

Отзыв

официального оппонента на диссертацию Николая Павловича Кораблёва «Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов на примере евроазиатского бобра, енотовидной собаки и американской норки», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология

Осуществленный в XX веке беспрецедентный проект акклиматизации более 40 видов млекопитающих оставил в российской науке глубокий след. Он стимулировал изучение биологии видов, знания о которых были крайне скудными, дал пищу дискуссии по фундаментальным проблемам общей экологии, обеспечил многолетние работы по изучению эффектов акклиматизации, о чем свидетельствует множество статей и монографий. Представленная Н.П.Кораблёвым диссертация – это попытка оценить эволюционный аспект акклиматизации с перспективой использования результатов в стратегиях сохранения биоразнообразия, поскольку происходящая в настоящее время инвазия видов представляется серьезной угрозой его структуре. В этой ситуации требуется понимание фундаментальных процессов, которые могут приводить к преобразованию видов и популяций, обогащению или сокращению равноуровневого биоразнообразия в условиях колоссальной трансформации природной среды. Одним из подходов, позволяющих проследить происходящие в биосистемах изменения, является изучение их изменчивости. Как отмечал Дж. Г. Симпсон (1948), изменчивость является первичным фактором, влияющим на темпы и характер эволюции. Нельзя не вспомнить и утверждение А.В.Яблокова о том, «что популяционная изменчивость должна рассматриваться как самостоятельный эволюционный фактор, тесно связанный с действием естественного отбора» (1966, с.265).

С этих позиций актуальность работы Н. П.Кораблёва, основывающейся на изучении морфологической и эпигенетической изменчивости популяций, не вызывает сомнений. Она развивает современное направление зоологии, связанное с изучением различных аспектов популяционного полиморфизма, его пространственно-временной динамики, в данном случае – на примере видов, популяции которых формировались из разных источников, испытывали различное влияние среды, подвергались различным давлениям отбора и антропогенного пресса.



Заслуживает одобрения выбор объектов исследований – трех видов млекопитающих, один из которых – евроазиатский бобр – относится к категории реакклиматизантов, а енотовидная собака и американская норка – к числу новых видов практически на всей территории России. Виды в экосистемах занимают разные экологические ниши, широко представлены в разных регионах, их экология и морфология хорошо изучены. Немаловажно, что в большинстве случаев имелась возможность проследить историю формирования популяций изучаемых видов.

Работа традиционно включает разделы, отражающие её общую характеристику, основное содержание, заключение и выводы. Автором сформулированы цель исследования, его задачи, предмет и объекты, выносимые на защиту положения, научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы, личный вклад соискателя, степень достоверности и апробация результатов. Отметим, что заявленная цель работы несколько сужает обозначенную в названии тему.

В первой главе автор обосновывает подходы и методы, особо отмечая, что выявление факторов и условий формирования фенотипической и генотипической изменчивости в популяциях требует использования современных методов статистического анализа параллельно с четкой регистрацией изучаемых факторов. В главе изложены пути получения сведений по истории популяций рассматриваемых видов, источники сведений по макроклиматическим данным, описаны методы оценки морфологического разнообразия животных. Последние сведены в три группы, включающие краниоскопические, краниометрические и молекулярно-генетические методы. Каждый из них включает целый ряд показателей, основанных на анализе множества признаков. Следует отметить, что при участии автора разработаны каталоги вариаций неметрических признаков евроазиатского бобра и морфологических типов строения зубов – для хищных, успешно используемые зоологами в своих исследованиях. В работе широко представлены методы статистической обработки, комбинации методов в соответствии с задачами, характером материалов и пр. Детальные описания методов и особенности их применения даны в главах, где излагаются конкретные материалы.

В основу работы положены материалы, собранные при непосредственном участии автора и составившие коллекцию из 2213 черепов трех видов млекопитающих из 30 популяций и популяционных групп. В работу также вошли материалы по изучению истории популяций, их экологическому

состоянию. Молекулярно-генетические исследования выполнены с использованием 78 образцов тканей 13 популяций двух видов (енотовидной собаки и американской норки). Таким образом, объем материала, использованные методы его изучения и обработки результатов современны и адекватны поставленным задачам. Завершается глава анализом состояния изученности морфологического и фенотипического полиморфизма изучаемых видов как фундаментальных предпосылок к проведению исследований.

Три следующие главы посвящены изложению материалов и полученных результатов по изучению полиморфизма автохтонных и акклиматизированных / реакклиматизированных популяций евроазиатского бобра, енотовидной собаки и американской норки. Название всех глав – «... Современная таксономия и распространение...» вряд ли можно признать удачным, поскольку их материалы практически не касаются проблем таксономии.

