

**Отзыв официального оппонента на диссертационную работу
Константина Михайловича Горбатенко
«ТРОФОДИНАМИКА ГИДРОБИОНТОВ В ОХОТСКОМ МОРЕ»,
представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 03.02.10 – гидробиология**

Анализируемая работа изложена на 468 страницах, состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов и списка литературы (750 источников, в том числе 232 на иностранных языках), проиллюстрирована 84 рисунками, данные представлены в 142 таблицах и 58 приложениях.

Решение основных фундаментальных вопросов гидробиологии и экологии связано с познанием трофических взаимоотношений между основными сообществами водных организмов, находящихся на разных уровнях трофической сети. С одной стороны, значительная часть истории гидробиологии – это история изучения пищевых взаимоотношений, с другой стороны, такие исследования становятся все более редкими, по-видимому, в силу огромных временных затрат, в силу необходимости высокого профессионального уровня исследователя, который должен быть специалистом как в классических и традиционных методах, так и стремиться овладеть новыми методическими подходами.

Константин Михайлович Горбатенко, изучая экосистему Охотского моря – одного из главных рыбопромысловых районов России, поставил перед собой сложные задачи, решение которых требует сочетания и традиционных, и относительно новых подходов к изучению трофических взаимоотношений.

Вводная часть диссертации полностью раскрывает актуальность проведенных работ. Автору удалось убедительно показать актуальность изучения именно тех показателей, которые использованы в работе. В частности, представлена актуальность исследований состава стабильных изотопов в гидробионтах. Справедливо указано, что традиционный анализ съеденной водными животными пищи не отражает всего ее спектра, а также не позволяет максимально объективно определить их трофический статус. С этим связано использование для анализа соотношений стабильных изотопов углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) и азота ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) в тканях гидробионтов, которые позволяют получить необходимую информацию о пище, усвоенной за длительный промежуток времени. Не менее

убедительно показана актуальность исследований калорийности гидробионтов и содержания в них органического углерода.

Во введении также сформулирована цель исследования, шесть основных задач, положения, выносимые на защиту. Вполне удачно представлены научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы.

Информация о вкладе автора в проведенные исследования свидетельствует о его ведущей роли в организации работ, самостоятельности в формулировке задач изучения и выборе методов. Сведения о публикациях и об апробации результатов работы показывают их востребованность научным сообществом, а также высокую активность автора

В главе 1 описаны материалы и методы исследований. Представлена информация о планктонных съемках, изучении питания nekтона, определения изотопных показателей $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ всего комплекса планктонных, бентосных и nekтонных и nekтобентосных животных, калорийности, подходы к расчетам продукции.

Поражает объем собранного и проанализированного автором материала – более 10 тыс. проб планктона, более 300 тыс. желудков, 2250 проб для исследования изотопного состава азота и углерода 114 доминирующих видов планктона, бентоса, nekтона и nekтобентоса, 863 пробы для определения биохимического состава организмов, 2785 проб от 114 доминирующих видов планктона, бентоса, nekтона и nekтобентоса для определения органического углерода и азота. Кроме того, хотелось бы обратить внимание, насколько Константин Михайлович вдумчиво подошел к учету недолова сетного планктона планктонными сетями различной модификации. Для этого им совместно с коллегами было проведено сравнение качественных и количественных характеристик беспозвоночных, полученных в ходе обловов пятью разновидностями планктонных сетей. В результате были предложены переводные коэффициенты для более достоверной количественной оценки планктона. Также важно отметить, что вся глава написана хорошим и живым языком, хотя обычно эти разделы излагаются сухо и с использованием стандартных и формальных фраз.

В главе 2 на основе анализа литературных данных представлена краткая

океанологическая характеристика района исследований. Среди всего многообразия сведений Константин Михайлович весьма четко выбрал и описал именно те, которые характеризуют факторы, определяющие биологический режим экосистемы.

Глава 3 посвящена описанию планктона Охотского моря. В частности, в 1-м разделе рассматривается фитопланктон, показатели которого позволили продемонстрировать особенности сезонных и межгодовых изменений "цветения", вывести их причины. Константину Михайловичу удалось рассчитать величину первичной продукции с учетом рециклинга.

