесночницы проанализирован более широкий объем данных, проанализированы вторичная (сеголетки, проходящие метаморфоз) и третичная половая структура популяций чесночницы, как из района исследований, так из долин других рек Саратовской области. По итогам анализа дается прогноз, что в условиях потепления климата будет усиливаться феминизация популяций чесночницы,

что при сохранении существующего тренда изменения температуры, может привести к нарушению репродукции вида.

Для озерной лягушки отмечен дисбаланс полов в пользу преобладания самцов, который свидетельствует, по мнению соискателя, с одной стороны, об исключительном экологическом благополучии района исследований и об отсутствии антропогенного загрязнения нерестовых водоёмов, а, с другой, указывает на негативные перспективы репродукции популяции в ближайшие годы.

Высокую вариабельность размерно-весовых характеристик в популяциях жерлянок соискатель объясняет небольшим числом возрастных групп половозрелых особей, также нестабильной гидрологической обстановкой в нерестовых водоёмах.

Замечания по Главе 4.

- В главе анализируются данные по половой структуре сеголеток, что никак не отражено в методической главе. Если это данные из литературы, то следовало бы указать это в таблице 4.6 (стр. 95).

Последняя **пятая глава** «Репродуктивные характеристики самок бесхвостых амфибий» изложена на 30 страницах, состоит из небольшого введения, посвященного актуальности и важности изучения репродуктивных характеристик с акцентом на их роль в процессах субсидирования водных экосистем, и трех подразделов. Первый подраздел описывает сходимость результатов определения плодовитости бесхвостых амфибий методами полного и частичного подсчета яиц на примере обыкновенной чесночницы. Обосновывается важность количественных оценок плодовитости, рассматриваются применяемые другими авторами методики, их недостатки, затем приводятся собственные данные, которые показывают высокий уровень сходимости (выше 95%) результатов расчетного метода определения плодовитости с контрольными значениями, полученными при полном подсчете числа яиц в яичниках. Отмечается применимость метода только при использовании сухого веса, при этом убедительно обосновывается нецелесообразность определения весовых характеристик для кладки уже отложенной в нерестовом водоёме, так как на содержание воды в ней оказывает заметное влияние ряд трудно учитываемых факторов.

Второй подраздел пятой главы описывает репродуктивные характеристики самок обыкновенной чесночницы, третий подраздел – самок жерлянки и озерной лягушки. В каждой части приводятся и анализируются данные по размерам тела, весовым характеристикам, величине кладок, сухому весу одного яйца, сухому весу икры, доля сухого веса половых продуктов от сухого веса самки, зависимость веса половых продуктов от длины тела, от живого веса, от сухого веса. Главным составляющим пятой главы является статистический анализ, который включает построение и анализ регрессионных моделей и факторный анализ

репродуктивных характеристик. Для чесночницы выделено два фактора, определяющие дисперсию данных. Первый обусловлен сопряженным варьированием размерно-весовых признаков с числом яиц в кладке, сухим весом половых продуктов и долей половых продуктов от веса самки, второй имеет меньшее значение и сопряжен со средним сухим весом одного яйца. Факторный анализ по тем же характеристикам для озерной лягушки позволил выделить два фактора, определяющих более 89% дисперсии фактических данных. Первый фактор можно считать характеристическим, поскольку он ассоциирован более чем с тремя исследуемыми признаками, второй фактор может быть интерпретирован как степень зрелости половых продуктов. Для жерлянки факторный анализ позволил выделить три фактора, определяющих более 88% дисперсии фактических данных. Первый фактор связан с влиянием содержания сухого вещества в теле самки на число яиц в кладке и долю половых продуктов от сухого веса самки. Вторым фактором ассоциирован с размерно-весовыми характеристиками живых самок и оказывает существенное влияние на сухой вес половых продуктов. Третий фактор, наименее весомый, может быть интерпретирован как степень зрелости овоцитов, поскольку в наибольшей степени определяется сухим весом одного яйца.

Проведенный соискателем в пятой главе анализ репродуктивных характеристик самок из популяций трех видов амфибий показал, что межпопуляционные и межгодовые различия выражены слабо у видов, которые в течение года связаны с водоемами (краснобрюхой жерлянки и озерной лягушки). В то же время у наземных видов (обыкновенной чесночницы) плодовитость одноразмерных самок уменьшается, что, как предполагает соискатель, связано с аридизацией климата и с уменьшением продолжительности периода, пригодного для питания амфибий в наземных условиях и связанного с этим процессом синтеза половых продуктов.

Замечания по Главе 5.

- Соискателем приводятся данные, доказывающие, что репродуктивные характеристики самок жерлянки и озерной лягушки не проявляют согласованного варьирования ни с одной из исследованных особенностей нерестовых водоемов, характеризующих их в год предшествующий нересту, а также с особенностями зимовки. Однако не удалось найти таких же данных по корреляции репродуктивных характеристик чесночницы с особенностями водоемов и условиями зимовки. Проводилась ли такая оценка факторов среды для репродуктивных характеристик чесночницы?

