

## О Т З Ы В

на автореферат диссертации Новиковской Анны Алексеевны  
«Индивидуальная изменчивость факультативных стереотипов охотничьего поведения у  
общественных видов грызунов»  
на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности:  
03.02.04 – зоология

Актуальность диссертационной работы Новиковской А.А. определяется двумя моментами. (1) Пластичность поведения как механизма приспособления к окружающей среде исследована слабо. Поведенческая пластичность обеспечивает самый быстрый ответ на изменения в среде обитания животных, потенциал которого в адаптации животных к текущим и прогнозируемым изменениям окружающей среды в настоящее время невозможно оценить, что затрудняет разработку стратегий сохранения биоразнообразия. Исследование поведенческой пластичности, генетических механизмов, ее определяющих, очень важно для понимания эволюции в целом. (2) Диссертационное исследование А.А.Новиковской выполнено в рамках подхода к описанию и анализу поведения, предложенному ее научным руководителем Ж.И.Резниковой и делающему акцент на роли индивидуальной и популяционной изменчивости врожденных стереотипов поведения. Данный подход направлен на преодоление кризиса развития современной этологии, возникшего, в значительной степени из-за проблем с формальным дроблением поведенческого потока и интерпретацией выделенных форм поведения.

Конкретно, работа посвящена сравнительному анализу хищнического поведения пяти видов грызунов, относящихся к двум компактным таксонам: семейству песчанок Gerbellinae и роду скальных полевок Alticola. Автор тестирует гипотезу, согласно которой фрагментирование врожденных поведенческих стереотипов является естественным проявлением их вариабельности и может служить источником эволюционных преобразований поведения. В случае подтверждения этой гипотезы полученные результаты позволяют судить о путях и механизмах видоспецифических поведенческих стереотипов (в данном случае – хищнического поведения грызунов).

Несомненным достоинством работы А.А. Новиковской, как и всех работ, выполняемых в данной исследовательской школе, является тщательная разработка дизайна экспериментов, применение элегантных методов для обработки результатов экспериментов. Используются перспективные и пока мало распространенные методы оценки сложности поведения, разработанные в лаборатории, в которой работает автор. В ходе работы собран и обработан адекватными методами большой, репрезентативный материал.

В работе впервые выявлены и описаны стереотипные последовательности охотничьего поведения у 5 видов грызунов с разным спектром питания по отношению к подвижным насекомым. Выявлено, что у всеядного вида стереотип охотничьего поведения проявляется облигатно, у растительноядных видов – факультативно. Установлено, что у пяти видов грызунов в стереотипе хищнического поведения присутствуют отдельные фрагменты поведенческих последовательностей, рекомбинация или выпадение которых могут формировать свойственные виду или группе видов стереотипы охотничьего поведения.

Диссертационная работа А.А.Новиковской, бесспорно, новаторская, представляет собой масштабное экспериментальное исследование, лежащее в русле развивающихся теоретических подходов к анализу поведения, которые разрабатываются научным коллективом, в который входит автор. Поэтому вопросы и замечания, возникшие по прочтении автореферата, разделяются на те, что относятся к теоретической основе, за которую диссертант отвечает вместе со своими коллегами и научным руководителем, и те, что касаются конкретного исследовательского проекта и за которые полностью ответственен соискатель.

### **Вопросы и замечания по теоретическому обоснованию подхода.**

Способность отлавливать и поедать живые объекты рассматривается в работе как эволюционная адаптация, способствующая повышению «адаптивного потенциала» грызунов. Так ли это и какие есть основания для подобной точки зрения? Используемые в исследовании виды полевок по данным, приведенным в автореферате, специализированные зеленояды и, следовательно, не могут перейти на потребление живого корма в качестве основного без серьезной перестройки морфологии ЖКТ и физиологии пищеварения (т.е. без того, чтобы превратиться в другой вид). С другой стороны, ни для одного из исследованных в работе видов, насколько нам известно, нет данных о целенаправленных поисках насекомых и охоте за ними в природе. Это означает, что беспозвоночные включаются в рацион полевок (и монгольской песчанки) либо как случайные находки, либо в кратковременные периоды их массового появления (например, вылета прямокрылых). Таким образом, возможность употребления зеленоядными грызунами беспозвоночных едва ли может давать им существенные эволюционные преимущества и заметно влиять на структуру их экологической ниши. Во всяком случае, альтернативная точка зрения требует серьезного обоснования, отсутствующего в данной работе.

