

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертационную работу **Максимова Алексея Александровича «Закономерности межгодовой и многолетней динамики макрообентоса (на примере вершины Финского залива)»**, представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.10 – гидробиология.

Диссертационная работа Алексея Александровича посвящена закономерностям межгодовой и многолетней динамики макрообентоса вершины Финского залива. Макрообентос – один из основных компонентов биоты морей, рек, озер и водохранилищ. Донные макробес позвоночные играют значительную роль в самоочищении водоемов и выступают как источник пищи для большинства бентосоядных видов рыб. Кроме того, бентосные организмы являются основой в различных системах биоиндикации для оценки экологического качества воды. При этом основное внимание уделяется использованию чувствительных таксонов зообентоса, т.е. системы видов-индикаторов (Семенченко, 2004).

Учитывая выше изложенное, актуальность темы диссертационной работы Максимова А.А. не вызывает сомнений.

Научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы. Впервые на основе регулярных длительных наблюдений рассмотрены закономерности и механизмы долговременных изменений макрообентоса. Установлены причины и последствия придонных гипоксийных явлений в восточной части Финского залива. Автором получены новые сведения по преобразованию видового состава донных макробес позвоночных в результате биологических инвазий, массовые виды которых способствуют преобразованию биогеохимических процессов на границе раздела вода – дно.

Полученные Алексеем Александровичем результаты представляют теоретический интерес в рамках общих экологических проблем причин многолетних изменений численности животных; взаимосвязи биоразнообразия и функционирования водных экосистем. Ряд полученных соискателем результатов относится к быстро развивающейся области экологических исследований – инвазионной биологии.

Работа имеет важное практическое значение. Начало исследований межгодовой изменчивости бентоса было вызвано необходимостью решения прикладных задач, возникших при строительстве сооружений защиты г. Санкт-Петербурга от наводнений. Показано, что дноуглубительные работы и строительство защитных дамб существенно повлияло на донных макробес позвоночных, особенно в Невской губе.

Полученные автором материалы использовались при разработке прогнозов экологического состояния вершины Финского залива, предложений по организации водоохранных мероприятий, направленных на снижение антропогенной нагрузки; при подготовке рекомендаций по оптимизации экологического мониторинга. Результаты исследований могут использоваться при интерпретации данных экологического мониторинга и прогнозировании изменений кормовой базы промысловых бентосоядных рыб.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов подтверждается публикациями в ведущих отечественных и международных изданиях. Результаты исследований докладывались на многочисленных (более 40) международных научных конгрессах и симпозиумах по Балтийскому морю, а также на отчетных научных сессиях ЗИН РАН, Ученого совета Российского гидрометеорологического университета и семинарах лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН.

Публикации. Всего по теме диссертации опубликовано 65 научных статей. Из них 28 работ в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

Работа выполнялась при поддержке ФЦП «Мировой Океан» и грантов Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) 08-04-92421-БОНУС-а, 14-04-91721-БОНУС-а и 13-05-41464-РГО-а, полученных в рамках совместных программ РФФИ с Сообществом балтийских организаций в целях финансирования науки (BONUS EEIG) (проекты HYPER и COCOA) и с Русским географическим обществом. Частичная финансовая поддержка была также оказана академическими программами фундаментальных исследований «Биоразнообразие и динамика генофонда», “Живая природа” и “Биологические ресурсы России”, грантами РФФИ 02-04-48646-а, 05-04-49703-а, 08-04-00101-а, 11-04-00591-а, 13-04-00962-а, 14-04-00207-а.

Личный вклад автора. Диссертационная работа является результатом 30-летних исследований автора. Автором были определены цель и задачи исследования, проведен сбор, обработка материала, анализ данных и интерпретация полученных результатов; подготовлен текст диссертации, сформулированы основные положения, выносимые на защиту и выводы.

Структура, объем и содержание диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов и списка литературы, включающего 623 названия, из которых 328 на иностранных языках. Текст изложен на 265 страницах. Включает 52 рисунка и 18 таблиц.

Перечень задач, поставленных в диссертации, фактически и определил ее структуру, а положения, выносимые на защиту, соответствуют содержанию и выводам диссертационной работы.

