

ОТЗЫВ

официального оппонента, доктора биологических наук, профессора кафедры зоологии и экологии федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский педагогический государственный университет», Кузнецовой Наталии Александровны на диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук Виноградова Дмитрия Дмитриевича «Интенсивность и пути поступления детритной субсидии в наземные пищевые сети» по специальности 1.5.15 – «экология» (Биологические науки).

Данная работа выполнена в русле современных тенденций в экологии, связанных с попыткой выхода за пределы одной экосистемы («горизонтальный перенос») или, как в данном случае, за пределы одного блока экосистем («вертикальный перенос»). Масштабные исследования последнего с количественными оценками были развернуты лишь недавно. Запоздалое внимание к вопросу связано с тем, что наземные и почвенные трофические сети традиционно изучают отдельно, что отчасти связано с совершенно разными методами количественного учета составляющих их групп организмов. В результате модели наземных пастбищных и почвенных, в основном детритных, сетей практически не учитывают взаимный обмен веществом и энергией. При отдельном рассмотрении трофических сетей этих сред недооцененной оказывается, в частности, регуляция ресурсами почвы наземных хищников. Актуальность диссертационного исследования Д. Д. Виноградова обусловлена восполнением этого пробела. Масштабы явления мало изучены, а представление о нем складывается пока, как мозаика, из немногих пионерных работ по отдельным таксонам. Из этого следует научная новизна как самой темы, так и полученных в итоге результатов. Сложность исследования была обусловлена необходимостью разработки оригинальных подходов, использования своеобразных методов, редко применяемых при изучении организмов наземной среды или почвы. С помощью этих методов соискателю удалось внести заметный вклад в оценку масштаба так называемой детритной субсидии.

Обзор литературы (глава 1) обстоятелен и хорошо структурирован, охватывает необходимые для упоминания источники. В разделе «Общие положения и масштаб явления детритной субсидии» приведены количественные оценки по переносу вещества между наземными и почвенными трофическими сетями. Учтены данные последних работ, которые помимо собственно результатов показывают, что тема находится на пике внимания экологов. В диссертационной работе использованы методы, которые не относятся к числу широко используемых, поэтому им обоснованно отведен раздел в обзоре литературы «Методы изучения детритной субсидии». Отдельные разделы обзора касаются решаемых задач: вылета насекомых из почвы, питания наземных хищников дождевыми червями и

почвенными членистоногими. В заключении рассмотрено влияние детритной субсидии на наземные сообщества и практическая значимость этого явления. Детритная субсидия приводит к росту численности наземных хищников, контролирующих фитофагов, в том числе в агроценозах. Однако условия реализации этого каскадного эффекта пока недостаточно изучены. Обзор литературы в целом удачно иллюстрирован различными поясняющими схемами и фотографиями из последних статей. Представленная в нем информация достаточно нова, было бы целесообразно опубликовать ее в виде обзора в отечественном журнале. Отметим два замечания к обзору. Во-первых, следовало бы объяснить не самый известный термин «мощность» применительно к пищевым сетям, под которым можно иметь в виду как число участников сети, так и, скорее, интенсивность потока энергии. Во-вторых, следовало обсудить пригодность экстракции двукрылых из почвенных проб с помощью воронок Тулльгрена даже при использовании сит с крупной ячейкой. Эти воронки традиционно применяют для выгонки мелких почвенных членистоногих (микроартропод). Для других групп нужно обоснование адекватности результатов, получаемых таким способом.

Основные методы исследования описаны в главе 2. Заметим, что описание методов в тексте диссертации приведено в трех местах: обзоре литературы, главе, посвященной методам, и в главах с описанием результатов. Такое нетрадиционное «распыление» информации выглядит оправданным. С одной стороны, в обзоре литературы было необходимо описать тот или иной оригинальный метод и практику его применения. С другой, не отрывать от результатов важные детали использования методов в данной работе, не перегружая ими традиционную главу 2 «Основные методы». В этой главе описаны и проиллюстрированы точки проведения экспериментов и сбора материала. Некоторый пробел информации связан с отсутствием данных о возрасте лесов с пробными площадями в средней полосе России. Судя по фотографиям этих участков (Рисунок 2.3), можно предположить, что в Малинках изучали молодой ельник, средневозрастной сосняк и старый черноольшанник. Площадка Глубокое озеро, по-видимому, расположена в зрелом ельнике (Рисунок 2.4). Количественные характеристики обмена биомассой между почвой и ее поверхностью не могут не зависеть от возраста вида-эдификатора, т.е. самой экосистемы.

