

Отзыв официального оппонента
на диссертацию Коробушкина Даниила Игоревича
«Роль водной субсидии в энергетическом балансе и формировании структуры
населения почвенных беспозвоночных прибрежных экосистем»,
представленную на соискание учёной степени
кандидата биологических наук
по специальности 03.02.08 – Экология (биологические науки)

С середины 50-х годов прошлого столетия структура сообществ почвенных беспозвоночных была предметом многочисленных исследований. Именно поэтому этой теме посвящено огромное количество работ. Особую группу среди них составляют исследования потока энергии и веществ в пищевых цепях. В течение последних 30 лет для решения этих задач активно используются методы элементного (изотопного) анализа.

Диссертационная работа Даниила Игоревича Коробушкина посвящена изучению роли водной субсидии углерода и азота в энергетическом балансе населения почвенных беспозвоночных прибрежных экосистем. Актуальность заявленной темы определяется явным дефицитом сведений о потоке энергии в граничащих водных и наземных экосистемах, количественной оценке водной субсидии в наземные экосистемы, её мощности и степени влияния на структуру сообществ почвенных беспозвоночных.

Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы и 10 таблиц приложения. Объём основного текста - 161 страница, включая 78 рисунков и 12 таблиц. Список цитируемой литературы содержит 323 источника, 182 из которых - на иностранных языках.

Во введении кратко и предельно конкретно охарактеризованы проблемы, связанные с темой диссертационного исследования, сформулированы цель, задачи и выносимые на защиту положения, охарактеризована научная новизна, а также теоретическое и практическое значение работы.

Первая глава содержит литературный обзор данных, касающихся структуры прибрежных экосистем и потока энергии в них. Особое внимание уделено почвенной макрофауне прибрежных зон как пресных водоёмов, так и морей, а также пищевым сетям, связывающим водные и наземные экосистемы. Отдельно кратко охарактеризованы принципы и методы изотопного анализа в экологических исследованиях.

В качестве единственного замечания к этой главе, отмечу - на стр. 19 указано, что «... *Наиболее отчётливые трофические связи с водными беспозвоночными прослеживаются у гигрофильных прибрежных жуужелиц, а наименьшие – у животных-стратобионтов ...*». Сравнение групп почвенных животных, выделенных на основании разных критериев (отношение к режиму увлажнения и ярусу обитания) – некорректно. Стратобионты вполне могут быть гигрофилами, гигрофилы – стратобионтами, а жесткокрылые – и теми, и другими.

Вторая глава посвящена обзору основных методов исследований. При этом отдельно рассматриваются методы, использовавшиеся для сбора и анализа данных в экосистемах без водной субсидии и в прибрежных экосистемах. При описании полевых исследований кратко, но достаточно ёмко, охарактеризованы особенности четырёх стационаров и модельных биотопов на каждом из них. Наряду с собственными полевыми изысканиями диссертант провёл анализ литературных данных, касающихся изотопного состава углерода и азота в тканях почвенных беспозвоночных лесных

экосистем умеренной зоны, что представляет интерес с методической точки зрения. Заявленные методы статистического анализа данных достаточны и вполне адекватны.

В качестве замечаний следует указать:

1. В главе недостаёт сводной таблицы, отражающей объём материала, собранного на каждом из стационаров каждым из заявленных методов, а также сроки взятия проб и учётов почвенными ловушками.
2. Из текста диссертации непонятно, как соотносились сроки взятия почвенных проб и учётов почвенными ловушками. В частности, указано, что в Окском заповеднике почвенные пробы отбирались в июне, а почвенные ловушки функционировали в мае-июне.
3. Сроки сбора материала на стационарах Белого и Чёрного морей в автореферате указаны достаточно конкретно: июль-август 2009 г. и июнь 2009 г., тогда как в тексте диссертации автор ограничился расплывчатым указанием – летом 2009 г.
4. С методической точки зрения вызывает нарекания предельная краткосрочность учётов почвенными ловушками - в каждом из модельных биотопов экспонировалось по 10 ловушек в течение одной декады. Полученные таким образом данные можно использовать только как вспомогательные, да и то с большой оговоркой.
5. Заявляя мета-анализ, как один из методов статистического анализа данных, диссертанту следовало включить в текст или в состав отдельного приложения сводную таблицу, содержащую данные о модельных видах/группах почвенных беспозвоночных: объёмы выборок, количество повторностей, разброс значений и средние для $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$, тоже для нормированных по опад значений, стандартные ошибки средних и т.п. Некоторые из этих данных представлены в Таблицах 2.1 и 3.1, однако далеко не все.
6. На стр. 27 неверно указано количество отобранных пар величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ (421 вместо 420) и доля пар, представляющих единичные пробы (56,6% вместо 46,6%).

