

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию Левенца Яна Владимировича «Оценка изменчивости и сложности поведенческих стереотипов на примере охотничьего поведения мелких млекопитающих», представленную в диссертационный Совет Д 003.033.01 к защите на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология

Диссертация Я.В. Левенца посвящена одной из чрезвычайно интересных биологических проблем, связанных с изменчивостью поведения мелких млекопитающих, и в частности, охотничьего поведения грызунов и насекомоядных, которое служит хорошей моделью для сравнительного анализа факультативных поведенческих стереотипов. Это важно для понимания эволюции хищничества, а также для дальнейшего развития представлений о путях эволюции поведенческих адаптаций в самом широком смысле. Работа проведена в лаборатории поведенческой экологии сообществ Института систематики и экологии животных СО РАН, сотрудники которой, обладая высоким творческим потенциалом в сочетании с использованием новейших научных методик, проводят исследования на современном уровне. Я.В. Левенец также использовал новый подход к оценке сложности поведения, основанный на методе, предложенном Б.Я. Рябко (Ryabko et al., 2013), при котором анализ этограмм как биологических «текстов» проводится с помощью сжатия символьных последовательностей архиваторами. Указанный метод позволил оценить степень специализации охотничьего стереотипа у разных видов и выявить специфику его развития в онтогенезе. К этому можно добавить, что ранее никто не проводил сравнительного исследования реакций на добычу у представителей двух разных отрядов млекопитающих – грызунов и насекомоядных, а также широкого межвидового анализа охотничьего поведения у грызунов.

Диссертация, изложенная на 150 страницах, состоит из вводной части, озаглавленной «Общая характеристика работы», шести глав, заключения, выводов, списка литературы и двух приложений с рисунками и таблицами. Список цитированных источников включает 219 наименований, из них большая часть (146) на иностранных языках. В работе содержится 33 рисунка и 13 таблиц.

Во вводной части обоснована актуальность диссертационной работы, сформулирована ее цель – выявить и оценить изменчивость и сложность стереотипов охотничьего поведения мелких млекопитающих с разными типами питания и выявить тенденции поведенческих адаптаций к хищничеству у грызунов, определены конкретные задачи исследования, показаны его научная новизна, а также теоретическое и практическое значение полученных результатов.

В главе 1, озаглавленной «Введение в проблему: охотничье поведение грызунов», изложены общие представления об охотничьем стереотипе (в основном, на примерах хищных млекопитающих), рассмотрены общие вопросы, касающиеся проявления охотничьего поведения и питания грызунов животной пищей, а также приведен достаточно полный обзор литературных данных о морфологических, физиологических и поведенческих адаптациях, позволяющих грызунам охотиться на насекомых и других мелких животных. Представлен также краткий обзор основных методов, применяемых при анализе этограмм и оценке связанности элементов поведения. Об-

зор литературных данных в этой главе достаточно полон и свидетельствует о том, что автор диссертации хорошо ориентируется в проблематике исследования.

Глава 2 посвящена материалам и методам исследования. Объектами исследования были восемь видов мелких млекопитающих, в том числе семь видов мышевидных грызунов (серая крыса *Rattus norvegicus*, полевая мышь *Apodemus agrarius*, малая лесная мышь *Sylvaemus uralensis*, узкочерепная полевка *Lasiopodomys gregalis*, плоскочерепная полевка *Alticola strelzowi*, тувинская полевка *A. tuvinicus* и хомячок Кэмпбелла *Phodopus campbelli*) и обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* как модельный вид насекомых. Следует отметить, что до сих пор никто не проводил сравнительных исследований поведения грызунов, связанного с феноменом хищничества, на столь широком наборе видов.

