

УТВЕРЖДАЮ

Проректор – начальник

Управления научной политики

МГУ имени М.В.Ломоносова

А.А.Федягин

2021 года



## ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

на диссертацию Новиковской Анны Алексеевны

**«Индивидуальная изменчивость факультативных стереотипов охотничьего поведения у общественных видов грызунов»,**

**представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология**

**Актуальность.** Диссертационная работа Новиковской Анны Алексеевны посвящена детальному описанию индивидуальной изменчивости и фрагментирования факультативных стереотипов охотничьего поведения у пяти видов общественных грызунов. Вопрос о соотношении врожденных и приобретенных, стереотипных и пластичных элементов в поведении животных является одним из фундаментальных вопросов биологии. Несмотря на большой массив накопленных данных, механизмы вариабельности поведения до сих пор остаются во многом неясными. В данной работе упор делается на сравнение стереотипных охотничьих поведенческих паттернов у нескольких видов грызунов. Так у многих представителей этой группы охотниче поведение не является ключевым для добывания пищи, это ослабляет давление естественного отбора на стереотипы охотничьего поведения, что приводит к их факультативности (то есть проявлению не у всех представителей данного вида) и фрагментированности (выпадению отдельных элементов стереотипов). В диссертации рассматривается гипотеза, что фрагментирование является естественным проявлением вариабельности поведенческих стереотипов в популяции и может служить источником эволюционных преобразований поведения. Результаты работы расширяют и углубляют представления об адаптивном значении охотничьего поведения у грызунов с разными пищевыми специализациями и представляют большой интерес в контексте исследования эволюционных истоков хищничества у млекопитающих. Актуальность выполненной соискателем диссертационной работы определяется не только ее теоретическим значением, но и возможностью использования полученных результатов

при чтении лекционных курсов по териологии, общей зоологии, эволюционной экологии, этологии и сравнительной психологии. Данные об адаптивном потенциале грызунов с разными пищевыми специализациями могут быть использованы при прогнозировании пространственного распределения и динамики численности этих животных в условиях антропогенных воздействий и изменений климата.

**Структура и содержание работы.** Диссертационная работа Новиковской Анны Алексеевны построена в традиционной форме. Работа состоит из вводного раздела, пяти глав, выводов, списка использованной литературы, списка работ, опубликованных по теме диссертации, и приложения. Полученные результаты работы проиллюстрированы 14 рисунками (из них 6 в приложении) и 7 таблицами. Список цитируемой литературы содержит 251 наименование, из них 196 – на английском языке. Объем диссертации составляет 105 страниц.

В вводном разделе «Общая характеристика работы» автор описывает актуальность и степень разработанности темы, цели и задачи, научную новизну, теоретическую и практическую значимость работы, основные положения, выносимые на защиту, степень достоверности результатов. Указана апробация работы в рамках участия в конференциях и количество публикаций в журналах из списка ВАК.

Первая глава посвящена введению в проблему и детально рассматривает индивидуальную изменчивость на примере охотничьего поведения грызунов. Первый раздел этой главы дает обзор вопроса о соотношении гибкого и стереотипного поведения животных. Рассматривается понятие фиксированного комплекса действий, контроль над которым осуществляется системой врожденных разрешающих механизмов, представляющих собой совокупность нейросенсорных систем, обеспечивающих приуроченность поведенческих актов к биологически адекватным условиям среды. Помимо фиксированных комплексов действий, выделяют также более гибкие поведенческие последовательности, состоящие из устойчиво повторяющихся элементов – поведенческие стереотипы. Второй раздел этой главы рассматривает облигатные и факультативные поведенческие стереотипы. Облигатные стереотипы поведения проявляются у всех особей в популяции, а факультативные стереотипы могут проявляться не у всех особей данного вида. Третий раздел описывает индивидуальную изменчивость поведенческих стереотипов, а четвертый раздел – полноту и возможную фрагментированность стереотипов. Пятый раздел посвящен

обзору охотничьего поведения у грызунов, а в шестом разделе рассматриваются возможные пути эволюции хищнического поведения у мышевидных грызунов.

Во второй главе описан материал и методы исследования, а также обзор литературы, посвященный экологии пяти исследуемых видов социальных грызунов. Подробно описаны условия содержания животных, особенности выборки по каждому виду. Интересно, что у всех видов, кроме жирнохвостой песчанки, неполовозрелые особи существенно (в 2-9 раз) преобладали над половозрелыми по численности в выборке. Здесь же подробно описана методика проведения экспериментов и анализа полученных данных. Интересной представляется оценка Колмогоровской сложности методом архивирования текстовых файлов с записанными в виде отдельных букв поведенческими актами. Здесь для меня неясным остался такой момент: текстовые файлы нарезались на фрагменты размером 300 байт, а затем архивировались и для них вычислялась степень сжатия. Считались ли при дальнейшем статистическом анализе фрагменты записи одного эксперимента независимыми единицами анализа, либо степень сжатия всех фрагментов одного эксперимента усреднялась и единицей анализа считался эксперимент?

В третьей главе представлены результаты экспериментов по реакции грызунов на предъявление добычи – подвижных и малоподвижных насекомых. Здесь оценивалось количество животных каждого вида, которое пыталось охотиться на насекомых, и доля успешных охот. В разделе про долю успешных охот мне осталось неясным, сколько животных использовалось в скольких экспериментах, и учитывалась ли как-то индивидуальность животного и его опыт взаимодействия с насекомыми при статистическом анализе, либо все эксперименты считались независимыми без учета того, одно животное в них использовалось или разные.

