

УТВЕРЖДАЮ:

В.и.о. директора федерального  
государственного бюджетного учреждения  
наук Института проблем экологии и  
эволюции им. А.Н. Северцова Российской  
Академии наук,  
академик РАН, профессор  
Д.С. Павлов



«24» ноября 2014 г.

### ОТЗЫВ

ведущей организации – федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук – на диссертацию **Вадима Вадимовича Яруева «Репродуктивная биология хвостатых земноводных рода *Salamandrella* (Amphibia, Caudata, Hynobiidae)»**, представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология

Всестороннее изучение биологии размножения хвостатых земноводных представляет важную задачу батрахологии, решение которой далеко от завершения. Одну из основных причин здесь составляют трудности в полевом изучении данного вопроса, необходимости владения методами экологических и морфологических исследований, верного выбора схемы совмещения результатов анализа циклических изменений экологических и морфологических параметров земноводных.

Хотя разнообразие репродуктивных стратегий хвостатых земноводных ниже, чем у бесхвостых, сведения об их биологии размножения, как правило, ограничиваются общей характеристикой репродуктивного цикла или отдельными параметрами: половым поведением, фенологией, плодовитостью, особенностями морфологии или физиологии половой системы на определенных этапах годового цикла, или являются компонентом построения моделей репродуктивных стратегий земноводных, реконструкций филогенеза и т.д. С учётом этого, детальный анализ репродуктивной биологии отдельных видов имеет существенное значение не только для целей аутоэкологии, но также дает важную информацию для синэкологических, сравнительно-экологических, сравнительно-морфологических, филогенетических и

физиологических исследований. Сравнение полученных результатов с уже имеющимися позволяет оценить специфику вида, выделить видоспецифичные и общие для разных таксонов параметры, что имеет значение для разработки вопросов систематики данной группы.

Таким образом, исследование В.В. Ярцева, посвященное изучению репродуктивной биологии представителей хвостатых земноводных рода *Salamandrella*, представляющих одних из наиболее примитивных видов рецентных земноводных (кроме того, используемых в качестве модельных объектов), является весьма актуальным. Постановка цели и решаемые задачи соответствуют современному уровню, они теоретически и практически значимы.

Фактологическую основу защищаемой работы составляют полевые и лабораторные исследования автора в период с 2007 по 2014 г. Основной материал получен при изучении полевом и лабораторном изучении двух видов углозубов: *Salamandrella keyserlingii* и *S. tridactyla*, из окрестностей г. Томск. Хабаровского (окр. г. Хабаровск), Приморского краев (гора Ольховая) и Еврейской автономной области (г. Смидович о окрестности п. Николаевка). Объем собранных материалов адекватен поставленным задачам исследования. Обследовано 26 нерестовых водоемов, откуда изучено 266 кладок икры *S. keyserlingii* и 706 – *S. tridactyla*. За счет привлеченных литературных данных в анализ включены 27 популяций первого вида и 8 – второго. Репродуктивное поведение изучено у 37 особей в разных вариантах ссаживания самцов и самок в лабораторных условиях. Половой диморфизм во внешне-морфологических признаках изучен по 10 общепринятым параметрам. Изучены как собственные сборы диссертанта, так и коллекции 4 музеев и университетов России и Украины. Анатомия половой системы изучена у 67 самок и 44 самцов *S. keyserlingii* и у 4 самок и 77 самцов *S. tridactyla*. Подробно описана методика анатомических и гистологических исследований. Новым в исследованиях такого рода является привлечение к анализу репродуктивной биологии земноводных климатических данных из баз "Погода России" и "WorldClim database" в сочетании с регистрацией ставших стандартными температурных параметров в поле.

Работа состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 309 наименований, из которых 200 – на иностранных языках. Общий объем диссертации – 253 страницы компьютерного текста. Диссертация иллюстрирована 12 таблицами и 50 рисунками.

