

## ОТЗЫВ

на диссертацию КОРАБЛЕВА Николая Павловича на соискание ученой степени доктора биологических наук "Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов на примере европейского бобра, енотовидной собаки, американской норки»

Диссертационная работа Н.П.Кораблева состоит из введения, 4 глав, заключения выводов, списка литературы из 437 наименований и трех приложений. Диссертация изложена на 532 страницах компьютерного текста, включая приложения с 49 рисунками, 144 таблицы и 100 рисунков.

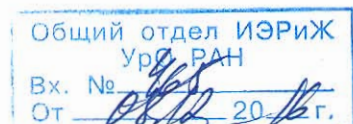
Исследования соискателя относятся к последнему тридцатилетию XX и начала XXI века, и охватывают значительную часть ареала бобра, енотовидной собаки и американской норки в Европейской части России.

Изучение последствий интродукции бобра, енотовидной собаки и американской норки в новые места обитания важны с позиции фенетических, морфологических и генетических перестроек микроэволюционного характера. Необходимо знать и влияние экзогенных и эндогенных факторов на популяции интродуцированных видов и уловить тенденции их изменения. В этой связи актуальность аналитических и поисковых исследований по биологии диких и domestцированных видов животных Н.П.Кораблева не вызывает сомнения.

Изучение тенденций изменчивости, являющихся феноменальным свойством живой природы, по общепринятым зоологическим, морфологическим, фенетическим и генетическим методикам позволило автору гармонично и преемственно использовать обширные литературные материалы по бобру, енотовидной собаке и американской норке, полученные его предшественниками. Помимо собственных и промысловых сборов по популяционным группировкам в Новосибирской, Псковской, Брянской и Тверской областях, соискатель проанализировал коллекционные материалы Центрально-Лесного, Воронежского, Мордовского, Окского заповедников, а также из Приморья, Белоруссии и Восточной Польши. С использованием от 60 до 107 неметрических признаков, краниометрии от 19 до 23 измерений было исследовано 944 черепа бобра из 11 популяций, 721 череп енотовидной собаки из 8 популяций и 548 черепов американской норки из 11 популяций за период с 1996 по 2016 год. Молекулярно-генетическое исследование было проведено на 48 образцах тканей европейской норки из 7 популяций и 30 образцов из 6 популяций енотовидной собаки, которые представлены на рисунках и в таблицах соответствующих глав.

В главе об истории и методике интродукционных работ по бобру, указано, что после катастрофического снижения поголовья бобра в России методом интродукции были восстановлены его ресурсы и исторический ареал (карты), в связи с чем соискатель изучал морфологические и фенетические тенденции изменчивости вида в широком географическом пространстве.

Предпосылкой для проведения исследования последствий интродукции енотовидной собаки и американской норки в новых местах обитания было



изучение их морфологического и генетического разнообразия в местах выпуска.

Анализируя практические шаги и основные этапы расселения бобров, исследуя эпигенетическую изменчивость соискатель установил, что «чистота» автохтонов была нарушена беспорядочным выпуском с последующей иммиграцией и внутриобластными расселениями белорусского и восточноевропейского подвидов. По результатам сравнительного анализа различных популяций сделано заключение, что на изменчивость фенетических признаков животных влияют микроклиматические факторы среды обитания. Наибольшие микроэволюционные преобразования отмечаются у реинтродуцированных бобров в сравнении с аборигенными популяциями.

Краниологический анализ популяций бобра показал, что скорость роста в большинстве автохтонных и реинтродуцированных популяциях достоверно не различается. В постнатальном онтогенезе не выявлено роста организованности морфосистемы черепа бобров во времени, а характеризует ее как динамическую и нелинейную. У реинтродуцированных восточноевропейских бобров сильнее сохранились черты автохтонных популяций, чем таковые у реинтродуцированных популяций белорусских бобров. Оценка факторов размерного полиморфизма указала на адаптивную и наследственную природу морфологической изменчивости черепа бобра в автохтонных и реинтродуцированных популяциях. Адаптивная изменчивость имеет меньшее значение, чем наследственно закрепленная, которые имеют длительную историю формирования.

Морфофизиологическое состояние популяций бобров по встречаемости травм, патологий и аномалий на черепе отмечено как у зверей с охраняемых, так общедоступных территорий, что свидетельствует о повсеместных нарушениях в онтогенезе животных, происшедших под воздействием генетических и внешних факторов: внутривидовые и межвидовые агонистические взаимоотношения, болезни и антропогенное влияние.