Содержание понятия «стереотип охотничьего поведения» в автореферате не обсуждается, а принимается как данность, но в статье Резниковой и др., 2021 дано следующее определение: охотничий стереотип это: «обнаружение-преследование-атака-обработка жертвы». При таком понимании данного стереотипа возникает вопрос: какие возможны изменения этого стереотипа, дающие искомую изменчивость?

Поскольку важным постулатом предлагаемого подхода является генетическая (или эпигенетическая) запрограммированность составляющих «охотничьего поведения», то должны применяться «морфологические» (по конфигурации и направлению движений) элементы этограммы, а в действительности применяются смешанные, а порой и чисто «функциональные» категории (типа «обработки добычи» или «преследования»). Одна функциональная категория может включать в себя несколько разных «морфологических» (которые, в свою очередь, могут входить и в другие функциональные категории, например фиксация объекта передними лапами может входить как в хищническое поведение, так и в исследование, в том числе и неживых объектов, и в кормовое поведение, когда песчанка грызет веточку, удерживая ее в лапах), в силу этого эволюционные интерпретации данных об изменчивости функциональных категорий сложны и требуют дополнительных разъяснений.

В разделе автореферата «Сравнение сложности успешных охотничьих стереотипов» говорится: «Показатели сложности стереотипов использовались для оценки их изменчивости». Тесты сжатия оценивают не уровень изменчивости, а степень закономерности этой изменчивости, что не одно и то же. Из текста автореферата неясно, каким образом показатели сложности можно использовать для оценки изменчивости.

В автореферате приводится много рассуждений, касающихся «эволюционной прогрессивности охотничьего поведения», но отсутствуют четкие критерии «прогрессивности» - бóльшая эффективность, бóльшая сложность или, наоборот, бóльшая простота? Создается впечатление, что в разных частях текста используются разные, иногда противоположные, критерии.

### **Вопросы и замечания по тексту автореферата.**

Наиболее общее замечание сводится к тому, что многие заключения автора (например, «...позволяет уточнить представления об эволюции хищничества у грызунов и формировании видоспецифических поведенческих стереотипов» или «Новые данные могут помочь в исследованиях координированной работы рук и интактного и пораженного мозга у человека в условиях сложных двигательных задач») не имеют обоснования в тексте автореферата, в силу чего выглядят декларативными.

В разделе «Теоретическая и практическая значимость работы.» автор пишет: «Полученные представления об адаптивном потенциале грызунов с разными типами

питания могут быть использованы при прогнозировании пространственного распределения, динамики и возможных всплесков численности этих животных в условиях антропогенных воздействий и изменений климата», но разная степень изменчивости стереотипов хищнического поведения сама по себе ничего не говорит об адаптивном потенциале, как минимум нужны сведения о возможности выживания и размножения этих травоядных видов на преимущественно животном корме.

Обоснование выбора в качестве модели именно общественных грызунов неубедительно, не говоря о том, что только для когтистой песчанки суждение о социальной структуре основано на данных наблюдений за индивидуально опознаваемыми зверьками. В остальных случаях основой для таких суждений являются данные о пространственном распределении особей (а в случае жирнохвостой песчанки – нор). Известно, что такого рода данные не позволяют уверенно судить о «степени социальности»; более того, опыт содержания жирнохвостых песчанок в Экспериментальном Отделе Мелких Млекопитающих Московского Зоопарка (на базе которого собирал материал диссертант) скорее говорит об «одиночности» этого вида: жирнохвостые песчанки в неволе не способны формировать устойчивые семейные группы. Учитывая, что «общественность» экспериментальных видов никак не используется при обсуждении результатов и формулировании выводов (например, путем сравнения с имеющимися аналогичными данными по «одиночному» хомячку, полученными в той же лаборатории по той же методике), акцент на «социальности» можно отнести к недостаткам работы. Здесь же уместно замечание о некорректности использования в названии исследования термина «факультативный стереотип», поскольку для жирнохвостой песчанки он облигатный. Информация о типе питания у выбранных видов в литературе имеется, в частности о том, что в отличие от остальных четырех видов, для жирнохвостых песчанок насекомые являются обязательным и наиболее важным компонентом рациона.

