

ОТЗЫВ официального оппонента
на диссертационную работу Якушова Василия Дмитриевича
"Динамика популяций мелких млекопитающих Средней Енисейской тайги
в связи с потеплением климата",
представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук
по специальности 1.5.15. - экология (биологические науки)

В диссертационной работе Василия Дмитриевича Якушова на основе многолетних мониторинговых данных изучено влияние климатических переменных на динамику численности сообщества мелких млекопитающих, и отдельных видов, обитающих в средне-таежных биотопах в среднем течении Енисея, в районе стационара ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН «Мирное» (Красноярский край).

Объектами исследования были 20 видов мелких млекопитающих, на левом и правом берегах Енисея: 10 видов насекомоядных, 9 видов грызунов и 1 вид зайцеобразных. Самостоятельным объектом исследования была динамика переменных, характеризующих климат в районе стационара в период мониторинга мелких млекопитающих в период между 1976-2023 гг.

Цель исследования состояла в оценке роли климата региона в наблюдавшейся смене типов динамики популяций и сообщества млекопитающих. Для достижения этой цели автор решает задачи: (1) анализа динамики климатических переменных в период наблюдений (отлова животных), (2) исследует многолетнюю (1976-2023 гг.) динамику численности мелких млекопитающих и (3) выяснения связи климатических изменений и типов динамики численности.

Задачи исследования включали, анализ динамики климатических переменных и многолетней динамики численности мелких млекопитающих, и собственно оценку влияния климата на смену типов динамики сообщества млекопитающих.

Актуальность работы и ее результатов, определяется, в первую очередь, ее теоретической значимостью в связи с противоречивыми данными о влиянии климата на цикличность популяций мелких млекопитающих, полученных в последние десятилетия на фоне "глобального потепления". Актуальность, несомненно, обусловлена включением в анализ длинного ряда наблюдений, охватывающих 34 летний период. Представленные результаты весьма актуальны, на фоне практически полного отсутствия исследований динамики численности млекопитающих России, выполненных на основе длинных рядов с применением продвинутых технологий и соответствующих по этому критерию мировому уровню. В этом контексте работа В.Д. Якушова являет вполне пионерской и может стимулировать дальнейшие исследования в этом направлении.

Особое значение имеет низкая антропогенная нагрузка в районе сбора исходных данных. Поэтому представленные в диссертации результаты потенциально сопоставимы с данными мониторинга популяций мелких млекопитающих на ООПТ.

Традиционный подход к оценке параметров динамики популяций основывается на гипотезе о ее стационарности. Немногочисленные исследования длинных рядов наблюдений продолжительностью более 20 лет (более 5 потенциальных циклов) показывают, что эта гипотеза для мелких млекопитающих в большинстве случаев не подтверждается. Научная новизна рассматриваемой диссертационной работы состоит в том, что стационарность динамик популяций мелких млекопитающих была, не только доказана, но соискатель реализовал технологии, позволившие корректно оценить характеристики частотных спектров изученных временных рядов.

Модели логистической регрессии широко применяются в современных экологических исследованиях для отбора предикторов (факторов), влияющих на те, или иные аспекты биологии видов, включая смертность, пространственное распределение и т.п. В работе этот статистический подход применён, не исключено, что впервые, для

обнаружения внешних факторов, способствующих поддержанию циклической динамики, способствующих переходу между циклической динамикой и нециклической, и обратно.

В результате моделирования такой нетривиальный комплексный фактор, действующий на территории Центральной Сибири, был обнаружен. Предложенная соискателем, совокупность технологий анализа данных и последовательность их применения, объединенная в единую последовательность, позволили обнаружить причины нарушения циклических колебаний уловистости видов, восстановления циклической и нелинейного влияния на динамику изменений в значениях конкретных переменных регионального климата.

Статистические процедуры в диссертации представлены в виде работающего кода на языке программирования R, который содержит, в том числе и оригинальные функции. Последнее особенно ценно, поскольку позволяет использовать результаты диссертации в других подобных исследованиях. Также открытый код обеспечивает возможность проверки результатов. При этом в работе использованы "стандартные" методы статистического анализа, которые имеют известную интерпретацию и область применения.

Достоверность и обоснованность выводов исследования обеспечивается большим массивом использованных данных по динамике млекопитающих (36812 отловленных животных) и климате (несколько метеостанций в долине Енисея), полученных с использованием стандартных процедур и методов. Поэтому результаты работы представляются вполне убедительными, а заключения и выводы обоснованными и достоверными.

Следует особо отметить существенный личный вклад соискателя: в сбор первичного материала в 2017-2023 гг., в их обработку и анализ, вплоть до стадии подготовки публикаций. Автором же предложена последовательность статистического анализа данных.