Описание трофодинамики невозможно без оценки гетеротрофного бактериопланктона, которая представлена во втором разделе главы и проведена на основе учета соотношения между бактериями и водорослями в других районах Мирового океана.

Вдумчиво и детально рассмотрен в диссертации микрозоопланктон, в состав которого включены как инфузории и гетеротрофные жгутиковые, так и коловратки, и ракообразные на ранних стадиях.

В третьем разделе представлена важная информация о зоопланктоне, в частности, об общей биомассе и продукции сообщества, биомассе и доле в общей биомассе пяти доминирующих видов. На основании анализа зоопланктона сделано важное заключение о том, что высокая продуктивность Охотского моря обеспечена доминированием видов беспозвоночных, характеризующихся максимальной продукцией. Особую ценность имеет также анализ сезонных особенностей продукции зоопланктеров и продукции беспозвоночных разного трофического статуса – фито-, эврифагов и хищников.

В главе 4 рассматривается питание гидробионтов Охотского моря, в частности, зоопланктона, зообентоса, рыб, обитающих в пелагиали и в придонных слоях. Сразу необходимо отметить огромную работу, благодаря которой появились результаты, отраженные в содержании этой главы. Эта работа потребовала вдумчивого анализа литературных данных, привлечения собственных материалов по изучению структурно-функциональных характеристик сообществ водных организмов, а для понимания трофической структуры были проведены

весьма сложные исследования по стабильным изотопам $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, которые позволили более аргументированно судить о трофическом статусе основных таксонов животных.

В разделе 1 представлены данные о питании основных групп планктонных организмов, включая результаты изучения ихтиопланктона. Особое место заняли расчеты сезонной и межгодовой динамики выедания кормовых объектов копеподами и эвфаузидами, сделанные на основе данных о суточных рационах и составе пищи, а также биомасс организмов. Выявлено, что в их рационе преобладал фитопланктон. Кроме того, показано питание хищного зоопланктона, потребляющего практически 20% годовой продукции *Copepoda*.

Во втором разделе главы проанализировано питание зообентоса Охотского моря. Основные результаты связаны с определением типов питания донных беспозвоночных разных таксономических групп.

В разделе 3 представлено питание пелагических рыб (минтай, сельдь, тихоокеанские лососи, мойва, серебрянка) и кальмаров. На основе детального анализа рассчитано потребление кормовых объектов доминирующими таксонами нектона, выявлена доля различных групп организмов в рационе рыб и кальмаров. Анализ включал не только описание питания разных видов рыб, но и особенности их питания в зависимости от возраста, размеров и сезонов.

Убедительно показано, что в целом основной пресс со стороны нектона приходился на планктонных амфипод и эвфаузиид, которые в меньшей степени выедались хищными зоопланктерами. Проведенные расчеты также позволили заключить, что в течение года среднее суммарное выедание годовой продукции зоопланктона хищными зоопланктерами и нектоном составило около 20%.

В разделе 4 представлено питание донных (демерсальных) рыб на примере западнокамчатского шельфа. Выявлен спектр основных кормовых объектов, среди которых преобладают двустворчатые моллюски, полихеты и гаммариды.

Глава 5, с точки зрения оппонента, отличается наибольшей ценностью, так как посвящена описанию результатов исследований гидробионтов по данным анализа стабильных изотопов. Это позволило более аргументированно определить трофический статус видов планктона, бентоса, пелагического и

донного нектона, которые занимают доминирующее положение в составе сообществ. Известно, что наиболее распространены традиционные исследования питания гидробионтов – по пищевым спектрам, но они осложняются именно определением самих пищевых компонентов, что связано с их фрагментарностью, степенью переваривания и т.д. Следовательно, поиск, апробация и широкое внедрение новых методов изучения питания – весьма актуальное и интересное направление.

В первом разделе описан состав стабильных изотопов углерода и азота 42 видов основных таксонов планктонных животных. В ходе анализа показан размах вариаций содержания стабильных изотопов в разные сезоны, но без учета особенностей в разных зонах моря. В целом, необходимо отметить не просто интересные данные, полученные автором, но и весьма убедительную интерпретацию сезонных особенностей изотопного состава разных трофических и таксономических групп беспозвоночных планктона.

