

ОТЗЫВ

на автореферат диссертации Левенца Яна Владимировича
«Оценка изменчивости и сложности поведенческих стереотипов на примере охотничьего
поведения мелких млекопитающих»,
представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук
по специальности 03.02.04 – зоология.
Новосибирск, 2017, 22 с.

Работа Я.В. Левенца представляет собой оригинальное законченное фундаментальное исследование поведения животных в рамках специальности 03.02.04 – зоология. Работа посвящена охотничьему поведению ряда видов мелких млекопитающих, сравнительному анализу сложности их поведенческих стереотипов с использованием метода, предложенного Борисом Яковлевичем Рябко (Ryabko et al., 2013), в котором сочетаются идеи А.Н. Колмогорова (Колмогоров, 1965) и Р.А. Фишера (Fisher, 1956). Применение именно этого нового метода позволило автору получить новые, актуальные этологические данные и сделать ряд обоснованных выводов и обобщений безусловно полезных для зоологических, этологических и эволюционных исследований поведения животных.

Диссертация изложена на 150 страницах, включает введение, шесть глав, заключение, выводы, список литературы и приложение, содержит 33 рисунка, и 13 таблиц. Список литературы состоит из 219 источников.

Цель исследования автора заключалась в «выявлении и оценке изменчивости и сложности стереотипов охотничьего поведения мелких млекопитающих с разными типами питания и в выявлении тенденции поведенческих адаптаций к хищничеству у грызунов».

Для достижения поставленной цели Я.В. Левенцу было необходимо: 1. Выявить реакции на подвижных насекомых у видов грызунов с разными типами питания: зерноядных полевой мыши (*Ap. agrarius*) и малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811), зеленоядных узкочерепной (*Lasiopodomys gregalis* Pallas, 1779), плоскочерепной (*Alticola strelzovi* Kastschenko, 1899) и тувинской (*A. tuvinicus* Ognev, 1950) полевок, всеядных хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905) и серой крысы (*R. norvegicus*); 2. Сравнить эффективность охоты и изменчивость стереотипов охотничьего поведения у грызунов с разными типами питания и у насекомоядного вида обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758); 3. С помощью нового метода, основанного на сжатии последовательностей архиваторами, провести сравнительный анализ сложности факультативных и облигатных стереотипов охотничьего поведения у мелких млекопитающих; 4. На примере серой крысы, сочетая депривационный эксперимент с математическим анализом этограмм, оценить вклад врожденного поведения и индивидуального опыта в формирование факультативного охотничьего стереотипа.

Работа Яна Владимировича выполнена на обширном материале и как всякое этологическое комплексное исследование чрезвычайно трудоемко. В работе использованы новейшие адекватные поставленным задачам методы и соответствующее оборудование. Важно, что основная часть результатов получена лично автором. В итоге Я.В. Левенец делает вполне обоснованные выводы, которые заключаются в следующем:

1. У восьми видов мелких млекопитающих с различными типами питания выявлены стереотипные последовательности охотничьего поведения по отношению к подвижной добыче (насекомым). Для трех видов, в том числе малоизученных скальных полевок, охота на подвижную добычу описана впервые.
2. У грызунов охотничьи стереотипы проявляются факультативно и характеризуются существенной межвидовой и внутривидовой изменчивостью. Для пяти видов мелких млекопитающих описаны тактики охоты: полевые мыши и узкочерепные полевки умерщвляют добычу серией быстрых укусов, так же, как это делает насекомоядный вид обыкновенная бурозубка; хомячки Кэмпбелла обездвиживают насекомое, откусывая у него конечно-

сти; процесс охоты серых крыс наименее специализирован и заключается в захвате и поедании добычи живьем.