В третьей главе обсуждаются особенности изотопной ниши почвенных беспозвоночных лесов умеренного пояса в отсутствии водной субсидии. Анализ литературных и оригинальных данных позволили диссертанту выявить диапазон значений изотопного состава углерода и азота, характерный для почвенных беспозвоночных лесов умеренного пояса. Сам подход интересен с методической точки зрения, а результат - в практическом плане. Пожалуй, впервые заданы конкретные границы изотопной ниши почвенной макрофауны в пределах крупной фитоценологической единицы конкретной природно-климатической зоны. В целом выявленные границы изотопной ниши почвенной макрофауны могут быть приняты в качестве типичных для данного типа сообществ.

Замечания к этой главе следующие:

1. При обсуждении степени отличий изотопного состава тканей почвенных беспозвоночных из 8 биотопов (литературные данные) приводятся результаты теста Краскелла-Уоллиса. Однако, анализируя графики, представленные на Рис. 3.2 и 3.3, сложно оценить степень различий между отдельными биотопами. На мой взгляд, дополнительно следовало сравнить пары биотопов, используя тест Манна-Уитни, результаты которого можно было указать на соответствующих графиках, или представить в виде отдельных таблиц в тексте или в приложении.
2. В таблице 3.1 некоторые цифры, характеризующие разницу между хищниками и сапрофагами по значениям $\Delta^{15}\text{N}$ и $\Delta^{13}\text{C}$, указаны неверно.

3. Странно, что область значений, охватывающая 95% всей анализируемой выборки (Рис. 3.5, 4.25, 4.53, 5.2, 5.5), ограничена не эллипсом, а прямоугольником.

Центральное место диссертационного исследования занимает четвёртая глава, в которой даётся оценка влияния водной субсидии пресноводных водоёмов на формирование структуры почвенного населения прибрежных местообитаний.

На примере двух типов пресных водоёмов детально описаны изменения изотопного состава основных таксономических и функциональных групп почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от водоёмов. Интерес представляют данные о количественной оценке содержания водного углерода в тканях почвенных беспозвоночных, относящихся к различным трофическим группам. Вопреки вероятным ожиданиям вклад водного углерода в энергетику этих сообществ ограничивается первыми сотнями метров от уреза воды. При этом по мере удаления от водоёмов изотопная подпись сообщества всё больше и больше приближается к типичной для лесов умеренного пояса.

Ещё один важный результат - оценка влияния степени эвтрофикации водоёмов и богатства почвы органическим веществом на интенсивность водной субсидии в цепи питания приводных экосистем. Доказано, что её вклад в энергетический баланс почвенного населения тем больше, чем беднее почва, а пойменно-русловые процессы чётко выражены. При этом включение водного углерода происходит, главным образом, благодаря деятельности сапрофагов, а передача по пищевой сети – активности хищников.

Замечания к этой главе наиболее многочисленные. Часть из них касается представления первичного материала, часть – интерпретации полученных данных.

1. На стр. 56 указано, что «... Численность сапрофагов и фитофагов была минимальна у уреза воды, а максимум численности этих групп был отмечен в пределах наиболее удалённых от воды пробных площадок ...». Однако это справедливо только для фитофагов, тогда как максимум численности сапрофагов регистрировался на площадке в 5 м от уреза воды, а на наиболее удалённой площадке она была практически такой же, как на площадке у воды (см. Рис. 4.2 б).
2. На стр. 63-64 указано, что «... При удалении от старицы увеличивалась биомасса сапрофагов и фитофагов ...». Однако, как и в предыдущем случае, это справедливо только для фитофагов. Биомасса сапрофагов была максимальной на площадке в 5 м от уреза воды, а на более удалённых площадках она оказалась даже меньше, чем у воды (см. Рис. 4.9 б).
3. На стр. 82 указано, что «... Наиболее низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ тканей личинок щелкунов были отмечены в пределах площадки у уреза воды и в 5 м от старицы ...». Однако, это справедливо только для *Athous niger*, тогда как у *Ampedus baltheatus* содержание $\delta^{13}\text{C}$ возросло более чем на 2‰ (см. Рис. 4.27) Кроме того, личинки *Ampedus baltheatus* развиваются в гнилой древесине и буровой муке ксилофагов под отстающей корой хвойных, реже лиственных деревьев. Какое отношение он имеет к почвенной фауне?
4. На стр. 86 указано, что «... Наибольшее содержание углерода водного происхождения было отмечено в тканях гигрофильных видов, а наименьшее – ксерофильных ...». Однако в легенде к Рис. 4.32 б указаны не ксерофилы, а мезофилы.

