

1

УТВЕРЖДАЮ
Директор Федерального государственного
Бюджетного учреждения науки
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН
академик Рожнов В.В.
«02» октября 2017 г.



ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

на диссертацию Поликарпова Ивана Андреевича на тему:
«МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ
ЭНЕРГООБМЕНА У КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*Myodes rutilus* Pallas, 1779)»,
представленную к защите на соискание ученой степени кандидата
биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология

Диссертация Ивана Андреевича Поликарпова на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология посвящена изучению межпопуляционной изменчивости энергообмена у красной полевки. Во введении в диссертации автор формулирует основную задачу исследования как сравнительный анализ состояния животных из популяций одного и того же вида, обитающих в экологически контрастных местообитаниях, по широкому набору параметров, отражающих физиологический ответ организма на стрессирующие воздействия внешней среды. В практическом плане решение этой задачи сводится к поиску надежных физиологических индикаторов, позволяющих характеризовать состояния организма животного в зависимости от условий среды обитания как относительно постоянных, так и изменяющихся в ответ на те или иные нарушения (экологические вызовы). Важность этого очевидна. Актуальность исследования не вызывает сомнения.

Исследование выполнено на красной полевке, фоновом виде грызунов лесных и лесостепных сообществ Западной Сибири. Красная полевка - вид с широким ареалом, с хорошо изученной экологией. Этот вид лесных полевок стал давно модельным в эколого-физиологических исследованиях. Все это говорит в пользу выбора в качестве объекта исследования именно этого вида. Не вызывает возражений и сделанная автором диссертации ставка на две контрастные по качеству условий обитания популяции, одна из которых населяет тайгу Северо-Восточного Алтая, в долине Телецкого озера, где вид демонстрирует высокую численность, другая - лесопарковую зону Новосибирского Научного Центра (ННЦ). Здесь условия, судя по характеру динамики численности, далеки от оптимальных. Качество условий обитания оценивалось в обоих случаях

косвенно, но по надежным данным многолетних наблюдений за динамикой численности популяций - прием принятый в экологических исследованиях.

В соответствии с общей задачей сформулирована и цель исследования - выявление особенностей адренокортикальной, метаболической и терморегуляторной реакции на стресс в популяции красной полевки, обитающей в неоптимальных условиях по сравнению с оптимальными. Для достижения поставленной цели автор формулирует три взаимосвязанных частных задачи, - а именно, получить для двух контрастных по условиям обитания популяций количественные оценки а) депонированных в организме метаболических субстратов, б) интенсивности эндокринно-метаболической реакции на модельный стрессор – острое охлаждение, в) способности животных к поддержанию температурного гомеостаза в условиях острого охлаждения. Задачи исследования конкретизируют предмет исследования, обозначенный в названии диссертации как "межпопуляционная изменчивость показателей энергообмена".

Всего два положения вынесены автором на защиту. И.А. Поликарпов последовательно подтверждает их изложенными в диссертации результатами.

Новизна исследования не вызывает возражений. В работе впервые проведена оценка сопряженной изменчивости адренокортикальной и биоэнергетической реакции на острый стресс в популяциях одного вида животных, различающихся по условиям обитания и относительной численности. Полученные результаты расширяют наши представления о механизмах адаптации животных в природе. Предложенный подход открывает новые возможности для оценки состояния природных популяций животных. Хотя обитание в неоптимальных для вида условиях приводит к устойчивому повышению функциональной активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (ГГНС), выработка специфических адаптаций, направленных на увеличение резервных возможностей организма, может компенсировать негативные эффекты неблагоприятных факторов внешней среды. И.А. Поликарпову удалось показать, что межпопуляционные различия по некоторым физиологическим показателям имеют наследственную компоненту и по-видимому являются результатом отбора на устойчивость к действию неблагоприятных факторов внешней среды.

К недостаткам вводной части диссертации следует отнести отсутствие четкого определения понятия "стресс". У читателя складывается представление о размытости границ понятия. Это не так заметно в автореферате, но относится в большей степени к основному тексту диссертации. Так цель всего исследования сформулирована как "выявление особенностей адренокортикальной, метаболической и терморегуляторной реакции на стресс в популяции красной полевки, обитающей в неоптимальных условиях по сравнению с оптимальными". Исходя из этого "стресс" понимается и как неблагоприятные воздействия среды и как

физиологический ответ организма на неблагоприятные воздействия. Это осложняет восприятие базовых установок в вводной части диссертации. Эта же двойственность сохраняется и в других частях диссертации.