Во втором разделе описаны результаты изотопных исследований макрозообентоса. Приведены сведения об изотопном составе и его вариациях основных групп (двустворчатых моллюсков, иглокожих, полихет, гастропод, немертин, декапод, сипункулид) шельфа и континентального склона. Константин Михайлович справедливо заключает, что значительный разброс средних величин $\delta^{13}\text{C}$ у донных беспозвоночных на континентальном склоне отражает различную степень смешения в их питании органического вещества, продуцируемого в пелагиали и профундали, а более узкий диапазон в шельфовой зоне обусловлен более высоким вкладом в рацион органического вещества бентосных первичных продуцентов.

В разделе 3 описаны результаты изотопных исследований пелагических рыб и кальмаров в разных зонах и в разные сезоны. Автор справедливо резюмирует, что диапазон вариаций $\delta^{13}\text{C}$ в тканях пелагического нектона на шельфе и в открытых водах указывает на однородность их питания пелагической пищей. А диапазон вариации $\delta^{15}\text{N}$ отражает элемент хищничества отдельных видов, в том числе и в онтогенезе.

Раздел 4 посвящен изотопным исследованиям донных (демерсальных)

рыб и головоногих моллюсков. Сравнительный анализ данных, полученных на шельфе и склоне, показал относительную однородность в питании большинства донных видов на шельфе и открытых водах. Изотопный состав углерода зоопланктона и зообентоса глубоководной части моря позволяет заключить, что питание большинства представителей донного нектона континентального склона базируется в основном на пелагической пищевой цепи. Автором делается важное заключение о том, что на континентальном склоне наиболее важным источником пищи для донных рыб выступают пелагические объекты, т.е. они в меньшей степени используют глубоководную пищевую цепь, основанную на фитодетрите.

Квинтэссенцией главы считаю раздел 5, в котором подробно рассмотрены донно-пелагические связи гидробионтов в Охотском море, анализ которых основан на результатах исследования питания и изотопного состава, представленных в предыдущих главах и разделах главы 5. Сразу необходимо отметить, что автором тщательно сопоставлялись данные изотопного состава и пищевого рациона животных, которые не противоречили друг другу.

В шельфовой зоне выделено 3 группы рыб: 1 – питание которых связано с пелагическими объектами; 2 – с донными; 3 – доля пелагической и донной пищи относительно равна. Отдельно хочется отметить четкую демонстрацию изменений спектра питания по мере роста минтая, у которого выявлено, что с увеличением размера спектр его пищевого рациона расширяется, возрастает доля нектона и бентоса. В открытых водах питание пелагического нектона и большей части донных рыб связано с пелагическими объектами, то есть наблюдается пастбищная пищевая цепь.

Полученные данные позволили автору сделать важное заключение о роли взаимосвязи пастбищной и детритной пищевых сетей, обеспечивающей стабильность существования биоценозов.

В главе 6 представлен биохимический состав (белки, жиры, углеводы, вода, зола) и калорийность животных планктона, бентоса, нектона и нектобентоса. Хотелось бы отметить такой важный момент, как изучение биохимического состава и калорийности бентоса в двух вариантах: в целых организмах и от-

дельно в мягких тканях.

В ходе анализа проведен ряд интересных наблюдений, касающихся особенности сезонных изменений калорийности животных планктона, выявления энергетических показателей донных животных разных трофических уровней. Сделано важнейшее заключение о том, что существенные различия в калорийности отдельных таксономических групп, обнаруженные в ходе работы, указывают на недопустимость при построении трофодинамических моделей использовать только данные по биомассам организмов, так как они недостаточно адекватно отражают роль отдельных трофических и таксономических групп в трофической сети.

В главе 7 представлен элементный состав гидробионтов Охотского моря. Совершенно справедливо указано на то, что универсальным показателем процессов трансформации вещества и энергии выступает органический углерод. В отдельных разделах главы рассмотрен элементный состав в зоопланктоне, зообентосе, нектоне и нектобентосе. Константину Михайловичу удалось четко продемонстрировать сезонные особенности элементного состава зоопланктона, что существенно расширило наши представления о содержании в их теле органического углерода. Подробно рассмотрен элементный состав донных беспозвоночных, принадлежащих разным трофическим уровням. Указаны пределы вариации органического углерода для ряда основных видов пелагических и донных рыб, а для сельди – и сезонные особенности.