Все грызуны, за исключением серой крысы и хомячка Кэмпбелла, и бурозубки были отловлены в природе, и в дальнейшем их содержали и разводили в условиях вивария. Всего было проведено 648 тестов с 332 особями разных видов. Для тестирования использовали пластиковые камеры размером 45×45×50 см (для взрослых крыс) и 30×30×35 см (для крысят и остальных видов). В камеру помещали одного из подопытных зверьков и его добычу, в качестве которой в одних тестах использовали имаго мраморного таракана (*Nauphoeta cinerea*), в других – личинок мучного хруща (*Tenebrio molitor*). Важно отметить, что тараканы были подвижной добычей, а личинки хруща – малоподвижной. Тестирование с малоподвижной добычей проводили не со всеми особями, участвовавшими в экспериментах. Четыре вида грызунов (малая лесная мышь, узкочерепная полевка и два вида горных полевок) были исключены из экспериментов с малоподвижной добычей. В экспериментах с обыкновенной бурозубкой дополнительно использовали имаго мучного хруща и имаго мухи.

Эксперименты записывали на видеокамеру, а видеозапись анализировали с использованием компьютерной программы «Обсервер» (The Observer XT 10.1), которая, после предварительной обработки данных, позволяет преобразовывать учтенные элементы поведения в последовательность текстовых символов. Полученные символьные последовательности преобразовывались в текстовые файлы и подвергались дальнейшей статистической обработке. Описанная методика позволяет конструировать схемы охотничьих стереотипов, в которых определяется специфический порядок действий (элементов поведения) и вероятность перехода от одного элемента к другому. Далее, на основе этих схем, оценивали сложность охотничьих стереотипов путем анализа символьных последовательностей при сжатии файлов архиваторами по методу Б.Я. Рябко (Ryabko et al., 2013). В конечном итоге исследователь получал информацию, позволяющую сравнивать охотничье поведение изучаемых видов по степени его сложности и стереотипности. Хочу подчеркнуть, что подобный подход к сравнительному межвидовому анализу охотничьего поведения мелких млекопитающих применен впервые.

В главе 3, озаглавленной «Реакции мелких млекопитающих на подвижных насекомых», приведены результаты экспериментов с предъявлением как подвижной, так и малоподвижной добычи. Эксперименты показали, что в отличие от насекомоядного вида с облигатным проявлением охотничьего поведения – обыкновенной бурозубки, – у грызунов охотничье поведение проявляется факультативно, поскольку при первом предъявлении подвижной добычи охотничье поведение демонстрировали от 18.5 до 75% особей, тогда как у обыкновенной бурозубки – 100% особей. Результаты экспериментов вполне согласуются с имеющимися литературными данными. Важно также

подчеркнуть, что у грызунов проявление успешного охотничьего поведения не требовало предварительного опыта, и это указывает на его врожденный характер. Вместе с тем, повторные эксперименты с предъявлением добычи показали, что эффективность охоты у грызунов увеличивается по мере приобретения индивидуального опыта. Отдельно следует отметить, что у зеленоядных узкочерепной полевки (*L. gregalis*) и двух видов скальных полевок (*A. strelzowi*, *A. tuvinicus*) активное охотничье поведение описано и изучено впервые.

Глава 4 посвящена сравнительному анализу охотничьего поведения мелких млекопитающих, стереотипов охоты на подвижную добычу и тактик охоты у разных видов грызунов. У исследованных видов в сумме выделено 19 элементов охотничьего поведения, которые Я.В. Левенец разделил на 3 типа: ключевые, дополнительные и так называемые «шумовые», не влияющие на проявление охотничьего поведения. Статистический анализ показал наличие межвидовых различий по составу различных элементов поведения в охотничьем стереотипе изученных видов. Я.В. Левенец установил, что самые низкие доли ключевых элементов поведения и высокие доли дополнительных и шумовых элементов выявлены у серой крысы и обыкновенной бурозубки. Наибольшая доля ключевых элементов поведения зафиксирована в охотничьем поведении полевой мыши. В диссертации, однако, не обсуждается биологическое значение этих различий.

При взаимодействии с подвижной добычей зафиксированы все компоненты стереотипного охотничьего поведения: ориентация, сближение, нападение, обработка (обездвиживание и перехват добычи), умерщвление и поедание. При взаимодействии с малоподвижной добычей зверьки демонстрировали меньше поведенческих элементов и поедали ее без предварительной обработки и умерщвления.

