

**ОТЗЫВ официального оппонента
на диссертацию ЖАРОВА АНТОНА АЛЕКСАНДРОВИЧА
«Структура и закономерности формирования тафоценозов малых водоемов»,
представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук
по специальности 03.02.10 – гидробиология.**

Актуальность темы. В настоящее время всё большее значение приобретают исследования в различных областях биологии, направленные на прогнозирование изменений в наземных и водных сообществах из-за глобальных изменений климата и человеческой деятельности. Однако лучшие прогнозы будущих изменений экосистем основываются на изучении их прошлого, поскольку в истории Земли случались ситуации, аналогичные тем, которые могут случиться в будущем: эпизоды с более теплым климатом, экологические кризисы и т.д. Поэтому палеоэкология является одной из наиболее востребованных биологических наук. Сообществам континентальных водоемов в палеореконструкциях отводится особое значение, поскольку донные отложения этих водоемов являются архивами, в которых сохраняется информация о прошлом экосистем в виде остатков различных организмов. К сожалению, эта летопись неполна, поскольку разные животные и растения сохраняются в донных отложениях в разной степени. Они формируют своеобразные аналоги сообществ, тафоценозы – погребенные в осадке комплексы остатков организмов (Янин, 1990).

Палеолимнологией занимается относительно большое число специалистов, однако методология данного направления науки недостаточно отработана. В настоящее время в связи с большой специализацией науки учеными уделяется явно недостаточно внимания изучению тафоценозов. Обычно исследуются некоторые модельные группы животных, растений и водорослей, остатки которых хорошо сохраняются в донных отложениях, иногда комбинируют данные по нескольким группам. Однако для многих организмов плохо изучены их тафономические свойства, что сильно осложняет интерпретацию получаемых результатов.

Диссертация Антона Александровича Жарова посвящена именно этой проблематике. Целью работы поставлено «выявить особенности формирования тафоценозов небольших водоемов Северной Евразии, изучить их структуру и соответствие материнским сообществам», и эта цель успешно достигнута.

Научная новизна и практическая значимость работы. Полученные результаты следует рассматривать как принципиально новые. Особенно важно, что А.А. Жаров обратил внимание на малые водоемы, которые ранее никогда не становились объектами специальных работ. Автором диссертации выявлены факторы, которые могут в значительной степени осложнить проведение палеолимнологического анализа, базирующегося на отдельных индикаторных группах. В частности, продемонстрирована неравномерность распределения остатков различных организмов по площади дна водоема, что опровергает ранее высказывавшееся предложение брать единственную пробу в центре водоема с целью полной инвентаризации таксономического состава основных индикаторных групп в водоеме. В то же время, диссертантом делается заключение о том, что подобные сложности не ставят под сомнение правомерность применения палеозоологического анализа в целом. Автором показано, что метод группового альго-зоологического анализа recentных тафоценозов может быть использован в качестве экспресс-метода оценки состава биоценозов современных озерных экосистем, поскольку в любой точке водоема имеет место частичное перемешивание остатков организмов, продукция которых происходит в разных частях акватории. Более того, А.А. Жаровым показано, что тафоценозы малых водоемов имеют региональные особенности, что открывает перспективы типологизации водоема по составу остатков в их донных отложениях и выявлению типов палеоводоемов. Важное значение для выработки

методики проведения палеозоологического анализа имеет проведенное автором диссертации сравнение двух методов подсчета остатков в пробе, по общему числу остатков и по числу особей, которое показало высокую сходимость результатов двух методов. Не вызывает сомнений, что полученные А.А. Жаровым выводы могут быть использованы при написании методических пособий по палеолимнологическому анализу, а также при проведении специальных курсов палеолимнологии и палеоэкологии для студентов ВУЗов.