К весьма значимым результатам, полученных автором, необходимо отнести заключение о том, что сравнительный анализ содержания органического углерода и калорийности гидробионтов показал их высокую степень согласованности. Еще раз продемонстрированы значительные различия энергетических показателей разных групп гидробионтов. Автор справедливо отмечает, что при расчетах продукции зоопланктона, бентоса и нектона необходимо учитывать таксономическую принадлежность входящих в их состав гидробионтов.

В двух разделах главы 8 представлена трофодинамика гидробионтов Охотского моря: 1) пелагической (пастбищной) и 2) донной пищевых цепей.

При описании функционирования пелагических сообществ проведены

расчеты, основанные на данных по биомассам, продукции и содержанию органического углерода на II-м и III-м трофических уровнях, оценены вклады основных таксономических групп мирных животных, а также хищников планктона и nekтона. Определена реальная продукция зоопланктона, которая доступна рыбам. Представлены конкретные данные по запасам, продукции и рационы рыб III-го (сельди, лососей, кальмаров, серебрянки, мойвы, молоди минтая), а также IV-го (разноразмерный минтай, хищные лососи, кальмары, усатые киты и морские птицы) и V-го (сверхкрупный минтай, акулы, хищные морские млекопитающие (зубатые киты, ластоногие)) трофических уровней. Все это послужило основой для создания сложной генерализованной схемы трансформации энергии в пелагическом сообществе Охотского моря. Полученные данные и схема явно демонстрируют то, что основной перенос вещества и энергии в экосистеме происходит на низших и средних трофических уровнях. Наиболее мощный поток энергии направлен от фитопланктона к самой массовой группе зоопланктонов – Copepoda. На третьем трофическом уровне также значительно потребление энергии сагиттами, а на четвертом и пятом – минтаем. Кроме того, автором определена суммарная годовая продукция гидробионтов в эпипелагиали Охотского моря.

Особый интерес представляет сравнительный анализ функционирования пелагических сообществ в 2000 и 2009 гг., различающихся по соотношению обилия кормового планктона (в частности, его основных таксономических групп) и nekтона (в частности, минтая). Интересен и важен взгляд автора на то, что межгодовые изменения пресса со стороны хищников (хищный планктон и nekтон) на ведущие группы зоопланктона (копепод и эвфаузиид) способствуют стабилизации динамики трофических связей в экосистеме Охотского моря. В целом автор заключает, что снижение биомассы и продукции зоопланктона практически не отражается на кормовой обеспеченности и не влияет на формирование продукции nekтона. Безусловно, это заключение требует более детальной проверки, что ниже отмечает и сам Константин Михайлович: "Однако следует иметь в виду, что урожайность поколений минтая и других гидробионтов закладывается еще на личиночно-мальковом уровне, когда

работают другие лимитирующие факторы, в том числе другая кормовая база." (с. 333).

Нельзя не согласиться с тем, что столь богатая представленность в Охотском море второго трофического уровня (за счет копепод и эвфаузиид) предполагает, что уровень пресса со стороны планктонных и нектонных хищников может быть выше. Дополнительным аргументом в пользу этого предположения выступает факт того, что при снижении обилия копепод и эвфаузиид минтай способен переходить на питание мелким нектоном.

Во втором разделе главы по биомассе и продукции групп бентоса и донного нектона, принадлежащих основным трофическим уровням, представлена донная пищевая цепь Охотского моря (на примере западнокамчатского шельфа) в 2000-х гг. Кроме того, проведен сравнительный анализ донной пищевой цепи в 1980-е и 2000-е гг. Показано, что основной перенос энергии на II-м трофическом уровне происходит через нехищных полихет и двустворчатых моллюсков, на III-м – через хищный зообентос (полихеты, декаподы, гаммариды), на IV-м – через камбаловых, тресковых и рогатковых рыб, а на V-м находятся сверхкрупные особи минтая, трески и керчаков. Определена доля каждой группы в общей продукции, основу которой составляет макрозообентос (98%).