В разделе «Полевые методы и сбор материала» описаны эмерджентные ловушки в авторской модификации. Действительно, они выглядят убедительнее тех, что представлены на фотографиях в обзоре литературы. В работе показаны детали конструкции, хотя имело бы смысл уточнить, что именно было изменено, а также полезно в будущем описать ее в отдельной статье. Интересен метод пластилиновых моделей. Автор отмечает, что модель почвенного беспозвоночного могла напоминать не только дождевого червя, но и двупарноногих многоножек, а они нередко обладают отпугивающим запахом. Насколько это могло влиять на число нападений, если хищник ориентируется на зрение? Не следовало

ли придать более червеобразную форму модели, используя тот же объем пластилина? Автор сообщил, что предварительно экспериментировал с формой моделей, но результаты этого не приведены.

Изотопный анализ важен для данного исследования. Хотелось бы лишь предостеречь автора от излишней категоричности «Как показали многочисленные эксперименты, использование для изотопного анализа зафиксированных в этиловом спирте беспозвоночных не влечет существенного искажения изотопного состава их тканей... (Potarov et al., 2019b)». Нами было показано, что длительное, больше месяца, хранение влияет (Короткевич и др., 2016. Изменение изотопного состава ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) коллембол при длительном хранении почвенных проб). В случае диссертационного исследования Д. Д. Виноградова хранение было более коротким, так что искажения изотопного состава их тканей, по-видимому, не было.

Глава 3. «Численность, биомасса и разнообразие двукрылых, вылетающих из почвы» занимает центральное место в данном исследовании. В ней приведены оценки численности и биомассы вылетающих из почвы двукрылых в разных природных зонах. Данные по численности и, особенно, биомассе широко варьировали как для двукрылых в целом, так и для отдельных семейств. Интересно, что единственная изученная в работе антропогенная площадка на Белом море показала более высокие показатели численности и биомассы двукрылых, по сравнению с природными местообитаниями. На примере пробных площадей средней полосы показана высокая эффективность эмерджентных ловушек не только для решения экологических задач, но и для выявления видового состава насекомых. С помощью этих ловушек впервые для Европейской части России были отмечены три новых вида двукрылых. Наибольшее разнообразие двукрылых (35 семейств) обнаружено в эмерджентных ловушках именно в средней полосе. Может ли это быть связано со значительно большим числом учетов, чем в тропиках? Для средней полосы автору удалось получить сезонные данные по вылету насекомых с интервалом в месяц, что важно для более точных расчетов потоков вещества и энергии, по сравнению с однократными учетами. Показаны резкие межгодовые отличия в численности двукрылых.

Таблица 3.2. обобщает вклад различных групп в поток вещества из почвы в наземную среду в основном на основе работ известных специалистов середины прошлого века. Это весьма полезная сводка, хотя в ней много отсылок к старым работам. Колонка «Степень и форма участия в потоке вещества из почвы в наземную среду» содержит варианты: высокая, частичная и нет. На мой взгляд был бы полезен еще один вариант - «эпизодическое влияние». Например, для коллембол указано отсутствие вклада со ссылкой на Бей-Биенко, 1964. Однако для этой группы известны массовые зимние расселения по поверхности снега, а также огромные скопления, нередко наблюдаемые после дождей, настолько заметные, что информация о них попадает в СМИ. Было показано, что доля

коллембол в питании птиц высоких широт может достигать до половины рациона. Этот пример к тому же показывает, что вклад различных групп в участие в потоке вещества из почвы в наземную среду может существенно различаться в разных природных зонах.

Глава 4. Изотопный состав и трофическая позиция двукрылых, вылетающих из почвы. Исследования проводили в средней полосе. Изотопные данные вылетающих двукрылых представлены в сравнении с данными по другим группам почвенной фауны, полученным ранее по той же пробной площади другими авторами. Для вылетающих из почвы двукрылых показан характерный для детритофагов сдвиг изотопной подписи углерода на 2-5‰. Подробно обсуждаются причины сдвига изотопной подписи углерода детритофагов. Сезонные колебания изотопной подписи углерода у двукрылых оказались незначительными, кроме фторид. Интересно, насколько применимы для двукрылых представления о «трофическом консерватизме» почвенных беспозвоночных. С одной стороны, в работе отмечен относительно слабый внутривидовой разброс данных по углероду, с другой - сильный (по крайней мере, для ряда семейств) по азоту.

Глава 5 посвящена оценке частоты нападений наземных хищников на дождевых червей. Эксперимент продемонстрировал, что цвет моделей не влияет на интенсивность атак и что частота атак всех хищников на модели червей, то есть на поверхности почвы, была значимо выше, чем на модели гусениц на растениях. В большинстве случаев укусы членистоногих были наиболее распространённым типом повреждения и моделей гусениц, и моделей дождевых червей. Хотя на рисунке 5.3. показаны примеры повреждений моделей птицами, млекопитающими и членистоногими, желательно было бы приложить к работе некоторое разнообразие таких фотографий, по которым распознавали различных хищников.