Обоснованность и достоверность научных положений и выводов. Все полученные результаты и сформулированные выводы хорошо обоснованы. В исследовании использован трудоемкий комплексный подход к изучению остатков живых организмов в донных отложениях, позволяющий получить максимальное количество информации о составе тафоценоза на основании методики трехуровневого комплексного альго-зоологического анализа по схеме, предложенной Н.Н. Смирновым. При этом все результаты, полученные на разных модельных водоемах, подвергнуты статистическому анализу (кластерный анализ, анализ главных компонент, дисперсионный анализ ANOVA), также статистическими методами оценена достоверность полученных выводов. С точки зрения обоснованности выводов работа явно соответствует высоким международным стандартам. Наконец, достоверность результатов подтверждается тем, что они были опубликованы в высокорейтинговых отечественных и зарубежных журналах, входящих в базу данных Web of Science Core Collection. Кроме того, результаты были доложены на ряде международных и всероссийских научных конференций.

Структура и содержание работы. Диссертация изложена на 148 страницах машинописного текста. Работа состоит из введения, списка работ, опубликованных по теме диссертации, благодарностей, семи глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. В библиографическом списке приведено 379 источников, в том числе 314 – на иностранных языках. В работе приведено 20 рисунков и семь таблиц, еще одна большая таблица приведена в Приложении.

ВВЕДЕНИЕ диссертации написано по стандартной для таких работ схеме и содержит все необходимые пункты, рекомендованные ВАК.

Глава 1 (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ) состоит из трех подразделов: (1) описания истории изучения субфоссильных остатков растений и животных в отложениях болот и озер в России, (2) характеристики некоторых групп организмов, остатки которых сохраняются в отложениях, с тафономическими комментариями и (3) разбора проблемы тафоценоза водоема как “кривого зеркала” водных экосистем. Это обширная и проработанная глава, написанная детально и с привлечением большого числа источников. По ее итогам автором делается вывод об ограниченности наших знаний по соответствию тафоценозов материнским сообществам, а также по особенностям их структуры и формирования, то есть, обзор литературы подводит читателя к целям и задачам диссертации.

Замечания к 1-й главе. Диссертант дает детальный обзор развития палеолимнологии в России, однако упоминает лишь отдельные работы зарубежных авторов по этой тематике. Чтобы подчеркнуть приоритет и заслуги отечественных ученых в данной области, лучше было бы дать этот исторический обзор в более широком международном контексте.

А.А. Жаров пишет, что пресноводные мшанки не отмечены из отложений древнее мела, однако он упустил из виду, что статобласты *Phylactolaemata* давно описаны из многих юрских местонахождений (Виноградов, 1985) и найдены в триасе (Shcherbakov, 2008).

Диссертант указал, что ископаемые комары семейства Chaoboridae известны с конца мезозоя, однако древнейшие хаобориды описаны из ранней юры, то есть они на сотню миллионов лет древнее (Lukashevich, 1996). Он пишет, что личинки хаоборид

населяют пелагиаль, но личинки *Chaoborus* при некоторых условиях опускаются на дно и даже зарываются в ил (Лепнева, 1950).

Глава 2 (МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ) содержит информацию о районе исследования, общей методике отбора наилков и колонок донных отложений, хранении и камеральной обработке образцов, приготовлении микропрепараторов, идентификации и количественному учету остатков, а также дизайн отдельных исследований и критериях выбора водоемов для них. Глава снабжена иллюстрациями использованного оборудования (некоторые пробоотборники были специально изготовлены по заказу автора по аналогии с ранее предлагавшимися образцами), а также фотографиями основных объектов исследования, выполненными автором во время разбора проб, изученных при подготовке диссертации. Подробно освещены методы статистической обработки результатов, которые несколько различались при решении разных задач. Следует отметить, что методы хорошо соответствуют специфике задач.

Замечания по терминологии и методам. Диссертант и некоторые другие ученые называют комплексы остатков из наилка тафоценозами, иногда даже рецентными тафоценозами. Однако наилок, или пелоген – переходный слой от водной среды к толще осадка – обильно населен разнообразными бентическими сапрофагами и бактериями, активно перерабатывающими отмершие органические остатки, так что не все найденные в пробах наилка остатки сохраняются впоследствии, когда этот слой ила будет погребен под более новыми. Значит, по отношению к наилку можно говорить только о начале перехода от танатоценоза (комплекса всех отмерших остатков) к тафоценозу (комплексу остатков, захороненных в осадке).

