

ВІДГУК

офіційного опонента на дисертаційну роботу Ткаченко Оксани Василівни
**«Морфологія личинок безхвостих амфібій (*Amphibia, Anura*) фауни
України»**, представлену на здобуття наукового ступеня кандидата
біологічних наук зі спеціальності 03.00.08 – зоологія

Актуальність теми. Земноводні вже не одне століття є об'єктом різнопланових наукових досліджень. Попри це деякі аспекти їх життя залишаються недостатньо вивченими, зокрема, період личинкового розвитку. Наприклад, ще донедавна для більшості представників безхвостих земноводних України дані щодо особливостей морфології личинок на різних стадіях розвитку були практично відсутні або вкрай обмежені. Крім того, була відсутня універсальна таблиця нормального розвитку європейських видів безхвостих земноводних та ключі для ідентифікації личинок на різних (у першу чергу – на ранніх) етапах розвитку, що також створювало труднощі під час роботи з цією групою тварин. Нещодавно було переглянуто погляди на об'єм і статус окремих таксонів, внаслідок чого фауна безхвостих амфібій України поповнилася новими видами – *Hyla orientalis* та *Pelobates vespertinus*. Тому підготовка нових ключів для визначення личинок, у яких би враховувався цей факт, давно назріла. Наведене вище свідчить, що обрана Оксаною Василівною тема є своєчасною та актуальною.

Наукова новизна. Дисертантка вперше в Україні дослідила личинковий розвиток 12 видів безхвостих земноводних, які належать до п'яти родин. У результаті охарактеризовано морфологічні ознаки, що є спільними для групи або специфічними для кожного таксону. Вдосконалено уніфіковану схему стадій розвитку личинок, а також запропоновано ключі для ідентифікації таксономічної приналежності личинок на різних етапах їх розвитку.

Практичне значення роботи. Отримані дані можуть бути використані для визначення таксономічної належності та стадій розвитку пуголовків (як прижиттєво, так і на фіксованому матеріалі). Відпрацьована дисертанткою методика розмноження безхвостих земноводних та утримання личинок може бути використана для створення лабораторних популяцій, зокрема – для розведення рідкісних видів. Доопрацьована уніфікована схема стадій розвитку придатна для вивчення личинок різних видів, зокрема, під час проведення порівняльних досліджень різних груп. Інформація щодо морфологічних особливостей таксонів різного рівня

може бути використана під час проведення навчально-польових практик студентів.

Структура й обсяг роботи. Дисертаційна робота викладена на 210 сторінках (з яких 168 – основний текст) і складається з анотацій українською та англійською мовами, змісту, вступу, 5 розділів, висновків, списку використаних джерел (168 найменувань, з них 97 – латиницею) та 1 додатка. Робота містить 152 рисунки і 16 таблиць (з них 4 – в основному тексті та 12 – у додатку).

Відповідність змісту автореферату й основних положень дисертації. Зміст і структура автореферату О. В. Ткаченко відповідає структурі, основним положенням і висновкам, наведеним у її дисертації.

Оцінка змісту роботи.

Вступ (с. 13–17).

Розділ містить стандартні показники дисертаційного дослідження. Зокрема, охарактеризовано актуальність, новизну і практичне значення роботи, її зв'язок із науковими програмами, планами, темами; дисертанткою чітко окреслено мету і завдання, об'єкт, предмет і методи дослідження тощо. Також у зазначеному розділі висловлено подяки особам, які надавали допомогу у процесі проведення дисертаційного дослідження.

На мою думку, дисертантка не зовсім коректно пише, що «... *вперше* розроблено уніфіковану таблицю стадій личинкового розвитку» (с. 15). Адже фактично мова йде про вдосконалення класичної таблиці K. L. Gosner (1960), що підтверджує сама Оксана Василівна у своїй дисертації (с. 132).

Розділ 1. Огляд літератури (с. 18–43).

