

## ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию Короткевич Анастасии Юрьевны «Структура трофических ниш таксоцена коллембол в природных и антропогенных местообитаниях», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.15 – экология.

В последние десятилетия метод стабильных изотопов находит все более широкое применение в экологических исследованиях. Его использование позволяет получить новые знания по разнообразным аспектам функционирования живых организмов и их взаимодействия со средой обитания. В частности, он позволяет оценивать трофическую позицию видов, когда изотопный состав азота используется для определения трофического уровня организмов вне зависимости от их таксономической принадлежности, а по изотопному составу углерода можно судить о разделении трофических ниш в пределах группы видов, обладающих сходными функциями в сообществе.

Рецензируемая работа основана на современном представлении, что коллемболы, занимающие разные трофические ниши, различаются по изотопному составу, и степень перекрывания изотопных ниш позволяет решить вопрос, насколько конкурентно организовано сообщество. Ее актуальность определяется недостаточной изученностью вопроса о трофических связях и трофической специализации коллембол, в частности, ограниченностью данных о различиях трофических ниш представителей близких родов или видов одного рода, а также об изменении структуры трофических ниш при антропогенном нарушении экосистемы.

В связи с этим автор поставил своей целью, используя определение изотопного состава ( $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$ ) и представление об изотопных нишах, выявить различия структуры трофических ниш в таксоценах коллембол естественных и антропогенных местообитаний.

Задачи, направленные на достижение поставленной цели, решали вопросы сравнения структуры трофических ниш в таксоценах коллембол разных местообитаний: от природных и слабо нарушенных к значительно нарушенным и искусственно созданным. Также они были посвящены выявлению факторов

(экспериментальных и природных), которые способны повлиять на оценку трофической структуры сообщества коллембол, основанную на изотопном анализе.

Научная новизна полученных результатов заключается в том, что автором показаны закономерности изменения структуры трофических ниш сообществ почвенных животных при антропогенных нарушениях. Так, выявлено наличие двух типов таксоценов коллембол: 1) с хорошо дифференцированными нишами (в природных лесах и на лугах) и 2) с неопределённой нишевой структурой (на пастбищах и городских газонах). Показано также, что трофические ниши таксономически близких сосуществующих видов в природных таксоценах разделены, поскольку различаются хотя бы по одному из двух изученных параметров изотопной ниши. При этом причина разделения изотопных ниш заключается в питании разными ресурсами, а не в физиологических особенностях разных видов.

Теоретическое и практическое значение работы заключается в демонстрации того, что перекрытие изотопных трофических ниш является хорошим индикатором, который отражает выраженность нишевой структуры сообщества коллембол. Увеличение перекрытия ниш при антропогенных воздействиях можно интерпретировать как нарушения в функционировании детритного блока наземных экосистем и использовать этот показатель для оценки эффективности разных приемов природосберегающих технологий и рекультивационных мероприятий.

Диссертация Короткевич Анастасии Юрьевны изложена на 100 стр., включая 5 стр. приложений. Она состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и списка литературы из 234 наименований, почти 200 из них – англоязычные публикации.

В главе 1 приведен обзор литературы, в котором с достаточной подробностью рассмотрен широкий круг вопросов, относящихся к теме диссертации. Это концепция экологической ниши и нишевая организация сообществ почвенных животных; понятие об изотопной нише как отражении трофической ниши; характеристика коллембол как модельного объекта изучения организации почвенных сообществ; опыт изучения трофической экологии коллембол методом стабильных изотопов.

Глава 2 посвящена описанию материалов и методов исследования. Здесь приведена характеристика изученных местообитаний, описаны особенности отбора почвенных проб, их камеральной обработки и изотопного анализа. Также детально описаны два лабораторных эксперимента, посвященных изучению влияния хранения почвенных образцов на трофическую структуру сообщества коллембол и выяснению причин разделения трофических ниш близкородственных видов. Здесь же приведены параметры, которые использовались при описании структуры трофических ниш на основе метода стабильных изотопов, и методы статистической обработки полученных результатов.

В главе 3 приведены результаты лабораторного эксперимента по изучению влияния хранения почвенных образцов на трофическую структуру сообщества коллембол. Главный вывод – хранение образцов с живыми коллемболами в течение одного месяца значительно не меняет их изотопный состав, что позволяет использовать данный анализ при описании трофических ниш таксоцена коллембол. При более длительном хранении может происходить изменение изотопного состава пищевых объектов и тканей коллембол, что, в свою очередь, может усиливать неопределенности при исследовании их трофической специализации.