Подробно описаны последовательности действий у представителей изученных видов в экспериментальной ситуации. Выявлены межвидовые различия в последовательностях действий у грызунов, а также определенные различия в поведении грызунов по сравнению с обыкновенной бурозубкой. Сравнение тактик охотничьего поведения также указывает на существование межвидовых различий. Наиболее схожими оказались тактики поведения полевой мыши, узкочерепной полевки и обыкновенной бурозубки: они быстро обездвиживали добычу серией из нескольких укусов, а затем захватывали ее лапами. Тактика серых крыс заключалась в захвате добычи зубами и лапами, манипуляциях с добычей и ее поедании. Хомячки Кэмпбелла, поймав насекомое, обездвиживали его, откусывая конечности.

Наиболее специализированным и, соответственно, эволюционно продвинутым считается хищническое поведение кузнечикового хомячка, который сразу захватывает добычу лапами. Я.В. Левенец полагает, что, поскольку хомячки Кэмпбелла могут начать атаку как с укуса, так и с захвата добычи лапами, их охотничий стереотип следует рассматривать как наиболее прогрессивный среди исследованных видов грызунов. Тактика охоты серой крысы наименее специализирована (не направлена на быстрое умерщвление добычи).

Межвидовые различия в скорости охоты на подвижную добычу проявлялись в том, что этот показатель был наиболее высоким у обыкновенной бурозубки, что характеризует этот вид как эффективного специализированного хищника; среди грызунов наибольшая скорость охоты наблюдалась у полевой мыши и узкочерепной полевки, а наименьшая – у серой крысы; у хомячка Кэмпбелла скорость охоты была невысокой, возможно, потому, что его тактика обездвиживания жертвы (откусывание ко-

нечностей добычи) не требует быстроты реакций. Вместе с тем, были бы желательными более глубокие, обобщающие выводы, касающиеся биологического значения выявленных межвидовых различий.

В главе 5 приведены результаты сравнительного анализа сложности охотничьих стереотипов 5 модельных видов: серой крысы, полевой мыши, узкочерепной полевки, хомячка Кэмпбелла и обыкновенной бурозубки. Предметом анализа были текстовые файлы заданного объема (300 и 200 байт), полученные из «суммарных» файлов, содержащих поведенческие последовательности модельных видов. Я.В. Левенец установил, что текстовые файлы, содержащие охотничьи стереотипы серой крысы, сжимались архивирующей программой хуже, чем у других модельных видов, т.е. обладали большей сложностью. Достоверных различий в степени сжатия файлов с охотничьими стереотипами полевой мыши, узкочерепной полевки, хомячка Кэмпбелла и обыкновенной бурозубки не обнаружено.

Я.В. Левенец объясняет выявленные различия следующим. Сложность охотничьих стереотипов серой крысы обусловлена меньшей, по сравнению с другими видами грызунов, долей ключевых элементов поведения, малой длиной последовательностей и значительной долей дополнительных и шумовых элементов поведения. Именно дополнительные и шумовые элементы поведения увеличивают сложность охотничьего стереотипа, а дополнительные элементы, к тому же, обеспечивают гибкость поведения. Обыкновенной бурозубке, как и серой крысе, также необходима гибкость охотничьего стереотипа, однако последний более универсален и высоко специализирован, отличается высокой долей ключевых элементов поведения и поэтому менее сложен. Степень сложности охотничьих стереотипов других видов грызунов практически одинакова вследствие большей длины последовательностей и преобладания в них ключевых элементов поведения. В целом, эти объяснения выглядят вполне обоснованными и логичными. Методика, основанная на использовании алгоритмов сжатия данных, позволяет, по мнению диссертанта, оценивать, помимо прочего, и вклад приобретенного опыта в формирование стереотипных поведенческих реакций.