Работа состоит из введения, литературного обзора, описания материалов и методов, двух глав собственных результатов, заключения, выводов и списка использованной литературы из 55 отечественных и 283 зарубежных источников. Объем работы составляет 149 страниц машинописного текста и включает 12 таблиц и 38 рисунков.

Глава 1. – это подробный обзор литературы по эндокринно-метаболическим ответам на стрессовое воздействие, изложенный на 32 страницах машинописного текста. Здесь дается характеристика основных составляющих эндокринно-метаболической реакции на воздействие стрессирующих факторов, основного и максимального обмена, их взаимосвязи, терморегуляции, субстратного обеспечения метаболизма, обсуждается по литературным источникам изменчивость эндокринно-метаболической реакции на стрессирующие воздействия, изменчивость основного и максимального обменов, изменчивость показателей термогенеза и адренокортикальной реакции на стрессирующие воздействия и, наконец, приведена и обсуждается литература по красной полевке как модельному объекту эколого-физиологических исследований.

Эта глава по существу ключевая для понимания логической схемы всего исследования. Материалы этой главы вводят читателя в суть проблемы, которую решает автор. Общим местом здесь является то, что величина адренокортикальной реакции на стрессоры у разных видов, как правило, снижается по мере ухудшения условий обитания. Ее угнетение в неоптимальных для вида условиях, даже в отсутствие прямого дефицита депонированных энергосубстратов, лишает животных способности адекватно реагировать на острые стрессирующие воздействия. Последнее, возможно, непосредственно определяет границы экологической ниши вида. Таким образом, снижение адренокортикальной реактивности у животных, обитающих в неоптимальных условиях может сопровождаться ослаблением метаболического ответа на острые стрессирующие воздействия и уменьшением гомеостатических возможностей организма. Однако возможен и другой сценарий, - действие неблагоприятных факторов внешней среды может стимулировать выработку адаптаций, направленных на компенсацию воздействий внешней среды, в частности – путем увеличения метаболического и терморегуляторного ответа на острые стрессирующие воздействия. И.А. Поликарпов исследует в своей диссертационной работе возможность реализации этих сценариев на примере популяций красной полевки, обитающих контрастных по степени благоприятности для вида условиях.

Глава 2. Материал и методы. Этот принципиально важный раздел диссертации занимает всего 10 страниц машинописного текста вместе с рисунком и таблицами. На этих страницах приведено описание районов

исследования, методов отлова животных, приведено количество использованных в работе животных для каждой задачи. Описаны методы взятия проб крови, измерений основного и максимального обменов, уровней кортикостерона, глюкозы в крови, гликогена в печени, оценки упитанности. Хотя автор оправдывает свою лаконичность ссылками на источники с подробным описанием использованных методик, хотелось бы видеть более подробные описания использованных методов с оценкой их валидности применительно к данному исследованию. В одних случаях такая оценка сделана, в других нет. Например, между значениями показателя жирности, измеренного с помощью прибора ACAN (точная оценка) и весо-размерным индексом (традиционная характеристика упитанности) существует высокая корреляция (0.86), что свидетельствует в пользу последнего. Однако для двух разных методов измерения концентрации кортикостерона (RIA и EIA) данные о повторяемости результата измерения тем и другим методом отсутствуют. Хотелось бы их иметь.

В разделе методики, посвященном описанию статистических методов сказано, что "структуру корреляций между анализируемыми показателями оценивали методом факторного анализа с вращением осей «varimax normalized»." Возникает вопрос, какой конкретно метод факторного анализа был использован? И только из дальнейшего описания становится понятным, что был использован «Метод главных компонент». В работе использован ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA).

Местообитание, пол, состояние репродуктивной системы использованы в качестве независимых переменных, год учитывался в моделях как коварирующая переменная. Осталось, однако, непонятным, оценивал ли автор возможность взаимодействия переменных-предикторов, если да, то взаимодействия каких переменных оценивалось? В заключении раздела сказано, что "метаболический индекс рассчитывали как отношение значений, измеренных после экспозиции холодом, к фоновым значениям соответствующего показателя". Что такое фоновые значения для метаболизма? Речь идет о базовом показателе, и следовало дать точное определение. Метаболический индекс представляет собой отношение величины максимального обмена к его базальному уровню.

Некоторая поспешность чувствуется в оформлении таблиц, в которых приведен материал. Таблица 1 имеет название: "Количество использованных в работе животных, родившихся в лаборатории". Читателю остается догадываться, что такое $N(S)$, $N(F)$, $\Delta t^{\circ}C$? Количество животных, родившихся в лаборатории и использованных в работе ограничено необходимостью иметь выровненные по времени рождения животных выборки. Размер выборок самцов не вызывает возражений. Размер выборок самок варьирует от 3 до 6 особей, что делает возможность статистических заключений для самок весьма проблематичной.

