

ОТЗЫВ

официального оппонента, доктора биологических наук, Котенковой Елены Владимировны на диссертационную работу Новиковской Анны Алексеевны «Индивидуальная изменчивость факультативных стереотипов охотничьего поведения у общественных видов грызунов», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология.

Диссертация А.А. Новиковской посвящена изучению факультативных стереотипов охотничьего поведения у пяти видов общественных грызунов: когтистой песчанки (*Meriones unguiculatus*), жирнохвостой песчанки (*Pachyromys duprasi*), ольхонской (*Alticola olchonensis*), плоскочерепной (*A. strelzowi*) и тувинской полевок (*A. tuvinicus*). Актуальность темы, теоретическое и практическое значение полученных автором результатов сомнений не вызывает, поскольку вносят существенный вклад в наши знания об охотничьем поведении грызунов с разными типами питания и позволяют расширить поиск эволюционных истоков хищничества у млекопитающих. Научная новизна данного исследования обусловлена получением автором ряда не известных ранее фактов и оригинальных результатов: обнаружено, что особи всех использованных в исследовании видов грызунов способны проявлять охотничье поведение при предъявлении им подвижных насекомых. У одного из видов (жирнохвостая песчанка) стереотип охотничьего поведения проявляется облигатно, у остальных видов – факультативно: около трети особей каждого вида не реагируют на добычу. Данные исследования также показали, что захват добычи лапами является ключевым элементом, необходимым для успешного завершения охоты у всех исследованных видов. В то же время, захват добычи зубами оказался критичен только для полевок. Песчанки же оказались способны захватывать добычу лапами без помощи челюстей. Об эволюционной прогрессивности охотничьего поведения песчанок в сравнении с полевками свидетельствует дифференциация охотничьих стереотипов по отношению к разным объектам, а также значительная роль передних конечностей при захвате подвижной добычи. Фрагментирование охотничьего поведения рассматривается в эволюционном аспекте для объяснения формирования видоспецифических поведенческих стереотипов грызунов. В практическом плане результаты об адаптивном потенциале грызунов с разными типами питания могут помочь при прогнозировании пространственного распределения, динамики и возможных всплесков численности и быть использованы в лекционных курсах по териологии, общей зоологии, эволюционной экологии, этологии и сравнительной психологии.

Диссертация невелика по объему (105 страниц) и построена по традиционному классическому принципу, состоит из введения, пяти глав, выводов, списка

литературы и приложения. Собственный материал, включая обзор литературы, изложен на 73 страницах. Работа содержит 14 рисунков (из них 6 в приложении), 7 таблиц. Список литературы (27 страниц) включает 251 источник (из них 56 на русском языке).

Цель, задачи и содержание работы соответствуют заявленной специальности 03.02.04 – зоология.

Во введении достаточно детально и убедительно освещены актуальность, новизна, теоретическая и практическая значимость работы, приводятся три положения, выносимых на защиту.

Первая глава представляет собой обзор литературы, он убедительно показывает, что диссертант хорошо знаком с научной литературой, касающейся темы исследования. Обзор отличается полнотой и четкостью изложения современных представлений об охотничьем поведении грызунов, поведенческих стереотипах и их фрагментированности. Существенное внимание уделено индивидуальной изменчивости поведенческих стереотипов и «исследованию персоналий» – то есть относительно новому направлению в изучении поведения животных. Однако к обзору литературы есть некоторые замечания. Так в разделе 1.6, посвященном эволюции хищнического поведения мышевидных грызунов, при рассмотрении «примитивных» и «прогрессивных» черт охотничьего поведения, наиболее примитивной формой атаки считается захват добычи зубами, а наиболее прогрессивной чертой – использование для захвата добычи передних конечностей. Такое мнение было высказано в работе Эйзенберга, Лейхаузена (Eisenberg, Leyhausen, 1972) при реконструкции эволюционного древа охотничьего поведения наземных млекопитающих, на которую и ссылаются авторы. В дальнейшем такая трактовка примитивных и прогрессивных особенностей атак на добычу у грызунов рассматривается как аксиома, хотя в обзоре не дается анализа справедливости такого утверждения, а также взаимосвязи анатомических особенностей строения конечностей и ротового аппарата с особенностями охотничьего поведения.