**Глава 1** является вводной к основной части работы и написана на основе литературных данных. В ретроспективе автор обсуждает работы И. Вурфбайна, обзор старых работ К. Адлером, рассматривает общие направления изучения репродуктивной биологии хвостатых земноводных разных групп, с особым вниманием к семейству Hynobiidae, куда входят

изученные диссертантом виды. В главе дается также общая характеристика распространения и филогенетических связей хвостатых земноводных с использованием новейших публикаций, основанных на анализе молекулярной генетики видов. Здесь же дается краткая характеристика разнообразия, распространения, филогенетических связей и таксономической структуры семейства Hynobiidae по данным, опубликованным Н.А. Поярковым. Приводятся сведения по систематике, распространению и филогенетическим связям видов *Salamandrella*, а также данные о способе оплодотворения, мочеполовой системе, гаметогенезе, вторичных половых признаках, поведении и репродуктивных циклах самцов и самок, способах размножения и размерах кладок хвостатых земноводных. Эти сведения обсуждаются в сравнительном аспекте применительно к Hynobiidae.

В главе 2 дана исчерпывающая характеристика методов, использованных при сборе и обработке материала. Дан перечень точек сбора материалов с координатами каждой из них и точечные карты ареалов обоих видов с указанием точек, где диссертант собирал материал. Подробно описаны использованные методы изучения экологии, морфологии, статистического анализа, даны иллюстрации, объясняющие те или иные параметры. Надо особо отметить тщательность постановки экспериментов по поведению, направленных на выяснение вопроса о характере оплодотворения и годовом репродуктивном цикле данных видов углозубов.

В главах 3 - 6 представлены и обсуждены результаты собственных исследований.

Глава 3 содержит оригинальные материалы исследования, посвященные результатам изучения половой системы, гаметогенеза и репродуктивных циклов самцов и самок углозубов. На основе анализа литературы выявлены расхождения мнений разных авторов о топографии семявыносящих канальцев. Описана и проиллюстрирована общая топография мочеполовой системы, связь семенника, переднего отдела почки и семяпровода, форма и микроструктура семенников, сезонные изменения семенников и семяпроводов, сперматогенез, сравнение половой системы самцов *Salamandrella* с другими Caudata по ряду изученных параметров. Дается описание анатомии половой системы самки, сезонных изменений яичников и яйцеводов, микроструктура яичника и овогенез, репродуктивный цикл самок. Важным является вывод о наличии в изученной томской популяции *S. keyserlingii* одногодичного репродуктивного цикла самцов, что хорошо согласуется с данными других авторов по ряду популяций данного вида, которые в работах некоторых авторов определенное время подвергались сомнению. Данные по сезонным изменениям половой системы самок *S. keyserlingii* указывает на длительный период их созревания. Диссертант предполагает возможность наличия у них двухлетнего репродуктивного цикла, но справедливо

отмечает, что эта возможность не доказана и требует дальнейших исследований. Опровергая предыдущие выводы некоторых авторов, диссертант убедительно показывает, что возможность оплодотворения половых продуктов у *Salamandrella* существует только в весенний период и оплодотворение у представителей данного рода является только внешним, но не внутренним.

**Глава 4** посвящена анализу характеристик полового диморфизма и сезонной изменчивости внешних морфологических признаков, обсуждаются собственные данные диссертанта о половом диморфизме в размерах особей, половой диморфизм и сезонная изменчивость пропорций тела. Приводимые сведения позволяют сделать некоторые сравнения по стандартизованным признакам у обоих видов углозубов. Дается подробное обсуждение собственных данных в контексте детального обзора литературы.

**В главе 5** приводятся сведения по репродуктивному поведению. Детально описан процесс откладки икры у обоих видов. Подробно обсуждается предполагавшаяся ранее другими авторами возможность откладки икры самками без самцов (т.е. яиц, оплодотворенных ранее на суше, с дальнейшей откладкой в водоемах). Наблюдения диссертанта убедительно опровергают эту точку зрения: в тех редких случаях, когда откладывается икра без участия самцов, она является неоплодотворенной и не развивается, а самка не может ее самостоятельно прикрепить к субстрату. Интересны эксперименты автора по межвидовому спариванию обоих видов. В результате впервые получены гибридные кладки, из которых вылупились и развивались личинки. Результаты показали отсутствие гаметических барьеров между *S. keyserlingii* и *S. tridactyla* и возможность их гибридизации в природе. Это ставит важный вопрос о таксономическом ранге *S. keyserlingii* и *S. tridactyla*. Проведен сравнительный анализ репродуктивного поведения представителей родов *Salamandrella* и *Hynobius*.