Диссертант использовал методику изучения комплексов органических остатков в наилке, с отбором проб из самого верхнего, полужидкого слоя донного ила мощностью 2–3 см, накопившегося за последние 3–10 лет. Пробы наилка ничем не фиксировались и до просмотра хранились в герметичной таре в обводненном состоянии при +5...+10°C (Жаров, Котов, 2017). Диссертант приравнивает комплексы остатков из проб наилка к комплексам остатков, захороненных в глубоких слоях иловых отложений, и сравнивает комплексы наилка с населением водоема, в основном с планктонным. Однако в данные пробы попадало множество разнообразных бентических организмов, которые продолжали в них жить и поедать друг друга, а затем погибали от недостатка кислорода и разлагались бактериями. По сравнению с комплексами из глубоких слоев ила, которые формировались постепенно, без катастрофических заморов, при постоянном поступлении органических остатков из толщи воды, комплексы из проб наилка скорее всего в той или иной степени обогащены бентосными формами.

В диссертации упоминается, что в некоторых случаях отбор проб производился со льда, однако сведения о времени отбора проб в списке водоемов отсутствуют. Поскольку обилие бентоса подвержено значительным изменениям в течение года и минимально зимой, различия между некоторыми пробами могут иметь сезонный характер.

Глава 3. (ПРЕДСТАВЛЕННОСТЬ ФАУНЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ТАФОЦЕНОЗАХ МАЛЫХ ВОДОЕМОВ СТЕПЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РФ) излагает результаты анализа наилков степных водоемов Волгоградской и Саратовской областей. По результатам работ автора делается вывод о том, что субфоссильные комплексы степных водоемов могут быть выделены в отдельный, весьма своеобразный тип. Степные водоемы значительно отличаются по составу наилков от водоемов лесной зоны, что обусловлено как составом их рецентной фауны, так и спецификой условий захоронения остатков. Выводы А.А. Жарова подтверждают обоснованное положение эфемерных степных водоемов с точки зрения состава биоты и тафоценозов.

Замечания. Диссертант делает вывод, что тафоценозы малых водоемов степей слабо отражают состав наблюдаемой в них фауны. Однако, преобладание в пробах из этих водоемов раковинных амеб может отражать реально очень высокую численность этих

простейших, как живых, так и их раковинок, в наилке, на порядки превышающую численность крупных и мелких ракообразных.

В таблице 1 не расшифрованы обозначения: D, R, U, M.

В таблице 2 один и тот же автор написан как Müller и Mueller.

ГЛАВА 4 (ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООГЕННЫХ ОСТАТКОВ В ТАФОЦЕНОЗЕ) посвящена исследованию проб наилков из озера Кендур (Шатурский район Московской области), отобранных по трансекте от центра водоема к берегу. Автором показано преимущественное захоронение остатков различных животных вблизи зон их продукции, то есть крайне неравномерное распределение остатков по дну озера, несмотря на простую морфометрию последнего. Подобное заключение означает, что выбор места для отбора проб отложений на каждом водоеме, а также необходимое количество проб должны определяться целью и задачами конкретного исследования. При этом в случае проведения сравнения различных водоемов следует отбирать пробы именно в самой глубокой части, как это и было рекомендовано Смирновым (2010), при этом необходимо принимать во внимание недоучет групп, обитающих в прибрежной зоне.

ГЛАВА 5 (НЕПРОПОРЦИОНАЛЬНАЯ ПРЕДСТАВЛЕННОСТЬ СКЕЛЕТНЫХ КОМПОНЕНТОВ В ТАФОЦЕНОЗАХ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ) посвящена анализу субфоссильных остатков кладоцер в 27 водоемах РФ. Автором у разных видов кладоцер выявлено различное соотношение разных частей экзоскелетов, причем оно значительно отличается от их естественных (ожидаемых) пропорций. Мало того, степень пропорциональности между отдельными частями экзоскелета в тафоценозе таксононспецифична, что крайне важно учитывать при проведении палеолимнологических реконструкций.

В пробах отмечен значительный дефицит постабдоменов почти у всех видов кладоцер, кроме *Alona affinis* и *Pleuroxus* sp. Интересно, не обусловлено ли большое число идентифицированных постабдоменов этих двух таксонов какими-то признаками, облегчающими их опознание в пробах?