Во введении обоснованы актуальность, цель и задачи исследования, предмет защиты, основные положения, выносимые на защиту, научная новизна, теоретическая и практическая

значимость работы, содержится информация относительно аprobации и другие необходимые для защиты диссертации данные.

Глава 1 посвящена методологическим аспектам изучения многолетней динамики численности донных животных. При анализе многочисленной литературы соискатель приходит к выводу, что на численность беспозвоночных влияют как внутренние (внутривидовая конкуренция) так и внешние факторы, особенно климатические условия.

В главе 2 автор подробно описывает район исследований. Данна краткая физико-географическая, гидрологическая и гидрохимическая характеристика вершины Финского залива. В данной главе приводятся крупномасштабные изменения гидрометеорологических факторов в вершине Финского залива в XX столетии. Особое внимание уделяется изменчивости кислородного режима придонных вод – ведущий фактор, определяющий развитие макрозообентоса в открытых районах Балтийского моря, включая Финский залив.

Глава 3 посвящена подробному описанию полученного материала, методов его сбора и обработки более чем за 30-летний период (с 1985 по 2016 гг.). Автором использован материал с 798 бентосных станций, выполненных в диапазоне глубин 6 – 75 м. В табл. 3.1. *диссертации (стр. 52)* автором приведены данные о сборе проб в период 19991-2016 гг. и указано, что на каждой станции было отобрано по 1 – 5 проб. Из таблицы не видно, сколько всего было собрано и обработано проб макрозообентоса, хотя такие данные необходимо публиковать даже в отдельных статьях, не говоря уже об таких длительных сборах материала. Следует отметить, что хотя дночерпатель Van-Vina, и рекомендован в качестве основного для отбора проб в Балтийском море (Ankars, 1977), по данным А.И. Баканова (1979) его нельзя использовать на мягких илах из-за сильного размывающего действия.

В главе 4 автором приведена общая характеристика донной макрофауны вершины Финского залива. Данна история изучения макрозообентоса Финского залива и делается вывод, что до начала 1990-х годов восточная часть Финского залива изучалась не регулярно, как Невская губа. Приведен видовой состав макрозообентоса, включающий 91 вид и более крупных таксона, из которых, наиболее широко представлены олигохеты (36 таксонов) и хирономиды (28 видов). Указаны причины фаунистической бедности макрозообентоса открытых районов восточной части Финского залива, основными из которых являются гипоксийные явления и низкая температура придонного слоя воды. Даны основные характеристики (диапазоны глубин, температуры и солености при которых встречался вид и

максимальные численность и биомасса) 8 массовых видов донных макробес позвоночных. В качестве замечания можно отметить несоответствие названия вида в табл.. 4.1. где указан вид *Procladius sp.*, хотя на стр. 65 приведен вид *Procladius ferrugineus*. Следует отметить, что как показали наши исследования (Щербина, 1989) в оз. Виштынецком, из девяти видов р. *Procladius*, пять видов относились к *Procladius gr. ferrugineus* и четыре вида к *Procladius gr. choreus*.

Глава 5 посвящена межгодовым и многолетним изменениям количественного развития донных макробес позвоночных. В данной главе, изложенной на 47 стр., рассматриваются колебания численности и биомассы донных животных, при которых видовой состав сообщества оставался практически прежним. Автор считает целесообразным различать межгодовую и многолетнюю (то есть характеризующую не отдельные годы, а долговременные периоды продолжительностью, как минимум, в несколько лет) изменчивость.

Межгодовые изменения количественных показателей зообентоса были наиболее ярко выражены в сильно опресненных участках залива. Здесь чередовались годы с преобладанием в бентосе то олигохет, то личинок хирономид. Наиболее высокие суммарные биомассы (около 50 г/м²) наблюдались при массовом развитии крупных личинок *Ch. plumosus*. Автором отмечена отрицательная корреляция между биомассами хирономид и олигохет, наиболее выраженная ($r = -0.894$, $P = 0.007$) в годы высокой плотности макрообентоса (биомасса >40 г/м²). Следует отметить, что ранее, аналогичная противофаза за 30-летний период была отмечена для крупных представителей макрообентоса Рыбинского водохранилища – личинок хирономид *Chironomus f.l. plumosus* и олигохеты *Tubifex newensis* (Поддубная, 1988; Перова, Щербина, 1998).

