

**Отзыв официального оппонента
на диссертацию Седовой Нины Анатольевны
«ЛИЧИНКИ КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК (DECAPODA, CARIDEA) КАМЧАТСКИХ И
ЧУКОТСКИХ МОРСКИХ АКВАТОРИЙ:
ВИДОВОЙ СОСТАВ, ЭКОЛОГИЯ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ»,
представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 03.02.08 – экология (биологические науки)
в диссертационный совет Д 307.008.01**

Диссертация Нины Анатольевны Седовой посвящена морфологии, изменчивости развития, вопросам идентификации и экологии личинок каридных креветок прикамчатских вод Охотского моря и Тихого океана, северо-западной части Берингова моря и Чукотского моря. Актуальность работы не вызывает сомнения, поскольку каридные креветки являются существенным компонентом экосистемы, являясь, с одной стороны потребителями широкого круга организмов бентоса, а с другой важнейшим трофическим звеном цепи, ведущей от донной эпи- и инфауны к рыбам и другим консументам высоких порядков. Личинки креветок, обитая в планктоне, могут создавать значительные сезонные концентрации, потребляя фито- и зоопланктон, включая личинок рыб и, в свою очередь, служа пищей пелагическим рыбам. Таким образом, креветочный меропланктон является важным энергетическим и информационным каналом экосистем Северной Пацифики. Исследование морфологии развития личинок креветок важно для понимания эволюции группы. Ряд видов, таких как северная креветка, имеют большое промысловое значение, и данные по экологии их личинок имеют большое значение для понимания причин колебаний запасов и управления промыслом.

При этом в литературе отсутствует сколько-нибудь полная современная сводка по морфологии, идентификации и экологии личинок креветок северной части Тихого океана. Хотя работа Н.А. Седовой охватывает не весь этот регион, она в значительной степени восполняет этот пробел. Оригинальные описания, иллюстрированные высококачественными рисунками, позволили дать детальную характеристику личиночного развития ряда видов, изучить изменчивость развития и выделить различные его типы, связанные со степенью эмбрионизации стадий, использовать данные о личиночном развитии для уточнения характеристики некоторых родов креветок, составить определитель личинок, который может быть использован для Северо-Западной Пацифики, изучить особенности распространения креветочного меропланктона и его сезонную динамику.

Диссертация является результатом многолетнего труда автора и обобщением его многочисленных публикаций.

Во введении охарактеризована актуальность темы, цели, задачи, научная новизна исследований, сформулированы защищаемые положения.

Глава 1 представляет обзор публикаций по таксономическим исследованиям семейств Crangonidae, Pandalidae и Thoridae, которые составляют абсолютное большинство видов декапод в холодных водах Северной Пацифики.

Глава 2 представляет собой сделанное на основе литературных источников описание океанографических условий рассматриваемых районов.

Глава 3 описывает методику исследований, которое включает материал обработки 2276 проб, собранных, в основном, сетью ИКС-80. Идентификация личинок проводилась на основе имеющихся в литературе описаний и подбора серий последовательных стадий развития (описание которых при этом детализовали). Описания, от которых автор отталкивалась, часто касались только ранних стадий и были неполны. Часть личинок на основе имеющихся в литературе данных были определены только до рода.

Глава 4 содержит иллюстрированные описания всех или части стадий личиночного развития Pandalidae (*Pandalus eous*, *P. goniurus*, *P. tridens*), Crangonidae (*Argis crassa*, *A. dentata*, *A. lar*, *A. ochotensis*, *A. ovifer*, *Crangon dalli*, *Crangon*, определенного как *C. septemspinosa*, *Mesocrangon intermedia*, *Neocrangon communis*), которые ранее были описаны неполно или неточно, полный список всех встреченных в меропланктоне видов креветок, характеристику индивидуальной и географической изменчивости личиночного развития изученных видов. Представляет значительный интерес факт увеличения количества стадий у *Pandalus eous* и *P. goniurus* в прикамчатских водах по сравнению с этими видами в приамериканских водах. Такое увеличение приводит к более длительному существованию в планктоне и достижению большего размера у личинок пандалусов, обитающих в Северо-Западной Пацифике. Это может быть связано с более длительной возможностью использования личинками кормовых ресурсов планктона продуктивного Западно-Камчатского шельфа. В главе приводятся оригинальные ключи для определения личинок креветок, обитающих в прикамчатских водах.