Глава 6 рассматривает интенсивность поступления детритной субсидии в наземные пищевые сети на примере беспозвоночных хищников-генералистов. Это довольно трудоемкое исследование, основанное на полевом эксперименте с большими замкнутыми площадками, на которые вносили изотопную метку в виде листьев кукурузы с отличающимся от местных растений изотопным составом. Эту метку затем находили у хищных животных: пауков, жуков-стафилинид, котянок, что позволило примерно оценить вынос вещества из почвы. В методическом плане желательно было бы обосновать, почему у крупных животных использовали не одни и те же части тела, а разные: у крупных пауков и сенокосцев – конечности, у мелких пауков – головогрудь вместе с конечностями, у котянок и крупных стафилинид – головы. Автор называет хищников на растениях тамнобионтами, хотя этот термин применяют обычно к обитателям деревьев и кустарников. Возможно, точнее было бы называть хортобионтами с учетом травянистой растительности на площадках? В порядке дискуссии отметим также, что термин «детритная субсидия» применительно к почвенным животным вносит неясность, поскольку под ним обычно

имеют ввиду какие-то дополнительные остатки растений типа мульчи. В данной работе имеется ввиду углерод детритного происхождения, который поступает на сушу через звено – почвенных беспозвоночных. Возможно, имеет смысл ввести термин «вторичная детритная субсидия», по аналогии со вторичной продукцией.

Работу завершает развернутое заключение и обоснованные выводы. Приложения к основному тексту представляют более детальную информацию об исходных данных.

Диссертация написана хорошим языком, имеет четкую структуру. Среди немногих технических замечаний отметим: 1) по правилам «средняя полоса России» пишется со строчной, а не с прописной буквы; 2) на рисунке 3.1. не указано, что использовано в качестве меры варьирования средних величин; 3) легенда к рисунку 4.1 имеет разрыв с интервалом в 1 страницу, 4) неудачно выражение «относительно очень велика» (с.3 автореферата). Высказанные в отзыве замечания по существу исследования носят скорее дискуссионный или рекомендательный характер и не влияют на общее положительное впечатление от работы.

В целом, считаю, что диссертационное исследование Д. Д. Виноградова вносит заметный вклад в проблему вертикального переноса вещества между разными блоками наземных экосистем. Количественные оценки выноса биомассы из почвы в наземные ярусы важны для моделирования трофических сетей суши. Полученные данные тем более интересны, что получены для экосистем различных биомов. Выводы и положения логично вытекают из полученных результатов и полностью обоснованы результатами исследования.

Автореферат полностью соответствует тексту диссертации. Публикации соискателя представлены в международных журналах первого квартиля (*Pedobiologia*, *Applied Soil Ecology*), а также в Русском энтомологическом - ведущем профильном отечественном журнале. Исследование прошло апробацию на международной и всероссийских конференциях.

Диссертационная работа Виноградова Дмитрия Дмитриевича «Интенсивность и пути поступления детритной субсидии в наземные пищевые сети», представленная на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.15 – «экология» (Биологические науки) - актуальное исследование вклада почвенных животных в наземные трофические сети, позволившее получить новые количественные оценки этого процесса. Диссертация соответствует всем требованиям ВАК, в частности, о самостоятельном выполнении исследования (пункт 10), полноте изложения основных результатов работы в публикациях (пункты 11 и 13), соблюдает требования пункта 14 Положения о присуждении ученых степеней (Постановление Правительства № 842 от 24.09.2013 г.).

Считаю, что диссертационная работа Д. Д. Виноградова по своему содержанию, полноте решенных задач, достоверности и значимости полученных результатов, их

теоретическому и прикладному значению соответствует пункту 9 Положения о присуждении ученых степеней, и представляет собой научно-квалификационную работу, в которой на основании выполненных автором исследований разработаны теоретические положения, совокупность которых можно квалифицировать как научное достижение. Д. Д. Виноградов заслуживает присуждения ему ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.15 – «экология» (биологические науки).

Официальный оппонент
доктор биологических наук
по специальности 1.5.15. Экология,
профессор кафедры зоологии и экологии
ФГБОУ ВО «Московский педагогический
государственный университет»

Кузнецова Наталья Александровна

Москва, 119991, улица Малая Пироговская,
дом 1, строение 1
электронная почта – mpnk@yandex.ru

27 апреля 2026 г.