Диссертационная работа В.Д Якушова изложена на 209 страницах, и состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов, краткого словаря используемых терминов, списка цитируемой литературы из 247 источников (в т.ч. 201 на иностранных языках). Также в диссертации имеется 6 приложений. Количество и содержание иллюстративного материала (10 таблиц и 33 рисунка) полноценно отражают содержание диссертации.

По теме диссертации опубликовано 13 печатных работ, в том числе 6 публикаций в изданиях, включенных в Перечень ВАК и систему цитирования Scopus, 7 тезисов докладов на международных и всероссийских научных конференциях.

Во введении автор дает общую характеристику работы, формулирует ее цель и задачи, обосновывает научную новизну, теоретическую и практическую значимость.

В главе 1 ("Материалы и методы исследования") приведены краткая характеристика района исследования, перечень объектов исследования (млекопитающих), описание сбора, подготовки и анализа данных. Подробно описана методика отлова животных, периоды отлова, дана подробная характеристика биотопов, где проводился сбор данных. Здесь же представлена подробная характеристика климатических данных метеостанции п. Бахта, и еще 6 метеостанций, расположенных в долине Енисея. В главе описана процедура анализа климатических данных, отбора переменных для включения в модели, стратегия градиентного бустинга, метод сравнения метеоусловий в годы с циклической динамикой численности в XX и XXI веке. Специальный раздел посвящен теоретическому обоснованию использованного метода вейвлетов для выявления периодичности во временных рядах численности млекопитающих. Также приведены описания сопутствующих методов: оценки стационарности динамики, показатель Херста и др. Дано описание построения моделей логистической регрессии для видов, динамика численности которых была как циклической, так и нециклической, в разные периоды исследований.

Глава 2 ("Климатические изменения района исследований") посвящена характеристике климатической ситуации в районе исследования и оценке значимости современных климатических трендов (только линейных). Глава включает литературный обзор, подтверждающий глобальное потепление климата, в том числе в Сибири и климата подзоны средней тайги, в частности.

Неуместным в этой главе, как и в последующих, выглядит параграф 2.2 "Материалы и методы", который кратко повторяет содержание главы 1.

Результаты исследования доказывают существование в районе проведения работ восходящих (положительных) трендов среднегодовой температуры, а также средних температур марта, апреля, мая, июня и октября (рис. 10). Аналогичные восходящие тренды получены при анализе т.н. температурных аномалий. По данным метеостанции п. Бахта подсчитано количество переходов среднесуточных температур через 0°C (замерзание-оттаивание) (рис. 13). Максимальная частота подобных явлений, потенциально приводящих к образованию ледяной корки на поверхности снега или почвы, наблюдалась в апреле, мае и октябре. Для осадков (метеостанция Бахта) также были обнаружены тренды для отдельных месяцев и сезонов, не затрагивающие, однако, годовую сумму осадков (рис. 13 и 14). Четких трендов в продолжительности сезонов выявлено не было. Аналогично исследована многолетняя динамика высоты снежного покрова. Отмечено снижение высоты снега в период с начала шестидесятых годов до середины семидесятых прошлого века. Эта тенденция сменилась стабилизацией этой переменной с некоторым подъемом во второй половине зимы (январь-март). Важный для условий жизни показатель степень покрытия почвы снегом рассматривался в двух категориях: "снег покрывает менее половины поверхности почвы" и "снег покрывает более половины поверхности почвы". Показано, что с 1976 по 1994 гг. наблюдался статистически значимый рост количество дней, когда снег покрывал менее 50% поверхности почвы. В конце века XX и начале XXI веков этот показатель был минимальным, но, начиная с 2005 года, частота явления неуклонно росла и достигла своего пика к 2010 годам, после чего вновь сократилось. Моделирование показало, что возникновение неблагоприятных условий в конце зимы, когда снег покрывает менее 50% площади, может быть обусловлено высотой снежного покрова и среднесуточной температурой (в 1976-1994 гг.) или частотой переходов температуры воздуха через 0°C в течение суток (2005 – 2023 гг.) (табл. 4). Отмечено, что в 2014-2023 гг. в связи с потеплением в апреле и мае частота таких переходов заметно сократилась (рис. 19). Эта тенденция отмечена и по данным других метеостанций.