В главе 2 «Материалы и методы исследования» дана исчерпывающая информация об использованных методах регистрации поведения, статистической обработки данных, числе использованных в опытах животных и особенностях их содержания. Следует отметить, что диссертант использовал адекватные методы, полностью соответствующие поставленным задачам, что свидетельствует в пользу высокой достоверности полученных результатов. Единственным замечанием к данной главе является включение в нее раздела 2.2. Экологические характеристики исследованных видов. С моей точки зрения, этот раздел должен быть в первой главе, то есть входить в обзор литературы.

Результаты исследований и их обсуждение приводятся в трех главах диссертации. Автор провел многоплановый анализ охотничьего поведения исследуемых видов. Проанализирована организация охотничьего стереотипа грызунов. Элементы «захват зубами» и «захват лапами» рассматриваются в качестве ключевых элементов охотничьего поведения, поскольку именно они критически важны для поимки подвижной добычи. Проведено сравнение схем

стереотипов охоты на подвижную и малоподвижную добычу у разных видов, а также тактик охоты у изучаемых видов грызунов. Показано, что для успешного захвата жертвы песчанкам достаточно оперировать лапами и элемент «захват зубами» для них не является ключевым. Для сравнительной оценки сложности стереотипов охоты использован весьма перспективный разработанный группой отечественных авторов во главе с руководителем данной работы подход «анализа биологических текстов» на основе идей Колмогоровской сложности. В основе метода лежит способность программ-архиваторов находить в тексте закономерности, что дает возможность на основании метода сжатия данных оценивать сложность стереотипов поведения. На основании применения такого подхода показано, например, наличие наибольшей среди полевок изменчивости стереотипа охоты на подвижную добычу у ольхонских полевок и проявление всеми видами более простых стереотипов охоты на малоподвижную добычу по сравнению с подвижной.

Весьма перспективным направлением для дальнейших исследований эволюции поведенческих стереотипов животных с применением использованного в данной работе математического подхода служит анализ стереотипов поведения с учетом фрагментированности и выпадения отдельных элементов. Такой подход может быть использован не только для анализа охотничьего, но и любых других форм поведения животных.

Все представленные в работе результаты отличаются высокой степенью достоверности, их обсуждение выполнено на высоком уровне и в большинстве случаев хорошо обосновано.

При анализе данной работы возникли следующие замечания и вопросы: С нашей точки зрения вполне обосновано предположить, что различиям в поведении соответствуют и различия в морфофизиологической организации видов, что уже было отмечено нами выше при анализе обзора литературы. Например, поскольку ключевым элементом охотничьего поведения песчанок является захват подвижной добычи передними лапами, то контроль движений передних лап у них вероятно осуществляется лучше и их морфологическая структура «располагает» к такому захвату. В то же время, можно предположить, что анатомические особенности передних лап и уровень моторного контроля передних конечностей полевок не позволяет им эффективно обездвиживать подвижную добычу и они предпочитают «применять» при охоте укус. К сожалению, различия в морфофизиологической организации, в спектре возможных манипулятивных действий с добычей между песчанками и полевками совсем не учитываются в настоящей работе. Охотничий стереотип и его элементы рассматриваются абстрактно без учета экологической и морфологической специфики видов. Между тем различия в морфофизиологической организации и манипулятивных возможностях передних конечностей имеют существенное значение для формирования различий поведения (в том числе охотничьего) в эволюционном развитии и в формировании образа жизни. Примером могут служить представители двух крупных семейств отряда хищных – кошачьих и псовых. У кошачьих манипулятивные способности и сила передних лап,

вооруженных втяжными когтями, способствуют эффективному захвату и фиксации добычи перед нанесением ей смертельных укусов в область головы и шеи или ее удушением. Нападение на добычу происходит на коротких дистанциях, обычно из засады, все это дает возможность многим видам охотиться в одиночку (Kleiman, Eisenberg, 1973). У псовых манипулятивные способности и мускульная сила передних конечностей ограничены, поэтому эффективный захват добычи или части ее тела осуществляется только при помощи челюстей (Eisenberg, Leyhausen, 1972). Это ограничивает и максимальный размер потенциальной добычи и определяет способ охоты на нее. На крупную добычу многие виды псовых охотятся стаей.

В тексте есть и некоторые ошибки и неточности.