5. На стр. 93 указано, что площадка, находившаяся на максимальном удалении от воды на стационаре «Глубокое озеро», располагалась в 30 м от уреза воды, тогда как в Главе 2 «Материал и методы» указано, что это расстояние составляло 50 м.
6. На стр. 100 указано, что «... суммарная биомасса почвенной макрофауны статистически значимо не менялась, несмотря на то, что была немного выше у уреза воды ...». Это в какой-то степени справедливо для трансекты I. Однако, даже средние значения для двух трансект не позволяют говорить, что биомасса отличалась немного, поскольку у уреза воды она составила в среднем 2200 мг/м², а в 50 м от берега – около 1500 мг/м², т.е. разница составила почти 1/3 (см. Рис. 4.46).
7. То же самое касается биомассы пауков, о которой написано, что «...по обеим трансектам она была несколько выше у уреза воды, чем на более удалённых площадках ...». Однако, судя по средним значениям для двух трансект, представленных на Рис. 4.47 а, биомасса пауков на этих площадках различается более чем в 3 раза (350 мг/м² против 110 мг/м²), что вряд ли можно охарактеризовать, как несколько выше.
8. Таксономические группы почвенной макрофауны при анализе численности и биомассы не совпадают. Так, на Рис. 4.3 приведена численность личинок всех жесткокрылых и личинок двукрылых, а на Рис. 4.10 приведена биомасса только личинок щелкунов. При этом биомасса группы «Остальные» варьирует в зависимости от трансекты и биотопа от 1/4 до 1/2 от общей биомассы учтённых почвенных беспозвоночных.
9. При обсуждении численности отдельных таксономических групп диссертант оперирует количеством экз./м². Однако в тексте не указано, что это средние значения, о чём приходится только догадываться. Кроме того, не понятно, это данные за какой-то один из двух годов исследований, или усреднённые данные за оба. Последнее замечание относится и к Рис. 4.1-4.14.
10. На Рис. 4.24 не приведены данные изотопного состава почвы, опада, тканей растений и почвенных животных из березняков, тогда как во всех предыдущих и всех последующих случаях они присутствуют.
11. На Рис. 4.53 не приведены значения изотопного состава водного детрита, а также опада для площадки в 5 м от уреза воды.
12. Результаты проведённых тестов Тьюки при сравнении изотопного состава функциональных групп и отдельных видов почвенных беспозвоночных с разных площадок следовало привести в качестве отдельной таблицы приложений.
13. Некоторые предположения диссертанта выглядят необоснованными. Например, на стр. 116 читаем: «... Большинство влаголюбивых видов пауков, отобранных в Окском заповеднике, относятся к экологической группе бродячих пауков, основную пищу которых составляют напочвенные животные. В связи с этим, можно предположить, что основу рациона этой группы составляли атмобионтные коллемболы, доля водного углерода которых в среднем равнялась 43±4% ...». На каком основании сделано это предположение?
14. Отдельно останавлиюсь на жуке-жужелице. По представленным в диссертации данным, в результате ловушечных учётов в Окском заповеднике за 2 сезона было выявлено 25 видов жужелиц, на стационаре «озеро Глубокое» – 9 видов. Вместе с тем, по данным О.С. Трушицыной (2010) на лугах окской поймы почвенными ловушками регистрировалось от 36 до 69 видов жужелиц, а общий видовой список включал 142 вида. Что касается оценки уловистости по результатам учётов за 1 декаду. На стр. 114-115 диссертант пишет: «... по экологическим и пищевым предпочтениям можно выделить группу хищных видов-специалистов, целенаправленно

охотящихся на добычу водного происхождения среди жуужелиц это *Oodes helopioides* ...» и далее «... если в 0,5 м от водоёма его динамическая плотность составляла около 8 экз./100 л-с, то уже в 5 м от старицы она не превышала 1 экз./100 л-с ...». Для мая-июня это катастрофически низкие значения. По данным той же О.С. Трушицыной (2010) на заливаемых лугах Окской поймы динамическая плотность *Oodes helopioides* в середине июня достигала 160 экз./100 л-с, а на сухих, удалённых от воды участках в течение сезона она варьировала от 20 до 53 экз./100 л-с. Совершенно очевидно, что краткосрочность учётов почвенными ловушками сыграла с диссертантом злую шутку. По таким данным, ни о какой структуре сообщества говорить не приходится.

