

## ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

профессора, доктора биологических наук, профессора Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского» Аникина Василия Викторовича на кандидатскую диссертацию Копылова Максима Анатольевича  
**«ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ДНЕВНЫХ БАБОЧЕК (LEPIDOPTERA, RHOPALOCERA) НА НЕОДНОРОДНОСТЬ ФАКТОРОВ СРЕДЫ»**, представленную к защите в диссертационный совет Д 212.267.10 при федеральном государственным автономным образовательным учреждением высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 – Экология (биология)

Диссертация Копылова Максима Анатольевича представляет целенаправленное исследование по установлению специфики фенотипических реакций дневных бабочек на неоднородность условий обитания.

Тема диссертации очень **актуальна**, так как такая постановка вопроса заслуживает глубокого понимания и восприятия биологии, экологии, знания морфологических и фенетических характеристик популяций изучаемых таксонов дневных бабочек.

Работа имеет четкую логическую линию в изысканиях, которые напрямую связаны с недостаточностью и фрагментарностью современных данных по экологической пластичности чешуекрылых на действие внешних факторов среды на внутривидовом уровне. Поэтому выбранная тема диссертационной работы – актуальна и своевременна, а по своему объему обработанного материала и его анализу соответствует решению поставленной научной цели.

Было проведено широкомасштабное изучение особенностей морфологии дневных чешуекрылых из различных зоогеографических провинций Алтая и сопредельных регионов. Впервые проведен комплексный анализ изменчивости размеров и формы крыла модельных видов дневных чешуекрылых. Автором выявлены основные сезонные тенденции внутрипопуляционной морфологической изменчивости дневных бабочек и установлено совпадение трендов изменчивости континуальных и дискретных признаков у модельных видов, а также зафиксированы основные векторы фенотипических перестроек у видов относительно высотно-поясного и долготного градиентов.

Поставленная диссертантом цель исследования – установление специфики фенотипических реакций дневных бабочек на неоднородность условий обитания, выраженной в изменении размеров и формы структурных элементов крыла – была в полной мере достигнута автором благодаря решению хорошо скоординированных и четко поставленных задач исследовательской работы: изучены на популяционном уровне особенности сезонной изменчивости булавоусых чешуекрылых; оценена степень межгодовой изменчивости дневных бабочек; выявлен характер межпопуляционных отличий дневных чешуекрылых в гра-

диенте высотной поясности; рассмотрены особенности изменчивости дневных бабочек вдоль долготного градиента.

В ходе исследовательской работы Максимом Анатольевичем был проведен большой объем исследований при выполнении полевых работ, камеральной обработке и определении материала, оформлении коллекции и базы данных, анализе структуры сообществ, составлении аналитической и обобщающей частей диссертации. Так, автором с 2005 по 2015 г. был собран и обработан материал диссертационного исследования. Было учтено 5236 экземпляров 30 видов дневных чешуекрылых, из которых для дальнейшей исследовательской работы были использованы наиболее репрезентативные выборки по 9 видам, в сумме представленных 3169 экземплярами. Для относительного учета дневных бабочек Максим Анатольевич использовал широко применяемую методику известных энтомологов – А.П. Кузякина и Л.Н. Мазина (1984). Учет на трансектах проводился на основе методик В.В. Дубатолова и О.Э. Костерина (1999), а также по усовершенствованному варианту этого метода (Малков Ю., 1994; Малков Ю., Малков П., 1999; Малков П., 2005).

После подготовки материала (определенные модельные виды) к работе, крыло бабочки сканировали планшетным сканером и обрабатывали цифровое изображение с помощью программы tpsDig 2.12 (Rohlf, 2008) с последующей фиксацией геометрической морфометрии (Павлинов, 2001; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch, Swiderski, Sheets et al., 2004). Фенетический анализ изменчивости крылового рисунка дневных бабочек диссертант осуществлял по апробированной методике согласно работам Е.Ю. Захаровой (Захарова, 2008а, б; Захарова, Иванов, 2009) и О.И. Кулаковой (Кулакова, 2007, 2008).

Для статистической обработки диссертантом был использован метод главных компонент (Фишер, 1958; Pearson, 1901; Hotteling, 1933), где для каждой выборки по компонентам им рассчитывались средние, их ошибки, доверительные интервалы и достоверность отличий по t-критерию, а также в некоторых случаях расстояние Махаланобиса и коэффициент детерминации.

Таким образом, все используемые Копыловым М.А. в исследованиях методы общеприняты, апробированы и не вызывают сомнения. Полученные результаты проведенных исследований четко документированы в тексте диссертации достаточным количеством таблиц (22) и рисунков (42).

Все вышеизложенное позволяет считать методическое обеспечение данного исследования вполне достаточным, чтобы **достоверно** оценить полученные результаты, обосновать научные положения и выводы диссертации. Все представленные положения автором в полной мере доказаны в тексте самой диссертации и подтверждены соответствующими выводами.