На наш взгляд, рис. 5.1. следовало бы разбить на два рисунка. На одном привести сравнительный анализ многолетней биомассы макрообентоса на ст. 19 в течение вегетационного периода (май–август), на другом в течение осеннего периода (сентябрь–октябрь). Осенний период рассматривается как самый удобный для мониторинга количественных показателей макрообентоса (Митропольский, Мордухай-Болтовской, 1975), так как состояние донных сообществ осенью практически не изменяется до вылета популяции хирономид *Chironomus f.l. plumosus* и размножения олигохет (май – начало июня). В качестве замечания можно отметить неудачно выбранную легенду на рис. 5.3. Олигохет следовало бы отметить белым цветом, а хирономид – черным или разными цветами.

В глубоководной зоне залива межгодовые изменения основных таксонов почти совпадали: биомасса олигохет и хищных *Saduria entomon* следовали за изменением

популяции *Monoporeia affinis*, что приводило к значительным межгодовым колебаниям биомассы всего макрозообентоса. По мнению автора в Балтийском море эти колебания имеют циклический характер (период 6–7 лет) и связаны с внутривидовой конкуренцией за пищу и действием механизма плотностной регуляции. Следует отметить, что аналогичные 6–7 летние циклы были отмечены Т.Л. Поддубной (1988) для массовых видов личинок хирономид и олигохет Волжского плеса Рыбинского водохранилища.

В этом подразделе подробно, с привлечением собственных результатов и литературных данных, описана биология, сезонные и межгодовые изменения биомассы, численности и размерно-возрастной структуры, зависимость длины тела от когорты и кривая воспроизводства *M. affinis*. Автором делается вывод, что *M. affinis*, в силу наличия у популяций этого вида автоколебательных свойств, порождает циклические колебания показателей обилия донных животных в глубоководной зоне и постоянные изменения распределения суммарной биомассы макрозообентоса по акватории залива.

Автором отмечено, что **Многолетние изменения** в глубоководной зоне были связаны с периодической гибелью донных макробес позвоночных (основу составляли реликтовые ракообразные >90% биомассы) вследствие возникновения придонной гипоксии. В 1996 г. из-за резкого ухудшения кислородного режима придонных вод на обширных площадях дна макрозообентос полностью исчез. *Анализ рис. 1 автореферата и рис. 5.13 диссертации (стр. 95)* показал, что **минимальные значения биомассы отмечены в 2000 г., а не в 1996 г. Еще одно замечание по данным рисункам – неудачно выбрана легенда биомасс $\square 0.01 \text{ г}/\text{м}^2$ и $0.01-1 \text{ г}/\text{м}^2$.** Следовало их обозначить цветом, например, синим и красным или черными и штрихованными кружочками.

Автором отмечено, что для Невской губы наличие исторических сведений дает возможность проследить изменения в донном населении на протяжении более чем ста лет. В течение XX столетия здесь наблюдались значительные колебания биомассы бентоса (на 1–2 порядка) вследствие периодического появления экстремально плотных (биомасса около 1 кг/ м^2) поселений донных животных (прежде всего двустворчатых моллюсков) в восточной части губы. Мощные скопления моллюсков возникали в многоводные фазы режима р. Невы и исчезали в маловодные годы в соответствии с внутривековыми колебаниями речного стока с периодом около 25–30 лет. А.А. Максимов отмечает, что непосредственной причиной высоких биомасс бентоса, несомненно, является значительное поступление аллохтонных органических веществ, основной источник которых, по-видимому, сточные воды г. Санкт-Петербурга. Ситуация радикально изменилась в 2006 г., с началом грандиозных, по своим масштабам, гидростроительных и дноуглубительных работ на Невском взморье, которые прежде всего влияют на моллюсков-фильтраторов.