Глава 3 ("Типы динамики численности мелких млекопитающих исследуемого сообщества") начинается с литературного обзора; за ним следует раздел, посвященный методам и материалам (повтор содержания Главы 1). Далее описана структура сообщества и средние показатели уловистости (численности). Приведены оценки показателя Херста (H). У видов с циклической динамикой он оказался закономерно выше, чем у видов с нециклической динамикой численности. На рис. 23 приведены графики рядов, разбитые на стационарные сегменты. Эти графики позволяют отвергнуть гипотезу о стационарности исследованных временных рядов большинства видов в исследованном сообществе. Для каждого условно стационарного сегмента ряда, определены статистики (табл. 7). Далее автор применил метод главных компонент для ординации видов. Приведены нагрузки видов на первую-третью компоненты. В основном выделяется группа доминантов с циклическими колебаниями. Эта же группа видов определяла характер динамики и сообщества в целом.

Спектральный анализ с применением вейвлетов демонстрирует, что численность сообщества в XX веке изменялась с периодичностью в 4 года, синхронно на обоих берегах Енисея (рис. 25), а типичный цикл состоял из 4 стадий: депрессия, нарастание численности, предпик и пик, который вновь сменялся депрессией. Кроме этого спектральный анализ показал, что с момента возобновления мониторинга, после перерыва

1994 - 2008 гг., циклическая динамика отсутствовала вплоть до 2015 г. С этого времени цикличность восстановилась. Далее приводятся характеристики динамики отдельных видов насекомоядных и грызунов (рис. 26, 27).

В заключение главы ("Обсуждение") определены типы динамики численности сообщества и 9 видов мелких млекопитающих в период проведения мониторинга (рис. 28). Сформулированы следующие выводы: периодические колебания в первую очередь совершали виды-доминанты и субдоминанты, для малочисленных видов были характерны низкоамплитудные колебания без четкой периодичности; периодические колебания были синхронными на обоих берегах Енисея у популяций большинства видов, а в случае нециклических колебаний иногда наблюдалась рассинхронизация; фазы депрессии в период циклических колебаний у разных видов, как правило, совпадали, что также является чертой сходства с популяционными циклами.

В четвертой главе исследуется связь климатических изменений и типов динамики численности исследуемых популяций. Этот может быть наиболее важный раздел диссертации также начинается с литературного обзора, представляющего "краткий обзор" (стр. 92-100) гипотез о причинах динамики численности популяций. Особое внимание уделено влиянию снежного покрова и его связи со смесью типов динамики у мелких млекопитающих. Следующий раздел главы - "Материалы и методы" - повторяет основные положения, изложенные в гл. 1. Результаты моделирования выявили влияние на смену типов динамики ряда климатических переменных, создающих неблагоприятные условия для выживания, прежде всего доминирующих видов сообщества: средняя температура апреля, продолжительность климатической «весны» и количество дней, когда снег покрывал менее половины поверхности почвы. Результаты исследования рассматриваются в контексте некоторых гипотез о причинах смены динамики популяций.

В результате автор приходит к оригинальному выводу о том, что главная причина нарушения циклической динамики заключалась в увеличении частоты количества дней, когда снег покрывал менее половины поверхности почвы (без учета бесснежного периода). В период, когда наблюдались нециклические колебания, характеризующиеся максимальной смертностью, климатические условия были хуже, что выражалось в большей продолжительности финальных стадий весеннего снеготаяния. "По всей видимости" – заключает автор, "был превышен порог упругости системы, что привело к нарушению циклических колебаний". В период восстановления циклических колебаний после 2015 г., главным внешним фактором, благоприятствующим этому, была средняя температура апреля, демонстрирующая восходящий тренд. Эти утверждения относятся к видам доминантам. При этом обнаружено, что взаимосвязь климатических предикторов и типа динамики численности для субдоминантов не значима. На этом основании сформулирована гипотеза, что динамика в этой группе видов определяется, в первую очередь, взаимодействиями с доминирующими видами.

В разделе "Заключение" кратко изложены основные результаты исследования и сформулирована основная проверяемая гипотеза о механизме смены типа динамики исследованного сообщества (рис. 33).

В разделе "Выводы", завершающем содержательную часть диссертации, перечислены основные выводы в контексте заявленных основных задач и основной цели исследования. Эти выводы представляют полноценное обоснование положений, вынесенных на защиту диссертационной работы.

Содержание автореферата полностью отражает содержание диссертации и дает развернутое представление о проделанной работе и о полученных результатах.

Тем не менее, по тексту диссертации и автореферата у меня имеется ряд замечаний.

По тексту диссертации:

1. В структуре диссертации отсутствует как самостоятельный раздел "обзор литературы" по теме работы. Обзор есть, но он "размазан" по отдельным главам, что, на мой взгляд, препятствует целостному восприятию конкретного исследования в контексте

общей современной проблематики экологии популяций. Это же замечание относится к описанию современных трендов климатических изменений (с. 41), которое по содержанию являются частью литературного обзора.