В описании методики эксперимента говорится, что «Животных тестировали один раз в сутки 10 дней подряд, с двухдневным перерывом после 5-го дня» (хотя данные Таблицы 1 свидетельствуют, что, по крайней мере некоторых животных тестировали более 10 раз), при этом в схеме эксперимента большое значение придается «наивности» экспериментальных животных в отношении жертвы. В этой связи вызывает недоумение отсутствие в автореферате информации о том, как влияли (или не влияли) приобретение опыта и привыкание в ходе эксперимента на хищническое поведение исследованных видов. Неясно даже проводилось ли разбиение на «охотящихся – не охотящихся», «успешных – не успешных» по результатам всех 10 опытов или только по первым предъявлениям.

Из методической части неясно, предпринимались ли попытки выровнять или рандомизировать уровень мотивации (степень голода) экспериментальных зверьков.

Возникает вопрос: имеются ли для изучавшихся видов данные о возможностях использования ими передних конечностей? Если имеются, то учитывались ли эти данные при обсуждении результатов? Может быть у полевок дело не в меньшей эволюционной продвинутости хищнического поведения, а в ограниченных, по сравнению с песчанками, возможностях использовать передние конечности?

В разделе «Фрагментирование охотничьего стереотипа грызунов», в частности, читаем: «Как следствие, стереотипы, в которых элемент «захват зубами», отсутствовал, рассматривались как «полные», и неполных стереотипов у песчанок не было», т. е. если успешно проявляется стереотип с выпадением каких-то обязательных элементов, то он объявляется «полным», а если такие же последовательности действий оказываются неуспешными, то они объявляются «неполными»? Если это действительно так, то сделанные в этом разделе выводы вызывают сомнения.

В изложении вывода 3 видится противоречие: сначала говорится, что: «Захват добычи лапами является ключевым элементом, необходимым для успешного совершения

стереотипа у всех исследованных видов», а затем: «Попытки полевок атаковать добычу лапами редки и безуспешны». Первое плохо сочетается со вторым.

Следующий вопрос касается «складирования» убитых жертв скальными полевками. Неясно, на каком основании такое поведение уподобляется запасанию (были ли, например, наблюдения, когда зверек приносил другие жертвы на то же место и складывал с предыдущими). Наверное, к этому выводу требуются комментарии автора в ходе доклада.

Надо подчеркнуть, что высказанные замечания и вопросы не влияют на общую высокую оценку работы. Все они носят дискуссионный характер и должны найти разрешение в процессе защиты диссертации. В целом работа А.А.Новиковской представляет собой законченное актуальное и профессионально выполненное исследование. Более того, появление такого рода исследований, вызывающих желание дискутировать, стоит только приветствовать.

Автореферат написан хорошим лаконичным ясным языком, в достаточной мере отражает содержание выполненного исследования. Работа прошла успешную апробацию на научных конференциях различного уровня. Выводы обоснованы оригинальным фактическим материалом большого объема. Актуальность, научная новизна и существенный вклад исследования в науку о поведении животных не вызывают сомнения.

По нашему мнению, диссертация «Индивидуальная изменчивость факультативных стереотипов охотничьего поведения у общественных видов грызунов», без сомнения, полностью соответствует требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям (пп. 9, 10, 11, 13 и 14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842), а ее автор – Новиковская Анна Алексеевна – заслуживает присуждения искомой ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология.

Борисова Наталья Геннадьевна

зав. лаб. экологии и систематики  
животных  
ФГБУН ИОЭБ СО РАН,  
кандидат биологических наук,  
e-mail: nboris@list.ru



Попов Сергей Владиленович  
вед. инж. лаб. экологии и  
систематики животных  
ФГБУН ИОЭБ СО РАН,  
Доктор биологических наук  
e-mail: zoosvp79@gmail.com



670047, Республика Бурятия, г.  
Улан-Удэ,  
ул. Сахьяновой, д. 6  
ФГБУН Институт общей и  
экспериментальной  
биологии СО РАН

тел.: 8(3012) 433247, 8(3012) 434211