У цьому розділі на основі літературних даних коротко охарактеризовано сучасний склад фауни безхвостих земноводних України (налічує 15 видів), їх поширення, сучасні погляди на номенклатуру та таксономію групи. Дисертантка опрацювала велику кількість літературних джерел, що дало їй змогу підготувати ґрунтовний огляд і здійснити критичний аналіз даних щодо різних аспектів вивчення личинок безхвостих земноводних. Зокрема, розглянуто історію наукових досліджень ембріонального та личинкового розвитку безхвостих земноводних з кінця XIX ст. до наших днів. Охарактеризовано ознаки, які використовували різні автори для виокремлення стадій розвитку, а також проаналізовано сильні та слабкі сторони раніше опублікованих таблиць для визначення стадій розвитку. Дисертантка проаналізувала літературні дані щодо впливу і значення для розвитку пуголовків параметрів середовища (географічні, фізико-хімічні та біологічні характеристики нерестових водойм, щільність населення личинок, рівень антропогенного

тиску та забруднення хімічними речовинами, вплив хижаків і паразитів тощо). Окремий підрозділ присвячений проблемам, пов'язаним із видовою ідентифікацією пуголовків, зокрема застосуванню морфологічних ознак (як-от форма тіла та його пропорцій, будова ротового апарату й ін.), а також труднощам визначення личинок криптичних видів. Також розглянуто методи інкубації ікри та личинок у лабораторних умовах.

Водночас, є і деякі зауваження та запитання до розділу. Так, дисертантка відносить ропах, які населяють територію України, до трьох підродів роду *Bufo*. Проте в більшості сучасних зведень та електронних баз даних (наприклад, AmphibiaWeb; Frost, 2019 та ін.) ці види відносять до окремих родів – *Bufo*, *Bufotes* і *Epidalea*.

Окремий підрозділ присвячений явищам педогенезу, неотенії та пedomорфозу. Попри те, що деякі автори розглядають неотенію та пedomорфоз як імовірні еволюційні фактори у виникненні безхвостих земноводних, загалом ці явища більше характерні для хвостатих земноводних, а не для сучасних представників Anura. Тож чи справді була потреба в акцентуванні на цьому питанні та винесенні його в окремий підрозділ? Те ж саме стосується пункту «1.2.3. Екологічні фактори розмноження, росту і розвитку» та підрозділу «1.4. Інкубація ікри та утримання личинок» – наскільки виправданий такий об'ємний огляд впливу факторів середовища на розвиток личинок та опис технічних аспектів утримання личинок, якщо вивчення цих питань не було завданням дисертаційного дослідження?

Водночас, не зрозуміло чому в огляді літератури практично не приділена увага публікаціям, що тією чи іншою мірою присвячені власне ідентифікації личинок та/або містять ключі для їх визначення (наприклад, для території України це роботи К. Платонова (молодшого) (1926), П. В. Терентьєва і С. О. Чернова (Терентьев, Чернов, 1936, 1937, 1949; Терентьев, 1950), Ю. Й. Пащенко (1955), В. І. Таращука (1959), А. Г. Баннікова зі співавторами (Банников и др., 1971, 1977), С. М. Заброди (1982), С. Л. Кузьміна (Кузьмин, 1999, 2012), Е. Н. Арнольда (Arnold, 2002) й інших). Разом з тим, частина цих робіт взагалі відсутня в списку літератури. Хоча саме аналіз подібних визначників, як видається, мав стати основою для подальшого розвитку та удосконалення ключів для визначення личинок, над підготовкою яких працювала дисертантка.

Розділ 2. Матеріал і методи дослідження (с. 44–48).

У цьому розділі Оксана Василівна охарактеризувала об'єм і структуру матеріалу, що був використаний нею під час підготовки дисертації. Зокрема, у двох таблицях подано детальну інформацію про дати, місця та методи отримання ікри, а також про кількість проаналізованих

екземплярів личинок кожного з видів (на кожній зі стадій розвитку та сумарну). Також дисертанткою докладно описані методи отримання кладок, інкубації ікри й умови утримання личинок, методи обробки матеріалу.

Зауважу, що три види безхвостих амфібій фауни України «з різних причин» (с. 44) не були досліджені дисертанткою. Мова йде про ропуху очеретяну, квакшу звичайну та жабу їстівну. Вважаю це прикрим упущенням. Водночас, не можу погодитися із твердженням дисертантки, що відмінності морфології личинок споріднених видів несуттєві. Адже це певною мірою суперечить результатам досліджень самої Оксани Василівни, яка виявила відмінності (в частині випадків – достатньо вагомі) як між близькими видами в межах більшості родів (зокрема, *Bombina*, *Pelophylax*, *Rana*), так і між таксонами, які донедавна вважалися одним видом (мова йде про *Pelobates fuscus* і *P. vespertinus*). Тому, наприклад, у випадку із квакшами роду *Hyla*, які лише нещодавно були віднесені до двох окремих видів, порівняльний аналіз будови й особливостей розвитку личинок має, на мою думку, особливий інтерес.

Загалом, значний об'єм опрацьованого матеріалу (9744 екз. личинок, які належать до 12 видів) та застосування адекватних методик і алгоритму досліджень дозволяють виконати поставленні перед дисертанткою завдання.