В главе о распространении и таксономии енотовидной собаки методом дисперсионного анализа 8 из 13 морфометрических признаков полового диморфизма установлено, что черепа самцов достоверно крупнее самок. У обоих полов выявилось достоверное влияние географического фактора на формирование размерного полиморфизма в популяциях, что позволяет распознавать животных из разных популяций.

Интродуцированные популяции в Европе отличаются от автохтонных некоторым увеличением размеров черепа, но за 70-летний период морфологическая изменчивость находится в пределах номинального (дальневосточного) подвида. В инвазионных популяциях также не установлено статистически значимого изменения функциональной асимметрии челюстного аппарата енотовидных собак. А изучение полиморфизма зубной системы показало хорошо выраженную межпопуляционную изменчивость, что скорее всего является следствием адаптивности поверхности зубного ряда к конкретной среде обитания.

Изучение в восьми изолированных популяциях эпигенетических признаков показало статистически значимые различия для 16 из 23 групп признаков не только сильно удаленных друг от друга популяций Польши и Приморья, но и близко дистанцированных Вологодских и Тверских, а также Хабаровских и Амурских. Эпигенетическая изменчивость обусловлена искусственным расселением, воздействием абиотических, биотических и других факторов внешней среды и имеет адаптивный характер к конкретным природно-климатическим условиям.

Анализ промысловых сборов 379 черепов шести выборок одинакового размера в 2002-2007 гг. в бассейне Верхней Волги показал, что высокая динамика фенофона свидетельствует о случайных флуктуациях, вызванных большой суммарной гибелью животных. То есть фенетический анализ частот неметрических вариаций и диагностирования краниометрических признаков является доступным методом выявления высокого уровня промысловой нагрузки на эксплуатируемую популяцию.

При исследовании митохондриальной ДНК популяции енотовидной собаки было выявлено 18 гаплотипов, из них 10 ранее были не описаны, а 8 – общих с гаплотипами животных разных частей ареала. Высокий полиморфизм животных связан с быстрым популяционным ростом в первое десятилетие интродукции зверей. Выявлена тенденция снижения генетического разнообразия в направлении с запада на восток.

При анализе морфофизиологического состояния популяций на 542 черепах в автохтонных популяциях не встречались черепа с патологиями развития, а в интродуцированных таковые встречались. Одонтологические аномалии в зубной системе, верхней и нижней челюсти отмечены как на Дальнем Востоке, так и в Европе. Они обусловлены факторами генетической и негенетической природы. Травмированные черепа роstralной части черепа и нижней челюсти часто встречаются у самцов и самок всех популяций. Патологии черепов (крупные и мелкие) наиболее часто встречаются в Тверской и Вологодской областях. Наиболее ярко проявление индивидуальной изменчивости отмечено в Восточной Польше. Из болезней зафиксирован диффузный парадонтоз, остеомиелит, воспаление мышц головы, кожных покровов, десен, а также различные травматические повреждения черепа и зубов – последствия агрессивных внутри и межвидовых взаимоотношений. Объяснением индивидуальной изменчивости размеров и формы черепа может быть адаптация биомеханики челюстного аппарата к преобладающему виду корма.

В четвертой главе по таксономии и распространению американской норки с преднамеренной и непреднамеренной интродукцией наглядно (в виде карт и таблиц) автор показал районы естественного и искусственного ареала американской норки, места сбора материалов и промеров черепа. Из обширного ареала вида использованы материалы из восьми естественных популяций европейской части и одного зверохозяйства. Их анализ показал, что доместичированные норки имеют глубокие морфологические отличия от диких

норок, которые существенно трансгрессируют, тенденции их полиморфизма укладывается в рамки правила Бергмана и имеют адаптивный характер.

Методом непараметрического и многомерного шкалирования установлено, что половой диморфизм наиболее проявляется в одонтологических и челюстных признаках, а наименьшие - в размерах черепа, что является ведущим фактором морфологического разнообразия черепа норок.

Самые высокие индексы полового диморфизма оказались у domestцированных норок из зверохозяйства. Внутривидовой полиморфизм характеризует экологическую пластичность вида, наглядно представленном графическими рисунками.

Суммарная изменчивость размерных признаков черепа достоверно меняется в географическом пространстве, но у звероводческих норок их значительно меньше. Относительные размеры головного мозга меньше, чем у диких, что обусловлено резким упрощением среды обитания в клетке и снижением адаптивности зверьков.