В каждой из глав приводится современное систематическое положение вида, рассматривается его распространение в прошлом и в настоящее время, некоторые данные по численности, система мероприятий, благодаря которой вид претерпевал изменения, отразившиеся в его структуре, особенностях популяционного полиморфизма и т.д. Основная часть этих глав посвящена изложению материалов по эпигенетической и морфологической изменчивости популяций, поиску причин изменчивости, её зависимости от пола и возраста, изучению асимметрии черепов животных и других характеристик, в той или иной мере изученных для разных видов.

Материалы по евроазиатскому бобру позволили детально изучить характеристики популяций, пространственное положение которых охватывает значительную часть евроазиатского ареала, а, стало быть, и макроклиматических условий. Автор приводит эколого-демографические очерки исследуемых популяций с изложением их происхождения, численности с графиками ее динамики, на которых, что очень уместно, обозначены периоды сбора материалов. На примере популяции бобров Центрально-Лесного заповедника с помощью дискриминантного анализа предпринята попытка выявления связи двух состояний численности с климатическими переменными. К сожалению, на фоне более или менее подробного описания отдельных популяций в этом разделе отсутствует обобщение, дающее представление о современной популяционной структуре евроазиатского бобра и сравнительной характеристике популяций.

В целом показано, что восстановленные (или вновь созданные) популяции ведут свое происхождение от двух подвидов: *Castor fiber orientoeuropaeus* (бобр восточноевропейский) и *Castor fiber belorussicus* (бобр белорусский). На основе изучения эпигенетической изменчивости в разных популяциях автор приходит к заключению о более активных микроэволюционных преобразованиях в популяциях смешанного происхождения, отмечает различную степень изменчивости в разных линиях популяций.

Анализ филогенетических отношений различных популяций бобра, проведенный по комплексу эпигенетических признаков, выявил наличие трех кластеров, которые сгруппировались в соответствии с происхождением популяций. Аналогичные результаты получены и при оценке положения отдельных выборок в осях факторного анализа.

Оценка уровня флуктуирующей асимметрии как одного из хороших показателей состояния популяций, позволила прийти к заключению, что реинтродуцированные популяции бобра во многих случаях достоверно отличаются как между собой, так и от автохтонных популяций, что в каждом конкретном случае может определяться комплексом факторов как генетической, так и экзогенной природы.

При изучении краниометрических характеристик популяций бобра Н.П.Кораблёвым рассматривается большой спектр показателей с использованием разнообразных подходов и методик, на основе чего выявлено отсутствие полового диморфизма размерных характеристик, дана оценка онтогенетической внутривидовой аллометрии автохтонных и реинтродуцированных популяций. Отдельно рассматривается морфологическое разнообразие черепа животных в постнатальном онтогенезе, проводится сравнение размерных характеристик черепа современных бобров и их средневекового предка. На основании последнего автор приходит к выводу о подтверждении в данном случае правила Долло о необратимости эволюционного процесса, обращая внимание на высказывание R.Lewontin о том, что «новая популяция, занявшая место вымершей того же вида, не копирует ее генный комплекс, а развивается по своему пути». И далее высказывается предположение, что своеобразие транслоцированных популяций во многом определяется исходным генотипом основателей новой группы животных (с.126 диссертации). Не очень понятно в данном случае, как может быть скопирован генный комплекс вымершей популяции.

Заслуживает внимания довольно большой раздел диссертации, в котором представлен анализ факторов формирования паттернов размерного популяционного полиморфизма. На основе корректного анализа показано, что ведущую роль играет фактор происхождения популяции, т.е. ее наследственность, меньшее значение имеет географическая (адаптивная) компонента, причем, автором подчеркивается, что при условии «чистоты» происхождения реинтродуцированных популяций они не уклоняются от средней изменчивости автохтонных подвидовых форм.

Исследования по еотовидной собаке представляют не меньший интерес, учитывая, в том числе, и значительную инвазионную активность вида, расселяющегося в настоящее время на восток из сформировавшегося в результате акклиматизации европейского ареала. Материалы по еотовидной собаке, интродукция которой осуществлялась в разные годы и из разных источников, представлены в работе Н.П.Кораблёва выборками черепов из двух автохтонных и пяти акклиматизированных в Европе популяций. Основное внимание соискателем было сосредоточено на изучении краниометрической и одонтологической изменчивости, выявлении асимметрии размерных признаков черепа и зубной системы, а также полиморфизма контрольного региона митохондриальной ДНК одной из группировок еотовидной собаки в бассейне Верхней Волги.