Розділ 3. Морфологія личинок безхвостих амфібій п'яти родин фауни України (с. 49–130).

Цей розділ є першим і найбільш об'ємним у власне експериментальній частині дисертації. Він містить детальні описи етапів розвитку кожного з 12 досліджених дисертанткою видів безхвостих амфібій за однаковою схемою (вигляд личинки на момент виходу з ікри, розвиток зовнішніх зябер, розвиток та редукція присоска, розвиток оперкулярної складки та розташування оперкулярного отвору, розвиток кінцівок, розвиток і будова личинкового ротового апарату, форма тіла і плавця на різних стадіях розвитку, особливості редукції клоакальної частини плавця, динаміка довжин хвоста і тіла та їх співвідношення у процесі розвитку, тривалість стадій личинкового розвитку). Варто зазначити, що така детальна характеристика личинкового розвитку для більшості з 12 досліджених видів вперше здійснена саме Оксаною Василівною. Знайомство із запропонованими описами свідчить про ретельність і скрупульозність, з якими дисертантка підійшла до експериментальних досліджень та аналізу отриманих даних.

Розділ ілюструють 133 рисунки (фото та графіки), що суттєво збільшує його інформативність. Щоправда, не зрозуміло, чому в окремих

випадках додаткові позначення розшифровуються після підпису (рис. 3.70 і 3.82), тоді як у більшості аналогічних випадків вони містяться у вигляді тексту в самих рисунках (наприклад, рис. 3.1; 3.6; 3.7; 3.9; 3.10; 3.11; 3.16; 3.17; 3.19; 3.20; 3.21; 3.26; 3.27 і т. д.). Рисунок на с. 93 чомусь має порядковий номер «3.5.1.15», хоча, очевидно, повинен мати «3.71» (саме під цим номером дисертантка посилається на згаданий рисунок у тексті). Втім, це, очевидно, друкарські помилки, яких, що хотілось би окремо відмітити, в тексті загалом небагато.

Розділ 4. Визначення стадій розвитку личинок безхвостих амфібій фауни України (с. 131–138).

Попри те, що цей розділ невеликий за об'ємом, він є одним із ключових в дисертації. Адже містить адаптовану схему для визначення стадій личинкового розвитку безхвостих земноводних України. Її Оксана Василівна підготувала, модифікувавши таблицю розвитку, запропоновану К. L. Gosner (1960) для північноамериканських безхвостих амфібій, з урахуванням результатів своїх власних досліджень. Представлена схема враховує загальні для всіх вивчених дисертанткою видів земноводних особливості морфології. Загалом, Оксана Василівна пропонує виділити 29 стадій, що характеризують личинок після їх виходу з ікр'яних оболонок. Визначення стадій здійснюється шляхом аналізу розвитку різних морфологічних структур: зовнішніх зябер (стадії з 1 по 3), плавця (4 і 5), оперкулярної складки (з 6 по 8), бруньки задньої кінцівки (з 9 по 13), пальців і суглобів задньої кінцівки (з 14 по 22), початок редукції хвоста (24), видимості крізь шкіру передніх кінцівок (25), редукції личинкового ротового апарата і формування рота, характерного для дорослих амфібій (із 25 по 28), повною або майже повною резорбцією хвоста (29, завершальна, стадія). Схема містить короткий текстовий опис зі світлинами кожної із запропонованих стадій і, для більшої наочності, узагальнена у вигляді таблиці 4.2.1. Зазначимо, що запропонована схема доповнює і покращує таблицю розвитку, запропоновану К. L. Gosner (1960), оскільки містить більш чіткі критерії для визначення окремих стадій і не включає характеристик, які доступні для аналізу виключно на живих личинках, як-от: м'язові скорочення, кровообіг у зябрах і плавці, скорочення серця. Тобто, таблиця, запропонована Оксаною Василівною, краще адаптована для роботи з фіксованим матеріалом, з яким найчастіше і мають справу дослідники.

Зауважу, що підрозділ 4.1 майже повністю присвячений аналізу таблиці розвитку личинок К. L. Gosner (1960) і, фактично, не містить результатів досліджень дисертантки. Чи не логічніше було би його перенести в огляд літератури?

Розділ 5. Порівняльна морфологія личинок безхвостих амфібій фауни України. Визначення родин, родів, видів (с. 139–166).