ГЛАВА 6 (СРАВНЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ДВУХ МЕТОДОВ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА ОСТАТКОВ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ) посвящена сопоставлению двух методов подсчета числа остатков – по числу наиболее часто встречающегося фрагмента и по общему числу остатков, на примере 19 водоемов из тех, которые были рассмотрены в главе 5. Показано, что в целом результаты подсчетов по двум методам сходны. Это важный методический вывод, подтверждающий правомочность применения метода трехуровневого анализа, предложенного Н.Н. Смирновым (2010).

Диссертант отмечает, что для некоторых таксонов кладоцер, например, для дафниид, оценки двух методов учета остатков значимо различаются. В связи с этим возникает вопрос – насколько равномерно представлены в тафоценозах таксоны кладоцер с различной биотопической приуроченностью? Н.В. Кордэ (1960: 77) указывала без ссылки на конкретных авторов, что «в иле сохраняются главным образом придонные и литоральные кладоцера. Пелагические же формы после их отмирания и медленного опускания на дно частично разлагаются, частично поедаются другими организмами».

ГЛАВА 7 (ВЫЯВЛЕНИЕ ЛОКАЛЬНЫХ ТИПОВ ТАФОЦЕНОЗОВ НА ПРИМЕРЕ ВОДОЕМОВ РУЗСКОГО И ШАТУРСКОГО РАЙОНОВ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ) излагает результаты сравнения тафоценозов двух локальных групп водоемов по результатам альго-зоологического анализа рецентных тафоценозов на трех уровнях по методу Смирнова (2010). На всех трех уровнях анализа тафоценозов между водоемами двух территориальных групп обнаружены существенные различия. Мало того, автором показано, что тафоценозы малых водоемов отличаются от таковых больших озер по ряду показателей, что открывает возможности для выводов о размере полностью исчезнувшего палеоводоема в случае проведения экологической реконструкции по его отложениям.

Диссидент обнаружил статистически достоверно более высокое содержание остатков десмидиевых водорослей в комплексах из наилка водоемов шатурской группы по сравнению с рузской группой. Однако это различие не всегда выдерживается при сравнении индивидуальных водоемов: так, в одном из водоемов шатурской группы (пруд Sh-3) содержание десмидиевых оказалось ниже, чем в одном из водоемов рузской группы (пруд Ru-4). Интересно было бы понять, какие свойства этих прудов обусловили такие отклонения, однако характеристики водоемов в списке очень краткие.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ диссертации в краткой форме обобщает полученные автором заключения глав.

ВЫВОДЫ диссертации следует признать обоснованными и соответствующими целям и задачам.

Научные публикации по теме диссертации. Результаты исследований, проведенных в рамках диссертационной работы, представлены в 15 публикациях, из которых 7 статей – в ведущих зарубежных и отечественных рецензируемых журналах, включенных в “Перечень научных изданий и журналов, рекомендуемых Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации”. В большинстве публикаций автор диссертации выступил в роли первого или единственного автора.

Все представленные выше замечания и вопросы носят дискуссионный или рекомендательный характер и не умаляют новизну, научное и фундаментальное значение представленной к защите диссертационной работы.

Заключение.

Не вызывают сомнения актуальность, научная новизна и практическая значимость данной работы. Работа соответствует Паспорту специальности «Гидробиология». Диссертация написана хорошим литературным языком. Автореферат адекватно отражает содержание диссертации.

Диссертационная работа Антона Александровича Жарова **«Структура и закономерности формирования тафоценозов малых водоемов»** – фундаментальное, законченное современное исследование, выполненное автором самостоятельно, на высоком методическом и научном уровне. Работа полностью соответствует критериям, установленным в пунктах 9–11, 13, 14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации (№ 842 от 24.09.2013 года), и требованиям ВАК, предъявляемым к кандидатским диссертациям, а ее автор – А.А. Жаров, несомненно, достоин присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.10 – гидробиология (биологические науки).

Официальный оппонент:

Щербаков Дмитрий Евгеньевич
кандидат биологических наук,
ведущий научный сотрудник Лаборатории артропод
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук
ул. Профсоюзная, д. 123, г. Москва **П7647**
www.paleo.ru

Телефон (моб.): +7(915)325**4492**

e-mail: dshh@yandex.ru