Полученные результаты свидетельствуют о наличии морфологического своеобразия сформировавшихся популяций и нарастающей дивергенции автохтонных. Среди факторов, обеспечивших изменчивость краниометрических показателей, отмечена продуктивность экосистем и адаптационные возможности популяций к локальным условиям существования. В то же время подчеркивается, что размерная изменчивость не выходит за рамки номинального подвида – источника материала для интродукции, что, по всей вероятности, может означать большой запас его генетической изменчивости в соответствии с правилом соответствия условий среды генетической преопределенности организма (Реймерс, 1990). В рамках этой изменчивости происходит выраженная дифференциация популяций по неметрическим признакам, а также отмечается отсутствие инбридинга и инбредной депрессии. Результаты изучения молекулярно-генетической изменчивости также свидетельствуют о высоком уровне полиморфизма.

Изучение морфо-фенетических и молекулярно-генетических особенностей американской норки во многих пунктах современного ареала в

России не проводились. Соискателем изучены популяции вида, происходящие в результате преднамеренной и непреднамеренной интродукции, в пределах европейской части евроазиатского ареала. С использованием большого разнообразия методов статистического анализа удалось выявить значительные морфологические различия доместичированных и диких норок, масштабы полового диморфизма как одного из факторов экологической пластичности вида, различия в уровнях флуктуирующей асимметрии в популяциях различного происхождения. Отдельному изучению подвергся такой функционально важный показатель, как размер головного мозга. Разносторонний анализ индекса цефализации позволил установить существенные различия американской норки между дикими и доместичированными животными, причем исключительно сильно выражен фактор полового диморфизма данного показателя; с меньшей силой проявляется географическая изменчивость. Полученные данные автор считает возможным использовать для дифференциации диких норок и особей, происходящих со звероферм.

При оценке факторов эпигенетического полиморфизма выявлена неоднозначность географической изменчивости и ее связей с удаленностью популяций, отмечается высокий уровень полиморфизма в современных высокочисленных панмиксных популяциях. С помощью многомерного параметрического анализа подтверждены высокие отличия доместичированных норок от животных природных популяций. В природных популяциях даже на небольшом географическом пространстве существуют достаточно высокие различия, но в то же время проявляется сходство выборок из удаленных популяций. Наметрические вариации в большей мере связаны с генетическими факторами изменчивости и отражают эндогенные процессы, происходящие в новейшей истории популяций. Факторам внешней среды отводится второстепенная роль, хотя влияние географического положения популяций, без сомнения, можно рассматривать как воздействие констелляции факторов, характеризующих среду в географических координатах.

При изучении флуктуирующей асимметрии выделены 2 группы популяций американской норки, различающиеся уровнем этого показателя, при этом в число популяций с высокими показателями вошли выборки из различных частей Тверской области и зверохозяйства. Из возможных факторов дестабилизации онтогенеза автор называет гибридизацию диких и доместичированных форм, конкурентные взаимодействия близких видов, инфекционные заболевания.

Определенным вкладом в изучение популяций американской норки на европейской части России является оценка полиморфизма контрольного региона митохондриальной ДНК. В исследовании выявилось 13 гаплотипов, из которых 6 ранее не были известны, а 7 оказались общими с американской норкой из польских популяций. Высокие показатели нуклеотидного и гаплотипического разнообразия автор объясняет множественными интродукциями и быстрым ростом численности. Полученные данные позволяют предполагать большой эффективный размер популяции, населяющей Каспийско-Балтийский водораздел.

Заключение и выводы в целом отражают изложенные в работе положения, закономерности и наиболее важные результаты. Список цитируемой литературы включает 532 источника, из которых 234 – на иностранных языках. Работа включает 144 таблицы, иллюстрирована сотней рисунков. Необходимо отметить наличие приложений с фотографиями и описанием девиаций черепа в популяциях бобра и енотовидной собаки, что можно считать отдельным вкладом, подобным ранее созданным при участии соискателя каталогам вариаций неметрических признаков евроазиатского бобра и морфотипов зубов хищных.

Давая в целом высокую оценку диссертационному исследованию Н.П.Кораблёва, следует, кроме высказанных выше замечаний, отметить некоторые недочеты в анализе материалов, которые связаны с особенностью формирования выборок. Так, выборки енотовидной собаки различаются как периодом сбора, так и временным промежутком: в большинстве мест материал подобран не более чем за 7 лет, в то время как из Польши и Приморского края промежутки сбора составляют 47 и 22 года (стр.169 и 209). Современные выборки (2003-2010 г.г.) представлены лишь для северо-востока и юго-запада Тверской области, из остальных мест время сбора датируется 60-70-ми годами прошлого столетия. Возможно потому, что сравнивались разновременные (после выпуска животных) выборки, на филограмме (рис.56, стр. 223) енотовидные собаки из северной части Тверской области, где материал взят за 1947 – 1949 г.г., попадают в кластер с дальневосточными, а географически удаленные Польша и Приморье составляют единый кластер в силу того, что материалы собраны на значительном промежутке существования транслоцированных популяций. То есть, в данном случае автор пренебрегает временной изменчивостью, хотя это подход отмечается им особо (с.15). Время сбора материалов по норке также не указано, кроме краткой ссылки (с.333) на то, что черепа собраны в первой половине 1980-х годов.