1. Так на стр. 49 автор пишет, что «**Захват лапами (E)** присутствовал **во всех успешных стереотипах** у исследуемых видов. В неуспешных стереотипах этот элемент присутствовал не во всех стереотипах. Чаще всего он отсутствовал у ольхонской и плоскочерепной полевок, реже у тувинской полевки, и никогда у обоих видов песчанок». Далее на той же странице, а также на странице 50 следует утверждение о том, что «Доля **успешных стереотипов** охоты на подвижную добычу, в которых **отсутствовал захват лапами**, составляет 12,0% у когтистых песчанок и 22,7% у жирнохвостых, а при охоте на малоподвижную – 4,6% у когтистых песчанок (см. таб. 6 и 7)». По-видимому, имеется в виду не захват лапами, а захват зубами. Тем более, что далее автор пишет, что «Таким образом, элемент «захват зубами» не критичен для охотничьего стереотипа песчанок, и ключевым для них является только захват лапами.»

2. Далее по тексту автор пишет, что «Больше всего ключевых элементов в успешных стереотипах зафиксировано у песчанок: доля ключевых элементов в стереотипах когтистых песчанок достоверно ниже, чем у скальных полевок, а у жирнохвостых песчанок – чем у плоскочерепных и ольхонских полевок». Очевидно, что слово ниже надо заменить на выше или заменить слово больше на слово меньше.

3. Далее автор пишет, что «На основании содержания ключевых элементов все полученные стереотипы были разделены на «полные» – содержали все ключевые элементы, и «неполные» – в которых один ключевой элемент отсутствовал («выпадал»). Таким образом, охотничьи стереотипы могут быть «полные и успешные», «полные и неуспешные» и «неполные и неуспешные». Неполный стереотип не мог быть успешным, т.е. «неполных и успешных» стереотипов не было». Не понятно почему неполный стереотип не может быть успешным. Ведь неполным он может быть как от отсутствия ключевого элемента поведения, так и не ключевого.

4. К сожалению, автор исследовал охоту на малоподвижную добычу только у трех видов из пяти (см. стр.42).

5. Возникает и вопрос по поводу методики: почему, если животное не проявляло охотничьего поведения, опыт прекращали через 10 мин (стр. 43). Не исключено, что если бы наблюдения продолжались в течение 30 мин, то результаты экспериментов были бы другими.

6. На стр. 42 (6-7 строки снизу) дважды повторяется размер экспериментальной арены 30 x 30 x 35 см.

7. В автореферате (стр.17) в заголовке табл. 2 указано «Данные, отмеченные одинаковыми буквами а, б и в, не различаются в каждом отдельном столбце (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0,002$)», между тем буквы а, б, в в таблице отсутствуют.

Сделанные замечания не снижают общей высокой оценки представляемой работы.

Диссертационное исследование Новиковской Анны Алексеевны «Индивидуальная изменчивость факультативных стереотипов охотничьего поведения у общественных видов грызунов» представляет собой цельное исследование, выполненное на высоком экспериментальном и теоретическом уровне. Достоверность полученных результатов сомнений не вызывает. Выводы и защищаемые положения хорошо обоснованы. Работа четко структурирована, написана хорошим языком и хорошо иллюстрирована. Основные положения диссертации представлены в 7 опубликованных работах, 4 из которых входят в перечень изданий, рекомендованных ВАК. Результаты работы прошли апробацию и представлены автором на отечественных и международных конференциях и симпозиумах. Автореферат полностью отражает содержание диссертации. Проведенный нами анализ диссертационной работы позволяет заключить, что Новиковская А.А сформировавшийся исследователь, готовый к дальнейшей самостоятельной работе.

Заключение. Диссертация Новиковской Анны Алексеевны «Индивидуальная изменчивость факультативных стереотипов охотничьего поведения у общественных видов грызунов» представляет собой научно-квалификационную работу, полностью соответствующую требованиям, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата наук (пп. 9-11, 13, 14 Постановления Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. №842 «О порядке присуждения ученых степеней» в редакции от 01 октября 2018 г.), а ее автор Новиковская Анна Алексеевна заслуживает присуждения искомой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология.

Официальный оппонент:

Котенкова Елена Владимировна

« 8 » апреля 2021 г

Доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН»

119071 г. Москва, Ленинский проспект, 33

Тел. 8 (495) 952-35-84 8 (495) 633-09-22;

Сайт Института <http://www.sev-in.ru/ru/node/2157>

e-mail: noo.ipee@gmail.com; evkotenkova@yandex.ru



Подпись: Котенковой Е.В.
Заведующий: зав. канц. ИПЭЭ РАН
08 04 2021 г.