Глава 5 посвящена сравнению распределения и сезонной динамики креветочного меропланктона в водах Западной Камчатки (Охотское море), юго-восточной Камчатки, в северо-западной части Берингова моря и южной части Чукотского моря. Отмечены значительные различия в сроках появления и обитания в планктоне личинок, сезонной динамике личиночных концентраций у западного (где формируется т.н. «личиночный пояс») и юго-восточного (где этого пояса нет) побережья Камчатки. Эти различия объяснены особенностями морфологии шельфа и океанографических условий. К обсуждению этого вопроса автор возвращается в главе 7. Заслуживает внимания выявленная закономерность более раннего появления личинок в мористых районах, а затем в прибрежных участках шельфовой зоны, а также смещения концентраций личинок по мере развития на шельф, где происходит оседание. Это предполагает наличие активной миграции в направлении берега, а возможно и адаптации поведения личинок к трехмерным особенностям циркуляции вод. «Подстройка» поведения к гидрофизическим процессам может обеспечивать попадание оседающих личинок в места обитания взрослых особей или даже в более мелководные и прибрежные по сравнению с местообитаниями взрослых креветок участки. Такие механизмы ранее были описаны для личинок десятиногих ракообразных, правда, в масштабах эстуариев или прибрежной зоны, но не таких обширных шельфов как Западно-Камчатский.

Из важных результатов можно отметить также массовость личинок таких видов как северная (*Pandalus eous*) и углохвостая (*P. goniurus*) креветки, относительную редкость личинок креветок рода *Argis*, имеющих укороченное развитие и совсем уж редкие находения личинок креветок рода *Lebbeus* и *Sclerocrangon*, для которых известно большое число видов, обитающих в Охотском море. Эти последние имеют, очевидно, не только укороченное развитие, но их личинки, скорее всего, обитают в придонном слое и/или на больших глубинах.

В главах 6 и 7, которые называются, соответственно, «Использование личинками каридных креветок пространственно-временных ресурсов разных районов Северо-Западной Пацифики» и «Влияние факторов среды на развитие каридных креветок» значительный интерес с моей точки зрения представляет сравнение сроков развития личинок массовых видов креветок, таких как *Pandalus eous* и *P. goniurus* в разные годы и между водами Западной и Юго-Восточной Камчатки. Показаны более поздние сроки появления личинок в холодных водах Охотского моря и в холодные годы.

Значительные различия в сроках обитания личинок креветок в планктоне в Охотском море, у юго-восточной Камчатки и в более высокоширотных районах северо-западной части Берингова и южной части Чукотского морей связаны с их более поздним появлением на севере и в целом более коротким сезоном присутствия креветочного

меропланктона. Эти различия хорошо вписываются в общие зональные закономерности сезонного развития планктона.

Вторая часть главы 7 носит обзорный характер и посвящена описанию биотического окружения креветочного меропланктона с акцентом на организмы, потребляющие личинок креветок и потребляемые ими.