Следует заметить также, что должного внимания в диссертации не уделяется тому обстоятельству, что материалы по бобру собраны на разных фазах популяционных циклов. Так, в Березинском заповеднике они собраны на фазе резкого спада, в Мордовском – на росте и спаде, в Псковской области – на длительном подъеме, в Воронежском и Окском заповедниках – в течение периодов, охватывающих весь популяционный цикл. К этому можно добавить, что для остальных 6 популяций эти сведения отсутствуют. Неоднозначность выборок может исказить или завуалировать обстоятельства, влияющие на характеристики популяций, в частности, приводимые автором аргументы по изменчивости длины черепа бобров и возможной связи этого параметра с напряженностью внутривидовой конкуренции (с. 144), можно оценить лишь на разных фазах популяционных циклов.

Не совсем понятно, за какие периоды взяты макроклиматические показатели, с которыми автор сопоставляет целый ряд популяционных характеристик. Это необходимо указывать, имея в виду различия показателей не только в географических масштабах, но и на конкретных временных отрезках, в течение которых животные испытывали влияние погодноклиматических условий.

Вызывает недоумение, почему автор считает возможной оценку морфофизиологического состояния популяций бобра и енотовидной собаки посредством изучения тератологической и травматической изменчивости черепа, которая зачастую имеет механическую, но отнюдь не физиологическую природу.

В работе есть ряд неприемлемых выражений, таких как «ареал обитания» (с. 166, 268, 269, 270 и др.); «наиболее оптимальный» (с.97), «комплиментарный» (с.130,147,161, 231, 362) и «комплементарный» (с.62,392 и др.), хотя эти два последних слова обозначают совершенно разные понятия, скорей всего, к зоологии отношения не имеющие.

Отмеченные недостатки не могут иметь большого значения при оценке столь масштабной работы. Всё изложенное выше дает основание считать, что представленная Н.П.Кораблёвым диссертация отличается актуальностью, высокой степенью новизны, оригинальностью подходов, обоснованностью и достоверностью полученных результатов, в основе которых лежат большие материалы, обработанные с применением значительного пакета статистических методов. Теоретическая значимость определена глубоким обобщением полученных фундаментальных результатов, расширяющим

комплекс знаний морфологии, молекулярно-генетической изменчивости и популяционной структуры изученных видов, их филогенетической истории, которая формировалась на фоне активного вмешательства человека. Результаты работы используются и могут быть использованы в региональных системах мониторинга биоразнообразия, в образовательных процессах учреждений биологического и экологического профилей.

Основные положения работы отражены в 98 публикациях, из которых 27 опубликованы в журналах, рекомендованных ВАК РФ, широко представлены на конференциях. Содержание автореферата отвечает содержанию диссертации. Тема диссертации полностью соответствует научной специальности 03.02.04 – Зоология.

Диссертация Н.П.Кораблёва «Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов на примере евроазиатского бобра, енотовидной собаки, американской норки» соответствует требованиям пункта 9 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. №842, предъявляемым к докторским диссертациям, является научно-квалификационной работой, в которой изложены новые научно обоснованные решения проблем эволюционных преобразований популяций в результате деятельности человека, что вносит существенный вклад в реализацию ряда положений Национальной стратегии сохранения биоразнообразия России. Считаю, что Николай Павлович Кораблёв заслуживает присуждения ему ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология.

Доктор биологических наук, профессор,
заведующий кафедрой зоологии позвоночных и экологии
Института биологии, экологии, почвоведения, сельского
и лесного хозяйства Национального исследовательского
Томского государственного университета

Н.С. Москвитина

Москвитина Нина Сергеевна



ПОДПИСЬ УДОСТОВЕРЯЮ
Ведущий документовед
управления делами
Н.Г. Михеева

634050 г.Томск, проспект Ленина, 36

Федеральное государственное автономное

образовательное учреждение высшего образования

«Национальный исследовательский Томский государственный университет»

(3822) 529-852, rector@tsu.ru, www.tsu.ru

Телефон кафедры: 8-3822-52 95 43, E-mail: mns_k@mail.ru

14.03.2017