В главе 4 охарактеризовано разделение трофических ниш близкородственных видов коллембол на примере разных экосистем. Следующие далее результаты лабораторного эксперимента по выращиванию двух видов рода *Orchesella* на разных субстратах демонстрируют, что причина разделения ниш – это использование разных пищевых ресурсов, а не физиологические особенности видов.

В главах 5 и 6 охарактеризована структура трофических ниш коллембол в разных природных, антропогенно трансформированных и антропогенных местообитаниях на примере лесов, сенокосных лугов, пастбищных лугов, газонов и компостов. Убедительно показано, что по мере нарастания антропогенного воздействия происходит переход от четко выраженной трофической структуры в лесах и на лугах к слабовыраженной нишевой структуре на пастбищах и городских газонах.

Выполненное Анастасией Юрьевной Короткевич исследование трофической дифференциации коллембол хорошо взаимосвязано с исследованиями,

проводимыми в этом направлении ранее. Экспериментальный материал обсуждается корректно с достаточной обстоятельностью. Основные положения диссертации и выводы, сделанные на основе полученных результатов, хорошо обоснованы и не вызывают сомнений. В целом по содержанию и оформлению работа производит самое благоприятное впечатление. Она написана ясным научным языком и достаточно хорошо выверена. В ней грамотно использован статистический анализ. Его методы и результаты четко описаны в тексте и наглядно представлены на иллюстрациях. Полученные в работе результаты представляют собой хорошую базу для дальнейших научных исследований трофических связей животных с помощью изотопного анализа. Работа в целом свидетельствует о зрелом научном уровне диссертанта.

Вместе с тем, к работе имеются некоторые замечания.

Первое касается формулировок задачи 3 и вывода 3, т.е. «выяснить, различаются ли трофические ниши близкородственных видов при культивировании на одинаковых пищевых ресурсах» и «экспериментально показано отсутствие разделения трофических ниш близких видов при их культивировании на одинаковых пищевых ресурсах» соответственно.

Очевидно, речь здесь идет об отсутствии различий в изотопных нишах, т.е. об отсутствии фракционирования изотопов вследствие особенностей метаболизма у разных видов. Но в эксперименте по выращиванию коллембол на единственном пищевом ресурсе изотопные ниши не могут соотноситься с трофическими нишами, так как разделение возможно только для первых вследствие особенностей метаболизма. То есть идея задачи и вывода понятна □ эксперимент показал, что различие трофических/изотопных ниш у близкородственных видов коллембол в естественных местообитаниях не связано с возможными особенностями их метаболизма, но использованные при этом формулировки неверные.

Несколько замечаний касается, на мой взгляд, не самого лучшего структурирования и содержания некоторых разделов диссертации.

Так, перечень задач исследования логичнее было бы начать с №№ 4 и 5 в соответствии со сформулированной темой диссертации. Задачи же 1-3 направлены на уточнение методических вопросов и интерпретации получаемых результатов.

Раздел 1.3 «Опыт изучения трофической экологии коллембол методом стабильных изотопов» начинается с подраздела 1.3.1 «Трофические ниши в таксоценах коллембол». Но в нем практически нет информации о трофических нишах – скорее это про методы изучения, включая изотопный.

Глава 2 «Материалы и методы» не очень удачно представлена по разделам. На мой взгляд, ее следовало бы начать с разделов 2.2 и 2.3 в соответствии со сформулированной темой диссертации (как указано выше в отношении перечня задач). Описание лабораторных экспериментов, решавших подчиненные задачи, следовало бы поместить после этого. А перечень параметров, использовавшихся для описания структуры трофических ниш, следовало бы разместить ближе к заключительному разделу или совместить с ним, избежав при этом имеющихся повторений в разделах 2.1 и 2.5.

Описание объектов в этой главе не очень систематизировано – почему-то для одних указан тип почвы, для других – нет. Характеристику антропогенного воздействия на пастбища можно бы указать в количественно более определенных значениях вместо «многих лет», «большое стадо», «небольшое стадо».

В разделе 3.1 «Изотопный состав коллембол и их субстратов в длительно хранящихся почвенных пробах» первые две страницы текста не относятся к существу вопроса. Это повторение информации о весе отдельных коллембол, необходимом количестве особей для изотопного анализа, описание метода эклекторной выгонки, описание возможных проблем при выгонке большого числа особей из большого количества субстрата.

К этому же разделу имеется вопрос. В описании эксперимента говорится, что выгонку животных из субстрата проводили через сутки, неделю, месяц, 3 месяца и 6 месяцев хранения субстрата в лаборатории. Но в результатах представлены данные для не вполне совпадающих сроков для разных видов, обитающих в одном субстрате, и сроки эти также не находят полного отражения в результатах для разных субстратов, включая реакцию одного вида в разных субстратах.