Глава 8 является обобщающей для работы. В ней проведена экологическая классификация личиночного развития каридных креветок и выделено семь их гильдий, которые характеризуются разной степенью эмбрионизации развития и, соответственно, разным количеством проходимых стадий зоза и типом развития конечностей и размерами на этих стадиях роста. В соответствии с этим представители разных гильдий имеют разную сезонную приуроченность и, очевидно, по-разному используют пищевые ресурсы, по-разному подвергаются воздействию хищников и вступают в конкурентные отношения. Если все каридные креветки по отношению к пенеидным являются К-стратегами, в пределах своего множества они занимают разное положение в К- r- континууме. Ряд видов *Eualus* с многочисленными яйцами и мелкими и выходящими из яиц без плеопод личинками (гильдия 1) показывают наибольший сдвиг в сторону r-стратегии. Личинки креветок рода *Crangon* также имеют мелких и выходящих из яиц с несформированными плеоподами личинок (гильдия 3). Однако выход этих личинок происходит позже в сезоне, преимущественно в прибрежных водах во время прогрева. Поэтому развитие происходит быстрее и включает меньше стадий. Представители гильдии 2 при сходстве развития по числу стадий с гильдией 1, идут по пути укрупнения личинок, акселерации развития их конечностей и, в целом, также длительного планктонного периода (но с вероятно иными, чем у представителей гильдии 1 трофическими отношениями). Креветки гильдии 4 (характерный представитель *Pandalus goniurus*) характеризуются более коротким развитием по сравнению с видами гильдий 1 и 2, и в отличие от гильдии 3 встречаются над большими глубинами. В гильдиях 5 и особенно 6 продолжается тенденция уменьшения числа стадий и сокращения сроков массовой встречаемости личинок в планктоне. К последней гильдии принадлежат, в частности, все изученные виды рода *Argis*, которые имеют всего две стадии зоза с акселерацией развития торакопод и плеопод. Наконец крайний К-полюс в К- r- континууме занимает *Sclerocrangon salebrosa*, у которого эмбрионизация достигает максимального выражения, и выходящая из крупного яйца личинка уже очень похожа на взрослую особь. Хотя личинки других представителей *Sclerocrangon* и глубоководных видов *Lebbeus* неизвестны, можно предполагать, что имея немногочисленные крупные яйца, они также используют похожую стратегию с весьма непродолжительной и проходящей у дна личиночной фазой жизненного цикла.

Заключение и выводы обоснованы содержанием диссертации.

Диссертация изложена на 329 страницах с 6 страницами приложения (список видов креветок из прикамчатских и чукотских вод), иллюстрирована оригинальными рисунками личинок креветок. Список литературы включает 590 названий, из них 289 на иностранных языках. По теме диссертации автором опубликовано 22 научные работы, включающие статьи в периодических изданиях, монографию и доклады на конференциях, из них 14 статей в изданиях, рекомендованных ВАК (6 статей на английском языке). Автореферат соответствует содержанию диссертации.

К диссертации можно высказать ряд комментариев и замечаний.

1) Формулировка третьего защищаемого положения («Каридные креветки используют различные способы выхода из конкуренции и разграничения экологических ниш, главными из которых являются размерная, морфологическая и пространственная

дифференциация, а также прямое и укороченное развитие»), может быть понята так, что именно конкуренция является причиной наблюдаемых различий в морфогенезе, росте и экологических особенностях личинок разных видов. То, что межвидовая конкуренция в природе существует, отрицать невозможно, но доказательно продемонстрировать ее эффект на полевых данных бывает очень непросто. Различия морфогенеза и экологических предпочтений личинок тех или иных таксонов креветок, показанное в работе, имеют, скорее всего, гораздо более давнюю историю, чем их совместное существование в таксоценое прикамчатских вод. Другое дело, что это совместное существование может модулировать и модифицировать уже имеющиеся различия.

2) Глава 1, в частности, обзор истории изучения фауны и личиночного развития каридных креветок содержит ряд неточностей. Так в самом начале автор пишет: «Фауна креветок Охотского моря считается хорошо изученной. Сборы, сделанные в 19 веке, были описаны В.К. Бражниковым (1907), З.И. Кобяковой (1936), В.В. Макаровым (1941)». Между тем первые данные по креветкам Северо-Западной Пацифики и Охотского моря в том числе были представлены Ф.Ф. Брандтом (Brandt, 1851). Значительный вклад в изучение фауны Охотского и Берингова морей и сопредельных районов Тихого океана был сделан Мэри Джейн Рэтбен (1902), которая описывала из этого района, в основном, материал, полученный от Н.А. Гребницкого (как раз сборы конца XIX века). Работа Бражникова действительно основана на материалах, собранных им на шхуне «Сторож» на рубеже XIX и XX столетий. Что касается исследований Кобяковой (в этом контексте должны быть упомянуты две работы, 1936 и 1937 годов), то они базируются, в первую очередь, на сборах Комплексной Тихоокеанской экспедиции, организованной К.М. Дерюгиным в 1930 – 1933 гг. Работа В.В. Макарова также связана с этой экспедицией, но не рассматривает материал из Охотского моря, а только из Берингова и Чукотского. Не упоминается важная работа Л.Г. Виноградова (1947), где суммированы данные о десятиногих ракообразных Охотского моря по сборам ТИНРО 1930-40х годов после Комплексной Тихоокеанской экспедиции.