2. В работе присутствуют, несомненно, излишние повторы из раздела "Материалы и методы исследования", предшествующие содержанию каждой главы. Это увеличивает объем текста, который можно было бы "отдать", например, под тот же "обзор литературы".

3. Объекты исследования – виды млекопитающих, описаны несколько формально (с. 13). При этом из описания методики сбора материала следует, что в распоряжении автора имелись данные, например, о размножении и демографии животных в периоды циклической и нециклической динамик. Уместно было бы охарактеризовать с этой точки зрения, по крайней мере, доминирующие виды сообщества. Это могло бы дать некоторое представление об эндогенных факторах динамики, о которых неоднократно упоминается в диссертации. На этом фоне подробно описаны биотопы (с. 15-19), информация о которых в дальнейшем не используется в работе (по крайней мере, в представленном тексте).

4. Автор неоднократно подчеркивает, что в результате мониторинга в основном отлавливают мигрирующих особей. Динамика уловистости (я предпочитаю этот термин) отражает изменчивость мигрирующей части популяции (в основном сеголеток?). В связи с этим возникают два вопроса. Каким образом данные отловов относятся к динамике оседлой части популяции? В состав животных, отловленных в начале лета (с 20 по 30 июня) тоже доминируют молодые мигранты (сеголетки) или в нем присутствуют и перемигровавшие половозрелые оседлые животные?

5. В таблице 6 (стр. 77) приведены значения показателя Херста превышающие 1. В некоторых случаях такое возможно, но только как артефакт метода расчета, так, как по смыслу, показатель не может превышать 1 [в противном случае фрактальная размерность $(2 - H)$ линии становится меньше единицы].

6. При описании результатов применения главных компонент (с. 80) кроме графика нагрузок на компоненты, мне не хватило для понимания результата самого рисунка (проекции) на главные компоненты.

7. В разделе 4.4, где рассматриваются три возможных варианта смены состояния систем (рис. 32). В дальнейшем (например, на с. 114) не предложил гипотезы о том, какому из вариантов больше соответствуют переходы между циклическим и нециклическим "состояниями" динамики исследованных видов и сообщества в целом. Обсуждается только гипотеза о превышении "порога упругости".

8. На мой взгляд, требует расшифровки утверждение на с. 113 о том, что "по результатам проведенного анализа отсутствовало значимое влияние метеопараметров, характеризующих климатическую «осень», что объясняется тем, что в этот период присутствует большое количество пищевых ресурсов, накопленных в течение вегетационного периода, что помогает мелким млекопитающим пережить неблагоприятные условия". В описании методики полевых работ нигде указано, что исследовались, какие либо пищевые ресурсы. О каких ресурсах здесь может идти речь конкретно? Этот вопрос возникает и в связи с тем, что в состав сообщества входят виды с заведомо разной пищевой специализацией,

По тексту реферата

1. В разделе "Методология и методы исследования" термин "методология" используется не совсем корректно. Методология вряд ли может быть "основана на многолетнем мониторинге" (с. 6).

2. (стилистическое, относится также и к тексту диссертации) при сравнении температуры между периодами наблюдений используется "больше" (с. 25: "...температура за 2013-2022 гг. **больше**, чем на опорном периоде..."). В отношении температуры уместно использовать наречия "выше" или "ниже".

Список литературы;

1. Список иностранных авторов (на латинице) не упорядочен по алфавиту: после № 66 Ward, I.L. следует № 67 Aars, J., R.A. Ims. и т.д.

Перечисленные выше недостатки не являются принципиальными и не уменьшают значимость работы, проделанной соискателем. В целом, представленная на защиту диссертация является законченной, оригинальной научно-квалификационной работой, имеет структуру и объём, соответствующий требованиям, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата биологических наук.

Таким образом, диссертационная работа "Динамика популяций мелких млекопитающих Средней Енисейской тайги в связи с потеплением климата" отвечает всем требованиям пп. 9-11, 13-14 Постановления Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842 "О порядке присуждения ученых степеней", а ее автор Василий Дмитриевич Якушов заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.15. - экология (биологические науки).

Официальный оппонент:

Доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
ПУЗАЧЕНКО Андрей Юрьевич
тел.: +7(921)993-29-68,
e-mail: andreypuzak@gmail.com

27 февраля 2025 г.

Адрес места работы:
Россия, 119017, Москва,
Старомонетный пер., дом 29, стр. 4.
Федеральное государственное
бюджетное учреждение науки
Институт географии РАН
лаборатория биогеографии
<http://www.igras.ru/node/1>
тел.: +7(495)959-00-22
e-mail: direct@igras.ru

Подпись руки заверяю