Такое несоответствие не добавляет уверенности в справедливости интерпретации результатов, приведенной в следующем разделе 3.2. Действительно ли 1-3 месяца – это срок когда  $\delta^{15}\text{N}$  может возрастать, а 6 месяцев – уменьшаться по описанным в разделе причинам?

Также в тексте работы присутствуют немногочисленные досадные опечатки и неточности.

В разделе 1.2.1 «Общие особенности биологии и экологии класса Collembola» вдруг обнаруживается, что «данная группа относится к классу Скрыточелюстные (Entognatha)». Автору следовало определиться.

На стр. 26 сказано «Значения  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  коллембол обычно увеличиваются от атмобионтных к эуэдафическим видам, что соотносится с вертикальным градиентом изотопного состава органического вещества почвы». А далее «Однако значения  $\delta^{13}\text{C}$  коллембол имеют тенденцию к уменьшению у эуэдафических видов, что указывает на возможное использование ими «корневого углерода»». Явно противоречивая информация в двух предложениях. И следовало бы пояснить неочевидную роль «корневого углерода», поскольку  $\delta^{13}\text{C}$  в корнях растений обычно на 1-2‰ больше, чем в надземных частях.

Стр. 35: указано, что R это молярное отношение, а должно быть атомное.

Несколько раз в тексте встречается неправомерное словосочетание «содержание  $\delta^{13}\text{C}$ ».

На стр. 42 в описании изменений  $\delta^{15}\text{N}$  у *Neanura muscorum*, показанных на рис. 5, исходное состояние и состояние через 6 месяцев перепутаны.

Стр. 44 – сказано, что  $\delta^{15}\text{N}$  у *Neanura muscorum* сначала повысился на 0,72 ‰, а через 3 месяца хранения значение  $\delta^{15}\text{N}$  резко понизилось на 4,45 ‰. На самом деле уменьшение произошло не через 3, а через 6 месяцев.

Рис. 6, видимо, будучи скопированным с публикации, сохранил подрисуночную подпись, гласящую, что это рисунок № 2.

В разделе 6.2 описание результатов в тексте не совпадает с приведенными на рисунке 14 данными. Ошибка в подписи объектов на рисунке, или ошибка при описании в тексте? Здесь же совсем не сделана попытка обсудить принципиальное различие в диапазоне изменений  $\delta^{15}\text{N}$  на двух газонах.

В заключении также есть ряд обобщенных высказываний, не вполне соответствующих экспериментальным данным. Так, при характеристике изотопных ниш на пастбищах и газонах сказано, что они имеют широкий диапазон значений изотопного состава и перекрываются между разными видами. На самом деле это касается только изотопного состава азота, но не углерода. В следующих

же двух предложениях и говорится, что «в антропогенных местообитаниях нишевое пространство таксоценоза сокращалось по сравнению с природными. Эти изменения были связаны с уменьшением диапазона значений  $\delta^{13}\text{C}$ ». И далее – «для  $\delta^{15}\text{N}$  эта тенденция не была обнаружена» – конечно, двумя предложениями выше говорилось об обратной тенденции.

Еще одно обобщенное высказывание: «На пастбищах и газонах нами обнаружено явное увеличение вариабельности внутривидового изотопного состава что свидетельствует о высокой трофической гибкости коллембол и сильном перекрытии трофических ниш между видами». Опять же, это касается только изотопного состава азота, но не углерода.

Заключение. Считаю, что рецензируемая диссертация соответствует критериям, установленным в пунктах 9-11, 13-14 Положения о присуждении ученых степеней, утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г., № 842 «О порядке присуждения ученых степеней». Она представляет собой научно-квалификационную работу, в которой содержится решение научной задачи по оценке различий в структуре трофических ниш в таксоценозах коллембол естественных и антропогенных местообитаний на основании изотопного анализа углерода и азота в телах коллембол. Автор диссертации Короткевич Анастасия Юрьевна заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.15 – экология.

Официальный оппонент  
Макаров Михаил Иванович  
доктор биологических наук, доцент  
заведующий кафедрой общего почвоведения  
факультета почвоведения МГУ  
119991 Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12  
тел. 8 495 9391716, <http://soil.msu.ru/>  
e-mail: [mikhail\\_makarov@mail.ru](mailto:mikhail_makarov@mail.ru)

И.о. декана факультета почвоведения МГУ  
член-корр. РАН

15.10.2021