3). Не вполне корректно изложена история таксономического исследования *Pandalus eous* (в изначальной тактовке *Pandalus borealis eous*), одного из ключевых для работы. Неверно говорить, что Сквайрс разделил *P. borealis* на 2 вида (с. 15). Он повысил ранг тихоокеанского подвида *Pandalus borealis eous* Макаров, 1941 до видового. Далее, нельзя утверждать, что Т. Комаи (1999) подтвердил правомерность видового статуса, поскольку по морфологическому критерию *P. borealis eous* отличается от атлантической формы *P. borealis borealis* фактически одним признаком. Остальные признаки перекрываются, на что обратил внимание В.И. Соколов (1997, 2001). Т.е. в данном случае изменчивость не выходит за пределы традиционного понимания подвида, идущего от А.П. Семенова-Тяньшаньского (1910) (напр. Майр, 1969; Winston, 1999) Другое дело, что подвиды *P. borealis* сейчас географически изолированы, но эта изоляция может иметь весьма недавнюю историю, и в настоящее время *P. borealis* все чаще встречается в морях Сибирской Арктики. Чтобы определиться с таксономическим статусом атлантической и тихоокеанской форм, можно было бы дополнительно применить молекулярно-генетический критерий и стандартные маркеры, например, митохондриальный ген COI (что позволило, по крайней мере, оценить степень и, возможно время дивергенции), однако, насколько я могу судить, это никем сделано, во всяком случае, опубликовано пока не было. База данных World Register of Marine Species (WoRMS) принимает видовой статус *P. eous* (что, в общем, является личной позицией таксономического редактора по группе), во многих рыбохозяйственных работах и в документах ФАО по-прежнему говорится о северной креветке *Pandalus borealis* в Северной Атлантике и Северной Пацифике

Располагая обширным материалом по морфологии личинок *P. borealis eous* и многочисленными описаниями личинок *P. borealis borealis* в литературе (начиная с работ Г.О. Сарса) автор могла бы представить детальный анализ морфологических различий,

что дало бы ценный материал для понимания эволюции и адаптации этих ключевых форм субарктических экосистем. Однако в работе такой анализ по сути отсутствует, указано только, что Педерсен «не учел, что *P. borealis* и *P. eous* – разные виды. По личинкам это заметно даже больше, чем по взрослым формам. Многие морфологические признаки личинок отдельных личиночных стадий этих видов не совпадают. Сравнение личинок *P. eous* из прикамчатских вод и из залива Кодьяк (Аляска) показывает большее морфологическое сходство популяций, чем с северной креветкой из канадских или гренландских атлантических вод, хотя в наших водах вид проходит 8 стадий зоэа, а в приамериканских – всего 5–6 стадий, что соответствует количеству стадий *P. borealis*. Это является еще одним доказательством того, что тихоокеанская северная креветка – самостоятельный вид, а не подвид» (с. 116). Признаться, доказательства я тут пока не вижу.

5). Вызывает вопросы трактовка автором статуса *Crangon septemspinosa* из прикамчатских вод. Единственная относительно современная таксономическая ревизия тихоокеанских таксонов рода *Crangon* была выполнена Хайяши и Кимом, которые отнесли большую часть находок *Crangon septemspinosa* из Охотского и Японского морей к *C. amurensis* или *C. propinquus* (Hayashi, Kim, 1999). В главе 1 автор пишет, что «не все согласились с ревизией, проведенной К. Хаяси и Д. Ким» (с. 15), однако не указывает, кто собственно, не согласился. В следующем абзаце идет ссылка на работу Campos et al., 2012, однако она ни в коей мере не является таксономической работой и вряд ли может быть использована в этом контексте. *C. septemspinosa* описан из Северо-Западной Атлантики и не встречается в арктических водах Северной Америки, известные из литературы находки в Беринговом море и юго-западной части Чукотского моря нуждаются в ревизии. Поэтому отнесение охотоморских личинок к этому виду требует известной осторожности. Очевидно у автора были какие-то основания определить обнаруженных в прикамчатских водах личинок как *C. septemspinosa*, возможно их сходство с описанными (путем выведения из яиц) личинками этого вида из Северо-Западной Атлантики (прибрежье штата Северная Каролина, США) (Tesmer, Broad, 1964), но на с. 114 в связи с этой работой указывается, что «сравнение личинок *Crangon septemspinosa* из прикамчатских и европейских вод выявило существенную разницу. Наибольшие различия отмечены для младших личинок». На следующей странице описываются действительно существенные различия в размерах, соотношении относительной длины конечностей, числе щетинок и т.д. Так может быть проще допустить, что в водах Камчатки и Северной Каролины (это все-таки не европейские, а американские воды) живут разные виды и название *Crangon septemspinosa* относится к атлантической форме?