В ходе сравнительного анализа выявлено, что при сходстве биомасс зообентоса в 2000-е и 1980-е гг. существенно различалась его продукция, что определяется изменениями состава донных беспозвоночных: снижением биомассы губок и увеличением биомассы голотурий.

Завершает диссертацию изящное заключение, в котором кратко изложены основные и наиболее ценные результаты работы. На основе всего изложенного автору также удалось сформулировать 12 основных выводов, которые в полной мере отражают полученные результаты и убеждают в достижении цели исследования и успешном решении поставленных задач.

Содержание автореферата соответствует содержанию работы, в нем отражены все ее ключевые положения.

Нужно сказать, что знакомство с работой оказалось весьма сложным делом, так как оппонирование подразумевает поиск каких-то дискуссионных и


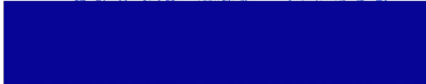
принципиальных вопросов, возражений и замечаний. Они возникали по ходу знакомства с отдельными главами или разделами, однако при движении дальше все вопросы, возражения и замечания закономерно исчезали под масштабными, логичными и весьма значимыми обсуждениями, которые представлял автор, багаж знаний которого позволяет ему проводить экспертную оценку. Это объясняет отсутствие каких-либо принципиальных вопросов к работе или возражений к интерпретации данных. Имеются лишь некоторые замечания к оформлению (в частности, в тексте не следовало ставить пробелы между цифрой и знаками % или ‰; при первом упоминании видов отсутствуют авторы описания и год). Кроме того, столь богатый объем первичных материалов позволяет проводить достойный статистический анализ, включающий не просто определение средней величины какого-либо показателя и ее стандартной ошибки, но и определения достоверности различий (особенно при проведении сравнительного анализа между разными сезонами, годами или зоной шельфа и открытых вод). Безусловно, хотелось бы прочитать о возможных межгодовых изменениях изотопного состава в связи с особенностями структуры и функционирования сообществ первичных продуцентов, или узнать наличие четких различий состава стабильных изотопов углерода и азота планктона в разных зонах моря. Но вполне объяснимо, что провести исследования такого масштаба одному исследователю не под силу и это дело, хочется надеяться, недалекого будущего.

Представленные замечания столь незначительны относительно объема сделанной работы и основных заключений, что не могут рассматриваться как значимые недостатки. Напротив, необходимо отметить впечатляющий масштаб поставленных задач и проделанной работы, объем которой, по большому счету, достоин усилий целого исследовательского коллектива. Диссертация написана хорошим языком, порядок размещения материалов логичен, особо хочется отметить наличие в конце каждой главы (и отдельных разделов) заключений, резюмирующих основные положения и результаты.

Таким образом, объем собранного материала, уровень его анализа, логичность обсуждений и справедливость выводов не оставляют сомнений в самом высоком уровне представленного к защите исследования. Его отличает истин-

ная новизна, обоснованность результатов и выводов, сделанных на основе достоверного анализа богатого первичного материала, достойная апробация результатов и отражение основных положений в 76 публикациях (включая 25, представленных в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 7 – в международных базах Web of Science и Scopus). Все это свидетельствуют о работе, как о законченном и весьма перспективном исследовании, имеющем все основания для самого положительного заключения: диссертационное исследование "ТРОФОДИНАМИКА ГИДРОБИОНТОВ В ОХОТСКОМ МОРЕ" выполнено в соответствии с пунктом 9 Положения о порядке присуждения ученых степеней № 842 от 24 сентября 2013 г., а ее автор – Константин Михайлович Горбатенко – заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.10 – гидробиология (биологические науки).

Крылов Александр Витальевич



Вр.и.о. директора Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (ИБВВ РАН),
зав. лабораторией экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН
доктор биологических наук (03.02.10 – гидробиология),
профессор (по специальности "Гидробиология")

152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок

Тел. (48547)24329

krylov@ibiw.yaroslavl.ru

05.09.2018 г.