3. Частота проявления и результативность охотничьего поведения у исследованных мышевидных грызунов и обыкновенной бурозубки сходны, за исключением узкочерепной полевки, у которой эти показатели существенно ниже. Структура охотничьего стереотипа у грызунов не зависит от их пищевой специализации. Оценка сложности этограмм с помощью теоретико-информационного метода показала, что эврифаги - хомячки Кэмпбелла, зерноядные полевые мыши и зеленоядные узкочерепные полевки демонстрируют столь же стереотипное и лаконичное охотничье поведение, что и бурозубка. Наиболее неспециализированное, сложное и изменчивое поведение демонстрирует серая крыса, что характеризует ее как хищника- генералиста.

4. Проявление охотничьего стереотипа по принципу «все и сразу» у разных видов говорит о его врожденном характере. На примере серой крысы показано, что схемы стереотипов у молодых и зрелых особей не различаются, но с возрастом поведение становится более лаконичным.

5. Характер охотничьих атак у грызунов и насекомоядных различен: грызуны после захвата добычи зубами осуществляют захват лапами, а бурозубки используют только зубы, что считается более примитивным в филогенетическом плане охотничьим поведением. Хомячки Кэмпбелла начинают атаку как с захвата зубами, так и с захвата лапами, что приближает их охотничий стереотип к наиболее эволюционно продвинутому среди грызунов поведению хищных кузнечиковых хомячков *Onychomys*.

6. В целом, охотничье поведение исследованных видов зерноядных и зеленоядных грызунов обладает чертами высокой специфичности и может рассматриваться как поведенческая адаптация, позволяющая расширить спектр пищевых ресурсов путем активной охоты на насекомых.

Основными можно считать следующие выносимые на защиту достижения автора:

1. У восьми видов мелких млекопитающих с различными типами питания выявлены стереотипные последовательности охотничьего поведения по отношению к подвижной добыче (насекомым). Охотничьи стереотипы у исследованных видов грызунов проявляются факультативно и характеризуются существенной межвидовой и внутривидовой изменчивостью. Для пяти видов грызунов описана тактика охоты: полевая мышь и узкочерепная полевка умерщвляют добычу серией быстрых укусов, так же, как это делает насекомоядный вид обыкновенная бурозубка; хомячки Кэмпбелла обездвигивают насекомое, откусывая у него конечности; процесс охоты серых крыс наименее специализирован и заключается в захвате и поедании добычи живьем.

2. Частота проявления и результативность охотничьего поведения у разных видов существенно не различаются, за исключением узкочерепной полевки, у которой оба этих показателя самые низкие. Структура охотничьего стереотипа оказалась универсальной у всех исследованных видов грызунов, независимо от их пищевой специализации. Оценка сложности этограмм показала, что эврифаги - хомячки Кэмпбелла, зерноядные полевые мыши и зеленоядные узкочерепные полевки демонстрируют столь же структурированное, высоко стереотипное и лаконичное охотничье поведение, что и специализированный насекомоядный вид - обыкновенная бурозубка. Наиболее сложное и изменчивое поведение демонстрирует серая крыса, что характеризует ее как хищника-генералиста.

3. Характер охотничьих атак у грызунов и насекомоядных различен: грызуны после захвата добычи зубами осуществляют захват лапами, а бурозубки используют только зубы, что считается более примитивным в филогенетическом плане охотничьим поведением. Поскольку у исследованных видов грызунов, за исключением хомячка Кэмпбелла, захват лапами следует после захвата зубами, охотничий стереотип у них можно считать более примитивным, чем у специализированных хищных кузнечиковых хомячков *Onychomys*. Хомячки Кэмпбелла могли начать атаку с захвата как зубами, так и лапами, что характеризует их охотничье поведение как наиболее «продвинутое» среди исследованных

видов.

4. Проявление охотничьего стереотипа по принципу «все и сразу» у разных видов говорит о его врожденном характере. На примере серой крысы показано, что схемы стереотипов у молодых и зрелых особей не различаются, но с возрастом поведение становится более лаконичным и менее сложным за счет совершенствования отдельных элементов поведения и связей между ними.

5. Охотничье поведение исследованных видов зерноядных и зеленоядных грызунов обладает чертами высокой специфичности и может рассматриваться как поведенческая адаптация, позволяющая расширить спектр пищевых ресурсов путем активной охоты на насекомых.