В главе 6 изложены результаты экспериментов, проведенных с целью проверки гипотезы о наличии у грызунов врожденного охотничьего стереотипа по отношению к насекомым на примере серой крысы. Эксперименты показали, что охотничье поведение у серой крысы факультативное, то есть проявляется не у всех особей. У молодняка первые признаки охотничьего поведения отмечаются в возрасте 30-34 дней. Молодые особи были более успешными в охоте на насекомых, а последовательности действий у них были длиннее, чем у взрослых особей. Вместе с тем, схемы охотничьего стереотипа молодых и взрослых особей были схожими, а степень сжатия файлов, содержащих последовательности их действий, была, фактически, одинаковой. На этом основании Я.В. Левенец делает вывод, что стереотип охотничьего поведения серой крысы является врожденным и проявляется по принципу «все и сразу» вне зависимости от возраста особи. Охотничье поведение серой крысы можно считать наименее специализированным и изменчивым, что может характеризовать этот вид как факультативного хищника-генералиста.

Заключение и выводы, сделанные соискателем, конкретны, содержательны и находятся в соответствии с поставленными задачами. Автором работы выдержаны все формальные и содержательные требования к кандидатским квалификационным работам. Структура и объем диссертации традиционны. Работа апробирована на несколь-

ких российских и международных конференциях. Материалы диссертации опубликованы в ведущих научных журналах. Отрадно, что автор показал уверенное владение широким набором методов статистической обработки данных и адекватное их применение. Достоверность полученных результатов не вызывает сомнений.

Автореферат полностью соответствует содержанию диссертации.

Наряду с несомненными достоинствами диссертационной работы имеются и недостатки. К таковым, прежде всего, следует отнести некоторые формулировки, содержащиеся в положениях, выносимых на защиту. Например: для пяти видов грызунов описана тактика охоты ... (п. 1), оценка сложности этограмм показала ... (п. 2), на примере серой крысы показано ... (п. 4). Подобные речевые обороты никак не сочетаются с тем, что подразумевается под новыми научными концепциями, гипотезами и фактами, которые диссертант намерен защищать. Положения, выносимые на защиту, должны быть достаточно лаконичными и нести, прежде всего, концептуальную или фактологическую нагрузку (как, например, п. 5).

Вызывает сожаление, что в тексте диссертации имеется значительное число орфографических и синтаксических ошибок, неудачных стилистических оборотов. Из-за стилистических погрешностей не всегда понятен смысл изложенного (см., например, предпоследнее предложение 1-го абзаца на стр. 35). Неудачны и некоторые изобретенные автором термины, например, боль-индуцирующие яды (стр. 34), неопобность (стр. 68). Были бы желательны также обобщающие выводы в конце главы 4, касающиеся биологического значения выявленных межвидовых различий.

Приведенные замечания, однако, не умаляют достоинств диссертационной работы Я.В. Левенца, и ее автор показал себя как вполне сложившийся исследователь, способный самостоятельно организовывать научную работу, и вне всяких сомнений, заслуживающий искомой степени кандидата биологических наук.

Заключение: диссертация Левенца Яна Владимировича представляет собой научное исследование, позволяющее оценить изменчивость и сложность стереотипов охотничьего поведения мелких млекопитающих с разными типами питания и выявить основные тенденции поведенческих адаптаций к хищничеству у грызунов. По своей актуальности, объему экспериментального материала, теоретической и практической значимости, а также новизне полученных фактов она удовлетворяет требованиям п. 9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней» ВАК при Министерстве образования и науки РФ, предъявляемым к кандидатским диссертациям на соискание ученой степени кандидата биологических наук, а ее автор заслуживает присуждения искомой степени по специальности 03.02.04 – зоология.

Ведущий научный сотрудник
ФГБУН Института проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
д. б. н. Громов Владимир Степанович
119071 Москва, Ленинский просп. 33
тел: 8 (495) 954-28-21, эл. почта: vsгромов@mail.ru

04.04.2017



Громова В.С.
Подпись
Зав. канц. ИПЭЭ РАН
04 04 20 17.