**Глава 6** посвящена результатам изучения экологии размножения. Проанализированы биотопы, фенология размножения, размеры и изменчивость кладок, широтная изменчивость плодовитости и размеров самок в связи с изменчивостью температуры воздуха.

**Заключение** подводит краткие предварительные итоги предыдущих глав.

**Выводы** вполне отвечают поставленным и выполненным задачам. Текст автореферата соответствует тексту диссертации. Основные результаты исследования широко апробированы и достаточно полно представлены в опубликованных работах автора. По тематике диссертации опубликовано 8 работ, в том числе – 3 статьи в ведущих рецензируемых научных журналах и изданиях, рекомендованных ВАК для публикации основных научных результатов диссертации. Результаты исследований представлены и обсуждены в виде докладов на 2 международных и 9 российских семинарах, конференциях и заседаниях.

При общем положительном впечатлении от работы необходимо высказать ряд замечаний:

1. Работы Белона, Стено и Вурфбайна касаются не только различных аспектов биологии размножения хвостатых земноводных (с. 14), но и многих других аспектов их биологии, морфологии, физиологии, истории изучения, которые можно было бы перечислить в диссертации.

2. Наивно выглядит формулировка: "несмотря на столь значительный период изучения исследования репродуктивной биологии хвостатых земноводных продолжают и в настоящее время" в связи с внедрением новых методов исследований и использованием новых видов (с. 14). Общеизвестно, что многие направления зоологии развиваются с XVI – XVII вв. по настоящее время, в том числе по указанным диссертантом причинам.

3. Можно было бы упомянуть, что "последняя масштабная ревизия" семейства Hynobiidae, опубликованная Dubois & Raffaelli (2012) в известном зарубежном журнале по батрахологии, фактически является переработкой кандидатской диссертации Н.А. Пояркова в переводе на английский язык с неоправданным выделением ряда таксонов, указанными французскими авторами. Было бы рациональнее использовать первоисточник, воздержавшись от использования указанной статьи.

4. Непонятно, к какому тексту относится сноска 1 на с. 34.

5. Вряд ли имело смысл давать кадастр к карте ареалов *S. keyserlingii* и *S. tridactyla* из работы Н.А. Пояркова (с. 45-46). Лучше было бы при этой карте дать кадастр лишь тех точек, в которых собирал материал диссертант.

6. Есть опечатки: "диаметры яйцеводов", "использование относительны диаметров" (с. 104).

Данные замечания не снижают значимости выполненной работы, которая в целом представляет большой интерес, обладая несомненной новизной и внося важный вклад в понимание репродуктивной биологии представителей рода *Salamandrella*.

Большой объем материала, адекватно спланированные схема исследования, уровень математической обработки данных, обоснованная аргументация выводов, хорошее знание специальной литературы не оставляют сомнений в научной зрелости диссертанта. Представленная работа является оригинальным завершённым исследованием в области репродуктивной биологии земноводных. По содержанию, научной ценности, новизне, практическим результатам и оформлению диссертация отвечает п. 9 Положения о присуждении ученых степеней, утвержденного постановлением Правительства

Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842, и полностью соответствует требованиям ВАК, предъявляемым к кандидатским диссертациям, а ее автор – Вадим Вадимович Ярцев – заслуживает присуждения искомой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология.

Официальный отзыв обсужден и одобрен на заседании коллектива лаборатории проблем эволюционной морфологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (протокол № 6 от 19.11.2014 г.).



Кандидат биологических наук,  
старший научный сотрудник лаборатории  
проблем эволюционной морфологии  
Федерального государственного бюджетного учреждения науки  
Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова  
Российской Академии наук  
119071, г. Москва, Ленинский проспект, дом 33  
Тел.: (495) 954-75-53  
E-mail: [admin@sevin.ru](mailto:admin@sevin.ru); [ipe51@yahoo.com](mailto:ipe51@yahoo.com)  
Сайт: [www.sevin.ru](http://www.sevin.ru)

Сергей Львович Кузьмин

24 ноября 2014 г.