6). Трудно сразу разобраться в рисунке 4.55, где представлены зависимости средней длины от стадии развития для массовых видов каридных креветок. Эти виды ни в подписи к рисунку, ни в пояснении к нему на с. 109 не названы. Только при дальнейшем чтении можно догадаться, что это те же виды, которые обозначены на следующем рисунке 4-56. В принципе, можно было бы этим последним рисунком и ограничиться, а уравнения регрессии зависимости длины от стадии привести в таблице.

7). Желательно было привести таблицу, в которой показать, насколько сделанные автором описания улучшают имеющиеся в литературе (описание неописанных стадий, детализация, исправление ошибок).

8). Не совсем понятен источник классификации типов распространения креветок (Приложение, столбец «Биогеография»), в частности категорий «Циркумбореальный арктический» (*Eualus macilentus*), циркумбореальный, преимущественно арктический (*Eualus belcheri*). Приставка «циркум» обычно используется в случаях непрерывного распространения, например, циркумарктический, циркумтропический, о циркумбореальности говорить не принято, поскольку непрерывности в бореальных широтах быть не может из-за наличия материков, обычно говорят амфибореальный. *E. macilentus* встречается в северной Пацифике, арктических морях Северной Америки (но,

возможно, с перерывом в Канадском Арктическом архипелаге) и Северо-Западной Атлантике, отсутствуя в Северо-Восточной Атлантике. Т.е. это вид аркто-бореальный, но никак не циркумбореальный. *E. belcheri* также не встречается в бореальных водах Атлантики, но только в высокоширотных водах атлантического сектора Арктики. *Spirontocaris arcuata* назван тихоокеанским арктическо-бореальным видом, *S. intermedia*, который распространен принципиально также, как предыдущий вид почему-то назван просто арктическо-бореальным видом. *S. spinus* назван тихоокеанским приазиатским бореальным видом, хотя он как раз обычен в атлантическом секторе Арктики.

При всех замечаниях, которые возможно высказать, работа Седовой Н.А. является законченным самостоятельным обобщающим исследованием, которое дает основательное представление о креветочном меропланктоне как важном и недооцениваемом ранее компоненте экосистем Охотского, Берингова и Чукотского морей и позволяет развивать его дальнейшее изучение.

Работа имеет значительный потенциал практического приложения для рыбохозяйственных исследований и индикации состояния морских экосистем в условиях развития проектов по индустриальному освоению шельфа.

Результаты диссертации также могут быть использованы в учебных курсах гидробиологии и общей экологии.

Работа Н.А. Седовой «ЛИЧИНКИ КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК (DECAPODA, CARIDEA) КАМЧАТСКИХ И ЧУКОТСКИХ МОРСКИХ АКВАТОРИЙ: ВИДОВОЙ СОСТАВ, ЭКОЛОГИЯ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ» соответствует требованиям п. 9 Положения о присуждении ученых степеней № 842, утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 (в редакции Постановления Правительства РФ от 21.04.2016 года № 335), предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора биологических наук, а автор заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.08 – экология (биологические науки).

16.10.2019

В.А. Спиридонов



Сведения об оппоненте: Спиридонов Василий Альбертович, ведущий научный сотрудник лаборатории прибрежных донных сообществ федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН», доктор биологических наук (специальность 03.02.04 – «зоология»).

Адрес организации: Нахимовский проспект, д. 36, Москва, 117997. Рабочий телефон 8(499)-124-79-96. Адрес электронной почты vspiridonov@ocean.ru