Перша частина цього розділу (підрозділи 5.1–5.5) присвячена порівняльному аналізу особливостей розвитку пуголовків окремих родин/родів. У ній Оксана Василівна детально описала морфологічні зміни, що відбуваються у процесі переходу з однієї стадії на іншу та навела спільні/відмінні риси для близьких видів (у межах роду). Власне, можна сказати, що ці підрозділи є своєрідним прологом до другої частини розділу (підрозділи 5.6 і 5.7), в якій дисертанткою, на основі аналізу отриманих нею матеріалів, обґрунтований вибір таксономічно вагомих ознак та наведені ключі для визначення личинок безхвостих земноводних. Саме ці підрозділи є, на мою думку, найважливішою частиною дисертації та головним результатом, якому передував значний об'єм підготовчих робіт.

Ознайомлення з актуальними для України визначниками (наприклад, К. Платонова (молодшого) (1926), П. В. Терентьєва і С. О. Чернова (Терентьев, Чернов, 1936, 1937, 1949; Терентьев, 1950), Ю. Й. Пашенка (1955), В. І. Таращука (1959), А. Г. Баннікова зі співавторами (Банников и др., 1971, 1977), С. М. Заброди (1982), С. Л. Кузьміна (Кузьмин, 1999, 2012), Е. Н. Арнольда (Arnold, 2002), Є. М. Писанця (Писанец, 2007; Писанець, 2007, 2014) та ін. показує, що в них або взагалі відсутні таблиці для визначення пуголовків, або, якщо вони наявні, то придатні переважно для ідентифікації личинок на пізніх стадіях розвитку. Тому запропоновані Оксаною Василівною ключі, які призначені для ідентифікації личинок на різних етапах розвитку (при розвиненому присоску, при розвинених зовнішніх зябрах, а також вільноплаваючих личинок зі сформованим ротовим апаратом), є, безсумнівно, важливим кроком у вирішенні цієї проблеми. Якщо додати, що більшість згаданих вище визначників дещо застарілі та не враховують останні зміни в поглядах на об'єм і статус частини таксонів безхвостих земноводних фауни України (зокрема, розділення колись одного виду в родах *Hyla* і *Pelobates*, виокремлення у два роди (*Pelophylax* і *Rana*) представників родини Ranidae, які раніше належали до одного роду *Rana*), то стає зрозуміло, що створення нового визначника личинок фауни України на різних стадіях розвитку вже давно на часі. Саме таке завдання і поставила перед собою Оксана Василівна. Чи вдалося їй реалізувати його? Відповідь – значною мірою так. Хоча є низка запитань і зауважень, які я озвучу нижче.

Найперше зауваження: в таблиці не згадуються три види фауни України, про які я писав раніше (квакша звичайна, ропуха очеретяна та жаба їстівна). І якщо відсутність останньої ще можна пояснити тим, що її таксономічний статус наразі є предметом дискусії та/або тим, що її

личинки не мають відмінностей від батьківських видів, то чому немає двох інших видів – не зрозуміло.

Тепер щодо зауважень до власне самих таблиць. Тези й антитези не завжди повністю відповідають одна одній. Наприклад, у ключі для визначення родин (с. 163) теза 4 звучить так: «Верхні кінці присоска розташовані по боках зачатку ротового отвору, ширина присоска укладається в ширині голови або значно більша неї». Антитеза 5, відповідно, має вигляд: «Верхні кінці присоска знаходяться під зачатком ротового отвору». А куди ж поділася інформація про відносну ширину присоска? Подібна ситуація прослідковується в тезі 7 та антитезі 8 на цій же сторінці.

Дивно виглядає ключ для визначення пуголовків родини Hylidae, оскільки він містить тезу, але без антитези (с. 164). Чи не краще у цьому випадку було не створювати цей ключ взагалі, а вказати два види в частині, присвяченій визначенню до родини (с. 163), зазначивши, що *Hyla arborea* в Україні поширена виключно на Закарпатті, а *H. orientalis* – на решті території?

Також не зрозумілий ключ до визначення жаб роду *Pelophylax* (с. 165): теза 7 відсилає читача до антитези 8 ... якої просто немає. Натомість, у тезу 7 чомусь вписано не один, як можна було очікувати, а два види – *Pelophylax ridibundus* і *P. lessonae*. Можливо, тоді краще би було зупинитися на антитезі 6, яка, власне, приводить до ідентифікації личинок роду *Pelophylax*?