- По итогам главы делается вывод, что условия среды, характеризующие нерестовые водоёмы в течение года, предшествующего нересту, оказывают слабое влияние на репродуктивные характеристики самок жерлянки и озерной лягушки, а наибольшее воздействие на их формирование оказывают различные размерно-весовые характеристики (длина тела, живой вес, содержание вещества в теле самки). Однако, на мой взгляд, выглядит

дискуссионным утверждение, что перечисленные размерно-весовые параметры не зависят от условий среды. В работе несколько раз упоминалось влияние предшествующих погодных условий на структуру популяции, поэтому при корреляционном анализе было бы интересно использовать не только данные предыдущего года, но и данные за несколько лет.

После пятой главы идет **заключение** на трех страницах, в котором резюмируются основные результаты работы, акцентируется внимание на новизне работы и научной значимости. Завершается работа шестью выводами, соответствующими целям и задачам проведенного исследования.

Диссертационная работа отличается высокой степенью **научной новизны**. По результатам работы получены новые данные о температурных параметрах зимовок амфибий и фенологии нерестовых миграций. Установлена последовательность нерестовых миграций видов, выявлены закономерности трансформации параметров зимовки чесночницы, показаны тенденции изменения размерно-весовой и половой структуры массовых видов амфибий. Впервые проведен сравнительный анализ различных репродуктивных характеристик самок из популяций трех видов амфибий. Помимо этого, соискателем был разработан расчетный метод определения плодовитости чесночницы, который показал достаточно высокий уровень сходимости с контрольными значениями, полученными при полном подсчете числа яиц в яичниках.

Результаты диссертационной работы, несомненно, имеют **научно-практическую значимость**. Построенные соискателем регрессионные модели, основанные на фактических данных за более чем столетний период, позволяют делать обоснованные прогнозы о климатических трендах, которые могут быть использованы при прогнозировании состояния популяций видов, а также при разработке и планировании природоохранных мероприятий. Также для прогнозирования состояния популяций могут быть использованы полученные соискателем количественные оценки плодовитости, размерно-весовых характеристик самок, веса половых продуктов. Описанная в работе методика определения плодовитости самок по частичному подсчету яиц в кладке, позволит существенно снизить исследовательское усилие при сохранении приемлемого уровня точности. Полученные регрессионные связи между размерными и репродуктивными характеристиками позволят осуществлять неинвазивные исследования данных видов в процессе долговременных мониторинговых исследований. Кроме того, количественные данные о весе половых продуктов могут быть использованы для исследований баланса поступления веществ в озерные экосистемы в ходе нереста бесхвостых амфибий.

Степень обоснованности и достоверности научных положений и выводов подкрепляется объемами материала и проанализированных данных. Исследование включало как трудоемкие полевые методы, так и насыщенную лабораторную работу. Изучение факторов

среды проводилось с использованием современных точных приборов термохронов, и дополнялось анализом архивов погоды за продолжительный срок. Достоверность подкрепляется использованием множества тщательно описанных статистических методов, арсенал которых свидетельствует о том, что соискатель хорошо владеет этой составляющей научного анализа.

Результаты исследования опубликованы в 14 печатных работах, в том числе 10 в журналах из списка ВАК, а также изложены в докладах на четырех конференциях. Отдельно стоит отметить статью в авторитетном зарубежном журнале Salamandra. Все публикации соответствуют тематике диссертации, в них отражены все основные результаты исследований соискателя.

Несмотря на ряд замечаний, не вызывает сомнений, что **диссертация является** **завершенной научно-квалификационной работой**, которая решает ряд интересных задач, имеющих большое значение для отдельных направлений экологической науки. Методические наработки, изложенные в работе, могут существенно помочь другим исследователям. Диссертация написана грамотным языком, опечатки встречаются лишь эпизодически, не мешая восприятию работы. **Содержание автореферата соответствует** тексту, основным идеям и выводам диссертации.

Диссертационная работа Иванова Глеба Алексеевича на тему «Репродуктивная экология бесхвостых амфибий в долине р. Медведицы (Саратовская область)», представленная на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08-экология (биология) **соответствует** требованиям пп. 9-11, 13, 14 «Положения о присуждении ученых степеней», принятых Постановлением Правительства РФ № 842 от 24 сентября 2013 г. Соискатель заслуживает присуждения искомой степени.

Кандидат биологических наук, научный сотрудник
Лаборатории экологии водных сообществ и инвазий
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский проспект, 33
Тел. 8-495-952-72-93; e-mail: ivbash@mail.ru



Башинский И.В.



Подпись Башинского И.В.
Я подтверждаю, зав. канц. ИПЭЭ РАН Глебов
"08" 11 2017 г.