Проведенный автором сравнительный анализ состояния биомассы макрообентоса в Копорской губе за 1934 и 1996–1997 гг. показал, что каких-либо существенных изменений качественного состава донной фауны в течение 60-летнего периода не произошло. Биомасса доминирующих видов *Limecola balthica* и *Saduria entomum* на илистых песках существенно возросла, а биомасса последнего вида значительно снизилась на илах. Ранее доминирующий здесь представитель ракообразных – *Monoporeia affinis* практически исчез из состава макрообентоса.

В заключении главы 5 автор делает вывод, что в глубоководной зоне многолетние изменения макрообентоса были связаны с массовой гибелью донных животных вследствие периодически возникающих гипоксийно-аноксийных явлений. В мелководных районах, где сохранялся благоприятный кислородный режим, в течение XX столетия вследствие эвтрофирования наблюдалась тенденция возрастания общей биомассы бентоса, обусловленная улучшением условий питания донных животных (прежде всего моллюсков-фильтраторов).

В Главе 6 описано изменение видового состава макрообентоса. Кратко дана история изучения фауны. Подробно изложено Вселение в середине 1990-х гг. чужеродных видов кольчатых червей в глубоководные районы восточной части Финского залива – полихеты *Marenzelleria arctica* и олигохеты *Tubificoides pseudogaster*.

T. pseudogaster один из обычных компонентов макрообентоса литоральной зоны и эстуариев Северного моря. Дано распространение олигохет, которое сопровождалось резким сокращением численности ранее доминировавших в донных сообществах амфиподы – *Monoporeia affinis*. Автор приходит к выводу, что наиболее вероятное объяснение сокращения численности *M. affinis* связано с биотурбационной деятельностью вселившихся олигохет.

Автор отмечает, что *Marenzelleria arctica* в российские воды Финского залива проникли, вероятно, в 2008 г. Уже на следующий год она заселила большую часть акватории залива, и стала ведущим, а местами практически единственным, представителем макрообентоса. Роль этих полихет была особенно значительна на подвергавшихся ранее воздействию гипоксии глубоководных станциях, где макрообентос еще недавно был крайне беден или отсутствовал. Образование мощных популяций *M. arctica* привело к многократному увеличению (почти в 45 раз) общей численности и биомассы зообентоса, особенно на илистых грунтах глубоководной зоны. Вселение *M. arctica* и *T. pseudogaster* привело к появлению новой функциональной группы донных животных в глубоководных районах восточной части Финского залива. В качестве замечания можно отметить неудачно

выбранную легенду на рис. 6.3. диссертации (стр. 130) и рис. 4 (стр. 22) автореферата, где *Saduria entomon* и *Marenzelleria* spp. отмечены одинаковым цветом.

В подразделе **Многолетняя динамика сообществ макрозообентоса**, на основе кластерного анализа сходства состава бентоса на станциях, выполненных в 2000-х гг. автором было выделено шесть сообществ. В конце делается вывод что, донное население глубоководной зоны восточной части Финского залива в настоящее время полностью утратило свой исходный облик и представлено сообществами, основу которых составляют чужеродные виды. В результате проникновения арктических полихет в Финский залив произошло воссоединение двух компонентов одного фаунистического комплекса, разделенных в ледниковое время. *В качестве замечания можно отметить неудачно выбранную легенду на рис. 6.18. диссертации (стр. 157). Комплексы надо было выделить разными цветами.*

Глава 7 посвящена **Влиянию изменений в бентосе на экосистемные процессы**. Известно, что водные организмы в процессе жизнедеятельности преобразуют окружающую среду. Автор выделяет три этапа: 1 – донное сообщество с доминированием ракообразных (середина 1990-х — начало 2000-х гг.), 2 – сообщества с преобладанием мелких олигохет сем. *Naididae* (до 2008 г.) и 3 – сообщество с доминированием чужеродных полихет *M. arctica* (с 2009 г. по настоящее время).

В данной главе подробно описываются биогеохимические последствия инвазии *Marenzelleria* spp. в Северной Балтике и режимная перестройка экосистемы восточной части Финского залива вследствие масштабной инвазии полихет *Marenzelleria arctica*. Подробно рассматривается концентрация нитратов и фосфатов и влияние на их концентрацию *M. arctica*.