Полученные результаты могут быть использованы в курсах лекций по териологии, экологии, общей зоологии, этологии и психологии для бакалавров и магистров, например, в СПбГУ, СПбГПУ и других вузах соответствующего профиля.

Содержание автореферата, материалы, приведенные в нем, а также выводы полностью отражены в представленных печатных работах и обнародованы на отечественных и международных симпозиумах и конференциях.

В тексте автореферата имеется ряд недочетов, которые легко устранимы, носят редакционный характер и не влияют на существо дела.

Ряд вопросов, на которые у автора работы безусловно есть обоснованные ответы, в тексте автореферата не отражен. Дело в том, что в работе сравнивали охотничье поведение диких, недавно отловленных и помещенных в индивидуальные клетки, животных с животными, рожденными в виварии (см. табл.1). Хотелось бы понять, насколько естественное охотничье поведение животных, не одно поколение которых содержалось в лабораторных условиях, сохранилось неизменным, таким, как у их диких сородичей? Не изменилось ли поведение, в том числе и охотничье, у «свеже» пойманных в природе животных, которых поместили в условия неволи? Сколько времени длилась адаптация к условиям виварии и к условиям эксперимента? Ясно, что поимка и другие экспериментальные процедуры, например помещение на экспериментальный манеж, безусловно, вызывали у животных состояние стресса. И ещё, как животных готовили к эксперименту? Как помещали на экспериментальный манеж? Дело в том, например, что у насекомых существует так называемый «хэнд-эффект». Они меняют поведение, если их подержать в руках или руками посадить на экспериментальный манеж. Понятно, что ответы на эти вопросы не входили ни в цели, ни в задачи исследования. Просто нам представляется, что ответы на них было бы полезно получить в дальнейших исследованиях.

В целом мы считаем, что Я.В. Левенец решил поставленные перед ним задачи, а основные выводы работы обоснованы и соответствуют представленному экспериментальному материалу. Кроме того, это положение подтверждается и другими экспертами, т.к. исследования, результаты которых и составляют диссертацию, были проведены при финансовой поддержке грантов РФ (14-14-00603), программы «Живая природа» Президиума РАН, проекта партнерских фундаментальных исследований № 63, Интеграционного проекта СО РАН № 21.

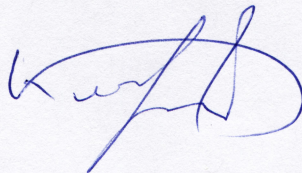
Судя по текстам автореферата, диссертации и публикаций автора, текст автореферата соответствует содержанию диссертации. Тематика исследования соответствует профилю Диссертационного Совета по защите докторских и кандидатских диссертаций Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН.

Таким образом, по актуальности проблемы, объему, новизне и достоверности полученных результатов, по научно-методическому уровню, теоретической и практической значимости исследование «Оценка изменчивости и сложности поведенческих стереотипов на примере охотничьего поведения мелких млекопитающих» соответствует всем требованиям, установленным п. 9 Положения о присуждении ученых степеней, утвержденным Постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842 (в ред. от 02.08.2016) и предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата биологических

наук по специальности 03.02.04 – зоология, а ее автор – Ян Владимирович Левенец заслуживает присуждения искомой степени.

Отзыв заслушан, обсужден и утвержден на заседании лаборатории сравнительной физиологии сенсорных систем ИЭФБ РАН, протокол №4 от 11 апреля 2017 г.

Заведующий лабораторией сравнительной физиологии сенсорных систем Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова Российской академии наук,
с. н. с., к. б. н.



Санкт-Петербург, 11 апреля 2017 года

Подпись руки
удостоверяю
зав. канцелярией
Федерального государственного бюджетного
учреждения науки Института эволюционной
физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова
Российской академии наук

Князева А.Н.
И.М. Сеченова

11.04.2017



Князев Александр Николаевич
194 223 Санкт-Петербург,
пр. Тореза, д. 44
007 812 552 79 01
ank50@mail.ru
Веб-сайт ИЭФБ РАН: www.iephb.ru