Материалы соискателя укрепили выводы более ранних исследований по другим видам животных, что в асимметрия краниологических признаков черепа норок половые различия также отсутствуют. У диких и звероводческих норок эти различия в отростках черепа достоверны, а у диких и одичавших звероводческих зверьков – не достоверны

Исследование изменчивости относительных размеров головного мозга в диких и domestцированных популяциях норок показало, что относительный размер мозга у диких норок на 29% превышает таковые у domestцированных. При этом по размерам черепа самки превосходят самцов на 7,8% как у диких, так и domestцированных зверьков. То есть индекс цефализации можно использовать как надежный признак для распознавания диких и domestцированных американских норок.

Исследование фенетических признаков как маркеров неметрической изменчивости показало, что полиморфизм одонтологических и краниометрических признаков в различных географически удаленных популяциях широко варьирует, что обусловлено микроклиматическими факторами. Некоторые географически близкие популяции характеризуются высоким уровнем сходства, а некоторые дикие и domestцированные популяции образуют отдельные кластеры.

Неметрические вариации связаны с генетической изменчивостью и отражают эндогенные процессы, происходящие в популяциях. Увеличению уровня флуктуирующей асимметрии в исследованных популяциях важное значение приобретает гибридизация норок с domestцированными формами и конкурентные отношения в биоценозах.

Исследования митохондриальной ДНК дикой норки Тверской и Псковской областей и domestцированных зверьков выявило 13 гаплотипов. Из них 6 ранее не были описаны и их нет в базе данных Генбанка, а 7 – общие с гаплотипами американской норки в Польше. Изменчивость интродуцированных в Европе популяций американской норки обусловлены их

генетическим пулом. На генетическую изменчивость диких популяций влияние оказывают сбегавшие со звероферм зверьки.

В оригинальном разделе четвертой главы эпогенетической изменчивости норки методом суммарного ранжирования и статистического анализа выявлена значительная фенетическая разобщенность популяционных группировок.

Резюмируя проведенный соискателем сравнительный морфо-генетический анализ интродуцированных и аборигенных популяций трех видов млекопитающих установлено, что фактор расселения животных вызывает увеличение морфологического разнообразия во вновь образованных популяциях вселенцев. Характер изменчивости указывает на ее адаптивную природу, обусловленную абиотическими и биотическими факторами среды.

Молекулярно-генетическая изменчивость интродуцентов характеризуется относительно высоким полиморфизмом, что, видимо, способствует успешной акклиматизации.

Подводя итог можно сказать, что работа выполнена на обширном материале с широким охватом ареала видов. Анализ выполнен на репрезентативных выборках с применением современных методов исследований. Комплексный подход и широта анализа позволили автору раскрыть тему исследования глубоко и аргументировано. Значительная часть материала представлена в таблицах, итоговые результаты – в картографическом и графическом виде. Первичные материалы выведены в приложение. Структура и объем диссертации далеки от оптимальной, так как соискатель излишне широко обсуждал в тексте работы других авторов.

При статистической обработке, обобщении и анализе материалов исследований успешно использованы компьютерные программы. Рецензируемая работа является квалификационной, поэтому удивляет большое количество опечаток, орфографических ошибок и отсутствие единообразия оформления рукописи, многие из которых свойственны начинающим исследователям: при первом упоминании в тексте нужно указывать латинское название вида (подвида) животного и растения. Форма ссылок в тексте на авторов использованной литературы разнородная и многие из них отсутствуют в списке литературы. Во многих таблицах (№3,6,8,10,11,13 73,74, 76 и других) анализируемые параметры зашифрованы условными обозначениями, поэтому не всегда удастся установить название истинных промеров.

По тексту встречаются повторы из главы "Материал и методика", либо повторы текста по 2 страницы (стр.333-334, 363-364 и др.).

К недостаткам работы можно отнести и неудачные выражения: «ареал обитания» - это масло масляное; «обоеполюй организм»(с.191). Экологическая ниша – это видовой признак, не половой. Что автор понимает по терминами: «экологическая емкость», «естественная емкость», «емкость экологической ниши» и каковы количественные параметры емкости? На стр.111 названы возрастные группы бобра, а по какой методике он определял возраст бобров и енотовидных собак (в приложении на рис. В 44 в одновозрастной группе показаны черепа разновозрастных енотовидных собак)? На рис.39 показан ареал енотовидной собаки, но на территории Росси он не соответствует