Глава 3 посвящена анализу межпопуляционной изменчивости демографических и морфо-функциональных характеристик полевок из популяций горной тайги и лесопарковой зоны ННЦ. На самом деле автор

проводит и внутривидовые сравнения по полу, возрасту, сезону; различия по этим показателям внутри одной популяции и их отсутствие в другой также являются предметом межпопуляционного анализа. Текст главы изложен на 24 страницах машинописного текста и включает 2 таблицы и 24 рисунка, из которых 22 демонстрируют результат парных сравнений средних показателей массы тела, весо-размерного индекса, индекса содержания жира, содержания гликогена в печени, потребления кислорода в покое и при охлаждении организма, концентрации кортикостерона, глюкозы и пр. В последовательных разделах автор приводит результаты сравнения динамики численности, субстратного обеспечения метаболизма (массы и упитанности, содержания гликогена), эндокринно – метаболических показателей животных (основного обмена, фоновой концентрации кортикостерона и глюкозы) и их реакции на острое охлаждение (максимальный обмен, адренкортикальная реакция, содержание глюкозы после охлаждения), наконец, способности к поддержанию температурного гомеостаза.

Все эти разделы в совокупности формируют картину полноценного добротного исследования двух популяций по широкому набору демографических, морфо-функциональных, эндокринно – метаболических характеристик. Конечно, наиболее интересны результаты сравнения эндокринно – метаболических ответов на тестовое охлаждение у животных из двух природных популяций. При условии более высокого фонового уровня стрессированности в популяции лесопарковой зоны ННЦ полевки этой популяции демонстрировали более низкий эндокринный ответ на воздействие острого стрессора (охлаждение) и соответственно более низкий глюкокортикоидный индекс. При этом у них был более высокий максимальный обмен и метаболический индекс. Падение температуры после тестового охлаждения было большим у половозрелых полевок горной тайги по сравнению с лесопарковой зоной, а у сеголеток тенденция была противоположной. Анализ межпопуляционной изменчивости набора эндокринно – метаболических показателей, впервые проведенный для наземных мышевидных грызунов, показал, что красные полевки из популяции ННЦ имели в целом более выраженный метаболический ответ на острый холодовой стресс, обеспечивающий эффективную терморегуляцию при остром охлаждении. Вклад эндокринно-метаболических показателей в объяснение их общей вариации в горной тайге и лесопарковой зоне ННЦ оказался различным. Это наглядно продемонстрировано благодаря использованию многомерного анализа (МГК). Интересен также и результат анализа методом главных компонент показателей субстратной обеспеченности организма полевок, выполненный для обеих популяций и свидетельствующий о том, что депонирование и мобилизация жира и гликогена находятся под контролем разных гормональных механизмов, которые по-разному реагируют на изменение требований среды.

К сожалению, при чтении главы 3 сталкиваешься с досадной нечеткостью изложения, недостаточной продуманностью формулировок. Так, автор убедительно показывает, что сезонные различия массы тела

половозрелых особей красной полевки были отчетливо выражены в горной тайге, но отсутствовали в лесопарковой зоне ННЦ. Вместе с тем в заключении раздела написано: "Достоверных межпопуляционных различий в сезонной динамике массы тела не обнаружено (стр.65). Но ведь то, о чем сказано в первой фразе и есть сезонная динамика. Приходится догадываться, что имеет ввиду автор.

Глава 4 посвящена анализу физиологических параметров реакции на тестовое охлаждение у красных полевок, рожденных в лаборатории. Текст главы изложен на 14 страницах и включает 2 таблицы и 12 рисунков. Здесь сравниваются фоновые морфофизиологические показатели рожденных в лаборатории самцов и самок из двух популяций, проанализированы показатели основного обмена и базальные концентрации кортикостерона. По всем этим показателям межпопуляционные различия отсутствуют.

Популяционная принадлежность не сказалась на величине адренокортикальной реакция на охлаждение. Однако полученные различия по показателю максимального обмена и по величине падения температуры тела после тестового охлаждения однозначно свидетельствуют в пользу наследственной компоненты изменчивости, обусловленной принадлежностью к определенной популяции. Значимость этого результата нельзя недооценивать. Это безусловный успех автора.

В защищаемой работе по существу впервые продемонстрировано наличие наследственной компоненты адаптивных физиологических ответов, сформировавшейся в местообитании с условиями существенно отличающимися от оптимальных. Потомки первого поколения красных полевок, отловленных в природе в двух контрастных местообитаниях, рождённые и выращенные в комфортных условиях лаборатории, не различались по фоновым значениям физиологических показателей, а также – по величине и адренокортикальной реакции на острое тестовое охлаждение. При этом рожденные в неволе особи из лесопарковой зоны ННЦ (как и отловленные в природе) имели более высокие показатели максимального обмена и более эффективно поддерживали температуру тела в условиях острого охлаждения.