Четвертая глава посвящена анализу организации охотничьего поведения грызунов. Здесь рассматривается, какие элементы присутствовали в охотничьем поведении разных видов, какие из них были облигатными, а какие – факультативными. Проведен анализ соотношения различных элементов поведения в успешных и неуспешных стереотипах охоты на подвижную добычу, а также соотношение тактик охоты и сложности охотничьих стереотипов у разных видов.

В пятой главе оценивается фрагментирование охотничьих стереотипов у грызунов. Авторы исследовали, какие фрагменты стереотипов связаны с результативностью и успешностью охоты, и проанализировали выпадение ключевых

элементов в успешных и неуспешных охотничьих стереотипах грызунов. В этом разделе также формулируется гипотеза, что фрагментирование поведения у социальных видов может лежать в основе распределенного социального обучения в сообществах. Наличие в популяции социальных животных с полными стереотипами может приводить к «включению» у наблюдающих за ними особей неполных стереотипов в случае, если изменения внешних условий делают частое проявление этого стереотипа адаптивным.

Приведенные в конце работы выводы подытоживают полученные автором результаты. Выводы являются обоснованными, базируются на достаточном объеме материала, соответствуют полученным результатам и соотнесены с поставленными исследовательскими задачами. Приложение к работе содержит фотографии, иллюстрирующие охотничьи стереотипы у исследованных видов грызунов.

**Научная новизна.** В итоге выполненного исследования получен ряд оригинальных результатов, отраженных в выводах. В работе впервые подробно описаны стереотипы охотничьего поведения для пяти видов социальных грызунов, а для ольхонской полевки, ранее считавшейся исключительно зеленоядной, реакции на подвижную добычу описаны впервые. Впервые проведена оценка межвидовой и внутривидовой вариабельности проявления стереотипов охотничьего поведения по отношению к подвижным насекомым у пяти видов социальных грызунов с различными пищевыми специализациями и пространственно-этологическими структурами популяции. Впервые описан феномен фрагментирования поведенческих стереотипов охотничьего поведения у систематически далеких групп, что представляет интерес в контексте исследования эволюции хищничества у грызунов и формирования видоспецифических поведенческих стереотипов.

В качестве **замечаний** можно указать следующее.

1. Цель работы сформулирована скорее как задача, чем как цель фундаментального исследования – «экспериментально выявить и сравнить индивидуальную изменчивость и фрагментирование факультативных стереотипов охотничьего поведения у пяти видов общественных грызунов». В других разделах работы хорошо прослеживается понимание автором ее фундаментального значения. Полагаю, что и в формулировке цели стоило бы отразить более глубокие аспекты работы.

2. Не слишком подробно описана методика статистического анализа, что вызывает у читателя ряд вопросов. Не указано, что являлось элементарной единицей анализа и каким образом авторы решали проблему повторности экспериментов с одним и тем же животным, что, во-первых, могло приводить к псевдорепликации, а во-вторых, к накоплению отдельными особями опыта охоты, что в последующих экспериментах могло влиять на особенности охотничьих стереотипов.
3. Некоторые графики в работе представляются мне не особенно удачными. В частности, способ обозначения статистически значимых различий при помощи букв довольно сложен для понимания, тем более что объясняющие подписи различаются между разными графиками. Например, на рис. 1 указано, что «Данные, отмеченные буквами **а** и **б**, достоверно различаются», а на рис. 2 – что «Данные, отмеченные одинаковыми буквами **а** и **б**, не различаются». Тут уместнее было бы использовать традиционное для таких случаев соединение значимо различающихся данных квадратными скобками со звездочками, указывающими на уровень значимости.

Критические замечания не снижают значимости проведенной диссертантом работы. Предложенная диссертация представляет собой законченное целостное исследование. Результаты его представлены в выводах, которые соответствуют защищаемым положениям, поставленным задачам и основному содержанию диссертации.

Диссертант проделал большую и кропотливую работу по сбору материала и его анализу с привлечением современных методов сбора и обработки данных. Представленная работа выполнена на хорошем научно-методическом уровне. Содержание диссертации соответствует специальности 03.02.04 – Зоология. Автореферат соответствует содержанию диссертации.

Полученные автором результаты отражены в семи работах, в том числе в четырех статьях в журналах, включенных в Перечень рецензированных научных изданий, рекомендованных для публикации ВАК РФ (из них два по специальности «Зоология»).

Таким образом, представленная работа соответствует требованиям п. 9–14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного

постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. № 842, предъявляемым к кандидатским диссертациям, а ее автор, Новиковская Анна Алексеевна, заслуживает присуждения ей искомой ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология.

Отзыв на диссертацию заслушан и утвержден на заседании кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (протокол № 4 от 10.03.2021).

15 марта 2021 года

Ведущий научный сотрудник  
кафедры зоологии позвоночных  
биологического факультета  
МГУ им. Ломоносова, докт. биол. наук

Филатова О.А.

Зав. кафедрой зоологии позвоночных  
биологического факультета  
МГУ им. Ломоносова,  
докт. биол. наук, профессор

Корзун Л.П.