У деяких випадках тези й антитези містять показники, значення яких помітно перекриваються (теза 8 і антитеза 9 у ключі для визначення видів на с. 165, а також тези 17 і 19 з антитезами 18 і 20 на с. 166 відповідно), або не зазначені чіткі межі мінливості ознак («гребні присоска довгі» – «гребені присоска коротші» (ключ для родини Ranidae, теза 3 й антитеза 4, с. 164)). Тому визначення личинок у частині випадків виявиться ускладненим.

У ключі на с. 165 теза 11 відсилає читача до антитези 12, проте остання чомусь відсутня – наступною йде теза 13.

Є запитання і до таблиці, призначеної для визначення плаваючих личинок зі сформованим ротовим апаратом. Традиційно за допомогою більшості вже наявних визначників можна ідентифікувати пуголовків до виду саме на цьому етапі личинкового розвитку. Тому не зрозуміло чому за ключем, запропонованим Оксаною Василівною, визначити до виду можна тільки пуголовків бурих жаб роду *Rana*, а решту – фактично, лише до роду? Адже, як свідчить аналіз літератури, та й мій власний досвід, пуголовки кумок (*Bombina*), ропах (*Bufo*) та, частково, зелених жаб (*Pelophylax*)

достатньо добре відрізняються за формою і пропорціями тіла й плавця, забарвленням та деякими іншими морфологічними ознаками. Чому ж ці ознаки не були задіяні?

Втім, хочу наголосити, що висловлені зауваження жодним чином не применшують важливість і необхідність створення ключів для визначення личинок, особливо на ранніх стадіях їх розвитку. Упевнений, що після належного доопрацювання, ці ключі будуть затребувані відповідними спеціалістами та стануть у нагоді як тим, хто проводить польові дослідження, так і тим, хто здійснює експерименти над личинками земноводних у лабораторних умовах.

Висновки (с. 167–168).

Висновки містять 7 пунктів, які загалом відповідають поставленим завданням. Вони ґрунтуються на матеріалах дисертаційного дослідження і є узагальненням отриманих дисертанткою результатів.

Список використаних джерел (с. 169–188).

Зауважу, що у списку джерел чомусь спочатку розташовані публікації іноземними мовами (написані латиницею), а вже після них ті, які написані кирилицею.

Додаток А (с. 189–210).

Цей додаток містить таблиці з інформацією щодо розмірів личинок досліджених видів на різних стадіях розвитку.

Зауважень до додатку немає.

Зміст автореферату відповідає змісту дисертації. У тексті автореферату виявлена невелика кількість друкарських помилок (наприклад, у деяких посиланнях на літературні джерела використані ініціали авторів, хоча в інших – вони відсутні (с. 3); кілька разів використана конструкція «at all», хоча мало би бути «et al.» (с. 3)). Проте ці помилки мають, очевидно, технічний характер.

Наведені вище недоліки, а також виявлені в незначній кількості помилки й одруки в дисертації та авторефераті суттєво не впливають на рівень і загальну якість дисертаційного дослідження та на в цілому позитивне враження від роботи.

Загалом, ознайомлення з дисертацією, авторефератом і науковими публікаціями О. В. Ткаченко дозволяє зробити висновок, що дисертаційна робота Оксани Василівни є завершеним самостійним дослідженням, яке містить нові наукові результати та доповнює існуючі знання щодо морфології й особливостей личинкового розвитку безхвостих земноводних. Дисертація підготовлена відповідно до чинних «Вимог до

оформлення дисертацій», написана гарною літературною мовою, добре ілюстрована.

Висновки обґрунтовані, відповідають поставленим завданням і базуються на результатах дисертаційного дослідження. З тексту дисертації та публікацій видно, що внесок дисертантки в дослідження вагомий (75 % матеріалів і 100 % їх обробки). Основні положення дисертації були апробовані на міжнародних конференціях і з'їздах та достатньо повно оприлюднені в 15 публікаціях (з них 9 одноосібних), зокрема, і у фахових виданнях.

На мою думку, за своїм змістом, повнотою й оформленням дисертація «Морфологія личинок безхвостих амфібій (Amphibia, Anura) фауни України» відповідає вимогам постанови Кабінету міністрів України «Про затвердження порядку присудження наукових ступенів», а її автор, Оксана Василівна Ткаченко, заслуговує на присудження наукового ступеня кандидата біологічних наук зі спеціальності 03.00.08 – зоологія.

26.02.2019 р.

Провідний науковий співробітник
науково-дослідного експозиційного
відділу природи
Чернівецького обласного краєзнавчого музею,
кандидат біологічних наук

Н. А. Смірнов

Підпис Н. А. Смірнова засвідчую

/ Директор ЧОКМ



О. П. Затуловська