И.А. Поликарпов объясняет этот результат действием естественного отбора на повышение устойчивости к холоду в популяции, обитающей в более суровых, более изменчивых климатических условиях. И с этим нельзя не согласиться.

Диссертационная работа И.А. Поликарпова не имеет отдельного развернутого обсуждения результатов. Краткие обсуждения в форме заключений приведены в конце каждой из двух глав, посвященных результатам исследования. Последняя глава диссертации названа "Заключением", на 6 страницах автор подводит общий итог проделанной работе и обсуждает полученные результаты в свете итогов работ его предшественников. Без данных многолетнего мониторинга двух популяций красной полевки, проводившемуся сотрудниками ИСиЭЖ СО РАН, без эколого-физиологических исследований ранее выполненных на полевках из

этих же популяций настоящее исследование вряд ли могло бы состояться. Именно исследования прежних лет, о которых говорит в заключении автор диссертации, обеспечили прочную основу для понимания полученных результатов, их правильной интерпретации. Так, например, ранее проведенные эколого-иммунологические и паразитологические исследования двух популяций полевков исключают возможность объяснения полученных И.А. Поликарповым результатов различной паразитарной нагрузкой в горной тайге и парковой зоне ННЦ. Существует, к сожалению, слишком мало примеров таких многолетних комплексных исследований. В этом смысле успех работы автора диссертации вполне закономерен.

Диссертацию И.А. Поликарпова завершают четыре лаконичных и правильно отражающих основные результаты исследования выводы. Список использованной в диссертации литературы, насчитывающий 55 отечественных и 283 зарубежных источников, свидетельствует о научной компетентности автора. Источники тщательно отобраны и исчерпывающе характеризуют область исследования.

Из частных замечаний, которые возникают при чтении диссертации, написанной в целом хорошим, ясным языком следует назвать некоторые неудачные выражения, например, "сибсовая принадлежность", или "Одним из требований к выбору объектов подобного исследования является возможность надежного определения положения популяции в экологической нише вида". Но такие случаев мало. В работе также существует ряд погрешностей, которые объясняются невнимательностью автора. Так в Главе 1. (Обзор литературы) раздел 1.1. называется: "Эндокринно-метаболический ответ на стрессовое воздействие" однако, почему-то отсутствует текст этого раздела. При чтении же раздела 1.2 ("Компоненты эндокринно-метаболической реакции на стресс"), понимаешь, что текст раздела 1.1 оказался включенным в него. Таким образом, раздел 1.1 - просто лишний.

На стр. 19 написано: "У пяти видов мышевидных грызунов: трех видов хомяков (*Phodopus sungorus*, *P. campbelli*, и *P. roborovskii*), слепушонки обыкновенной (*Ellobius talpinus*) и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) была показана корреляция между адренкортикальной реакции и способностью к поддержанию температурного гомеостаза (Moshkin et al., 2002)". Однако статья, на которую ссылается автор, посвящена другой теме: Moshkin, M. Behaviour, chemosignals and endocrine functions in male mice infected with tick-borne encephalitis virus / M. Moshkin, L. Gerlinskaya, O. Morozova, V. Bakhvalova, V. Evsikov // *Psychoneuroendocrinology*. – 2002. – V 27. – P. 603–608

Все эти мелкие замечания несколько не умаляют положительного впечатления от диссертации.

Автореферат диссертации правильно и в полной мере отражает ее содержание.

Диссертация Поликарпова Ивана Андреевича «Межпопуляционная изменчивость показателей энергообмена у красной полевки (*Myodes rutilus* Pallas, 1779)» соответствует всем требованиям «Положения о присуждении ученых степеней» от 24.09.2013 № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата биологических наук, а сам ее автор, заслуживает присуждения ему ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология.

Отзыв заслушан, обсужден, одобрен единогласно и утвержден на коллоквиуме лаборатории Популяционной экологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН 28.09.2017, протокол № 3.9.2017

Председатель коллоквиума: зав.лаб., д.б.н.

Чабовский Андрей
Всеволодович

Составитель отзыва: д.б.н., в.н.с.

Лаборатории популяционной экологии ИПЭЭ РАН

Роговин Константин
Александрович

Адрес организации:

119071 Россия, Москва, Ленинский проспект 33

Тел 8 495 9527324

admin@sevin.ru