В подразделе **Последствия изменений в бентосе для трофической структуры экосистемы восточной части Финского залива** отмечено, макрозообентос играет важную роль в питании многих рыб. В связи с этим на основе ранее определенных Р/В-коэффициентов была рассчитана продукция кормового макрозообентоса в глубоководных районах залива до, и после ухудшения кислородных условий, и в годы пика численности *M. arctica*. Делается вывод, что гипоксия привела к многократному снижению продукции кормовых макробеспозвоночных, особенно реликтовых амфиопод, продукция которых по сравнению с первой половиной 1990-х гг. уменьшилась почти в 20 раз. Сокращение численности амфиопод рассматривалась как одна из главных причин резкого снижения рыбопродуктивности залива на рубеже XX и XXI веков.

В Главе 8. изложены Закономерности многолетней динамики макрозообентоса восточной части Финского залива. В главе описана значительная изменчивость макрозообентоса и взаимодействие разномасштабных процессов рассмотренных на примере трех станций продольного разреза через восточную часть Финского залива, для которых имеется почти непрерывный ряд 30-летних наблюдений. Было отмечено, что значительные колебания количественных характеристик, по-видимому, являются факторами, способствующими успеху биологических инвазий. Снижение численности аборигенных видов в силу каких-либо причин предоставляют удобную возможность для внедрения вселенцев в природные сообщества. В восточной части Финского залива успешной экспансии чужеродных полихет и олигохет, несомненно, способствовало угнетение местной макрофлоры из-за ухудшения кислородного режима. Это особенно явно проявилось в случае с *M. arctica*, экспансия которых была наиболее ярко выражена именно в пострадавших от замора районах, где имела место полная гибель макрозообентоса.

В данной главе также рассмотрены **Динамические процессы в донных сообществах других водоемов**. Автором по многочисленным литературным данным отмечено, что постоянный занос экзотических видов из удаленных географических регионов в условиях меняющегося климата ведет к учащению случаев успешной натурализации чужеродных организмов. В связи с этим в настоящее время обычно полагают, что биологические инвазии и потепление климата должны рассматриваться вместе, как часть современных глобальных изменений биосферы Земли, ведущих к существенным потерям биологического разнообразия и нарушениям в функционировании природных сообществ и экосистем водоемов. В конце главы автор делает вывод, что с биологическими инвазиями связаны наиболее масштабные и глубокие преобразования населения водоемов, в том числе и макрозообентоса. К сожалению, хотя этой проблеме уделяется большое внимание, последствия внедрения чужеродных организмов остаются наименее изученным аспектом динамики современных природных сообществ.

Выводы сформулированы в 6 пунктах, отражают основные результаты работы и отвечают на четыре положения, выносимые на защиту.

Диссертация хорошо оформлена, написана на хорошем языке и легко читается. Она содержит большой список использованной литературы.

Автореферат в целом отражает содержание диссертации, а также соответствует предмету, положениям и выводам диссертации.

Высоко оценивая работу, отмечу, что приведенные мной замечания носят рекомендательные или дискуссионный характер и ни в коем мере не влияют на

положительное впечатление о диссертационной работе, не снижают ее теоретическую и практическую значимость.

Считаю, что диссертационная работа А.А. Максимова является научно-квалифицированной работой, в которой на основании выполненных автором исследований разработаны теоретические положения совокупность которых соответствует требованиям п. 9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней» утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации от 24.08.13 г. № 842, предъявленным к диссертациям на соискание ученой степени доктора биологических наук, а сам Алексей Александрович несомненно заслуживает присуждения ему ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.10 – гидробиология.

Официальный оппонент,

Доктор биологических наук,

Главный научный сотрудник лаборатории экологии
водных беспозвоночных Института биологии внутренних

вод им. И.Д. Папанина РАН

Щербина Георгий Харлампиевич

5 сентября 2019 г.

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

т. (08547) 24720

E-mail: gregory@ibiw.yaroslavl.ru

*Личную подпись Г.Х. Щербины
подтверждаю*

Ученый секретарь ИБВВ РАН

К. О. н. А. Н. Козлова

05.09.2019