15. Основной претензией к данной главе, как и к работе в целом, является полное игнорирование сезонного аспекта при обсуждении структуры сообществ почвенной макрофауны. Взятие почвенных проб и учёт 10 ловушками в течение всего одной декады даёт фактически одномоментный срез. Обсуждать всерьёз структуру сообщества по этим данным, тем более говорить о динамической плотности модельных групп беспозвоночных – верх самонадеянности. Речные поймы представляют собой динамичные экосистемы. Нестабильный гидрологический режим оказывает сильнейшее влияние на структуру почвенной биоты. Весенний разлив вынуждает многие виды мигрировать на сухие незаливаемые участки, которые используются в качестве станций переживания. Похожая картина наблюдается в конце вегетационного сезона, когда часть видов, населяющих влажные пойменные биотопы, мигрируют на высокие незаливаемые участки в поисках мест зимовки. В каждый из этих моментов времени структура сообществ почвенных беспозвоночных может резко измениться. Логично полагать, что и масштабы водной субсидии должны заметно различаться на протяжении сезона. К сожалению, этот важный и, несомненно, интересный вопрос остался за рамками данного исследования.

Пятая глава посвящена оценке роли водной субсидии в обеспечении энергией приморских сообществ почвенных беспозвоночных. Сравнение двух контрастных по условиям вариантов – с ярко выраженной приливно-отливной активностью на Белом море и практически отсутствием таковой на Чёрном – грамотный и удачный выбор. Следует отметить выявленные отличия трофической структуры приморских сообществ почвенных беспозвоночных, в которых основными акцепторами водного углерода являются сапрофаги, а не хищники, как в прибрежных сообществах пресноводных водоёмов. Закономерное снижение доли водного углерода по мере удаления от уреза воды, установленное для сообществ почвенных беспозвоночных прибрежной зоны пресных водоёмов, подтверждается и для приморских сообществ. При чём влияние волной субсидии в обоих случаях сходно и ограничено первыми сотнями метров.

К данной главе замечаний практически нет. Некоторое удивление вызывает отсутствие в учётах, пусть даже качественных, жуужелиц, по меньшей мере, на беломорском побережье. Исходя из собственного опыта, знаю, что численность некоторых видов (*Nebria rufescens*, *Bembidion bipunctatum*, *Pterostichus adstrictus*, *Amara fulva*, *Dicheirotrichus gustavi*) в непосредственной близости от моря может быть достаточно высока.

Завершающие диссертацию «Заключение» и «Выводы», в которых кратко отражены основные результаты исследования, изложены лаконично и предельно конкретно.

Несмотря на значительное количество высказанных замечаний, часть из которых носят дискуссионный характер, общая оценка данной работы – в целом положительная. Диссертационная работа Даниила Игоревича Коробушкина является оригинальным, основанным на значительном фактическом материале научным исследованием, в результате выполнения которого были решены задачи как теоретического, так и практического значения.

Содержание диссертации соответствует указанной специальности - 03.02.08 – Экология (биологические науки). Содержание автореферата соответствует содержанию диссертации. Положения диссертации отражены в 14 печатных работах, в том числе 3 статьи в рецензируемых научных журналах, входящих в список изданий, рекомендованных ВАК РФ.

Диссертационное исследование «Роль водной субсидии в энергетическом балансе и формировании структуры населения почвенных беспозвоночных прибрежных экосистем» полностью соответствует требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям, изложенным в пунктах 9-14 главы II Постановления Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842 о порядке присуждения учёных степеней, а её автор - Даниил Игоревич Коробушкин - заслуживает присуждения учёной степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 – Экология (биологические науки).

Директор Учебно-научного центра экологии и биоразнообразия
Московского педагогического государственного университета
доктор биологических наук

Маталин Андрей Владимирович

01.02.2016 г.

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
«Московский педагогический государственный университет» (МПГУ)
Почтовый адрес: 119991, г. Москва, ул. Малая Пироговская, д. 1, стр. 1, каб. 123
Сайт университета: <http://mpgu.pf>,
Электронная почта: ze@mpgu.edu, ecobio@mpgu.edu
Телефон: +7 (495) 683-16-34, +7 (495) 686-41-78; Факс: +7 (499) 245-77-58