**Научная новизна** диссертации заключается в установлении автором оригинальных данных по распространению и экологии дневных чешуекрылых в различных зоогеографических провинциях Алтая, а также из сопредельных регионов. Впервые проведен комплексный анализ изменчивости размеров и формы крыла модельных видов, выявлены половые особенности фенооблика имаго, установлены основные тенденции внутрипопуляционной морфологической изменчивости дневных бабочек в период их имагинальной активности. Для от-

дельных видов (*Coenonympha oedippus*, *C. pamphilus* и *Aphantopus hyperantus*) впервые обнаружено совпадение трендов изменчивости континуальных и дискретных признаков и доказано влияние температур в период развития гусениц и куколок на общие параметры крыла имаго. Впервые на межпопуляционном уровне автором выявлены основные векторы фенотипических перестроек дневных чешуекрылых вдоль высотно-поясного и долготного градиентов, которые главным образом определяются характером экологической пластичности видов.

**Теоретическая и практическая ценность работы** заключается в использовании полученных данных и результатов наблюдений по экологии, которые раскрывают нам спектр морфологических адаптаций дневных чешуекрылых умеренной зоны азиатской части России. Данные по диссертационной работе могут быть использованы при проведении мониторинговых исследований экосистем на основе методов биоиндикации, в тоже время материалы работы уже включены в учебный процесс студентов естественно-географического факультета Горно-Алтайского государственного университета (по дисциплинам «Теория систематики и методика полевых исследований» и «Биометрия»).

По результатам исследований были сделаны доклады на 11 конференциях регионального, всероссийского и международного уровнях: на студенческих научно-практических конференциях ГАГУ 19-24 апреля в 2006-2010 гг.; «Студент и научно-технический прогресс» (г. Новосибирск); «Биоразнообразие, проблемы Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее»; «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (г. Абакан); «Актуальные вопросы современной науки» (г. Санкт-Петербург) и др. Участие в конференциях и выступлениях с результатами диссертационной работы подтверждает, что апробация основных результатов исследований Копылова М.А. была в полной мере реализована.

Диссертация Максима Анатольевича написана по традиционному плану и структурно состоит из введения, 5 глав, заключения, списка литературы. Содержание работы изложено на 141 странице, включая 42 рисунка и 22 таблицы по тексту. Список цитированной литературы включает 158 источников, из них 105 на русском языке и 53 на иностранных языках. По теме диссертации опубликовано 17 печатных работ, 4 из которых в изданиях Перечня ВАК РФ.

Кратко остановимся на содержании глав диссертационной работы.

Во **Введении** (на 5 стр.) обосновываются актуальность исследований, научная новизна, теоретическая и практическая значимость, основные положения, выносимые на защиту, апробация работы, объем и структура диссертации. Цель сформулирована четко и ясно. Задачи соответствуют поставленным целям. В целом – эта вводная часть диссертации представляет собой повторение одноименных блоков автореферата.

**Глава 1** (на 17 стр.) включает в себя материал и методы исследований используемых диссертантом в своей работе. Представлен район работ и объем фактических данных, включающий методы первичной обработки материала, промеров структурных элементов крыла, изучения фенетических признаков, количественного учета популяций дневных бабочек, статистической обработки.

**Глава 2** (на 24 стр.) посвящена особенностям распространения, биологии и систематики модельных видов дневных бабочек (*Aporia crataegi*, *Pontia daplidice*, *Colias hyale*, *Aphantopus hyperantus*, *Hyponerphele lycaon*, *Minois dryas*, *Melanargia russiae*, *Coenonympha pamphilus*, *Coenonympha oedippus*). Используя собственные данные и сведения из научных публикаций по распространению модельных видов в Восточной Палеарктике и их условиям обитания в различных ландшафтах региона исследований, автор составил карты обитания видов по их средней плотности популяций. Следует отметить доскональность приведенных источников по нахождению видов на всей территории ареала в пределах заявленной области исследований.

**Глава 3** (на 33 стр.) является классической в свете представлений основных разделов диссертаций, отражающих смысл названия самой работы и цель авторских исследований. Она посвящена установлению сезонной изменчивости фенотипа дневных бабочек, изменчивости размеров и формы крыла, числа и размеров глазчатых пятен у группы модельных видов – *Aphantopus hyperantus*, *Coenonympha pamphilus*, *Coenonympha oedippus*. Резюмирующая часть главы констатирует наличие основных особенностей сезонной изменчивости у структурных элементов крыла. Необходимо сказать, что Максим Анатольевич представил в главе собственный материал и его результаты, отталкиваясь от уже имеющихся сведений в этой области, о чем свидетельствует анализ публикаций (в первом разделе главы) ведущих специалистов лепидоптерологов в этой области.

Основные результаты в главе соотносимы с положением работы № 2 и свидетельствуют в том, что есть совпадение фенетических изменений бабочек с результатами анализа линейных размеров структурных элементов крыла у модельных видов (есть совпадения трендов континуальных и дискретных признаков), для видов характерно уменьшение относительных размеров глазков к завершению лёта бабочек. Отмечается также, что большие размеры тела у дневных бабочек создают некоторые селективные преимущества не только для самок, но и для самцов.

Каждый раздел главы имеет текстовое подтверждение в виде представленных табличных результатов и графических изображений на рисунках, а также свое итоговое заключение.

**Глава 4** (на 12 стр.) вторая из центральных глав диссертации, также отражающая смысл названия самой работы и цель авторских исследований. Она содержит в себе сведения о межгодовой изменчивости фенотипа дневных бабочек, изменчивости размеров и формы крыла и является логическим продолжением предыдущей главы. Основные результаты в главе соотносимы с положениями работы № 1 и №2. Так, у бархатницы *Hyponerphele lycaon*, в отличие от других модельных видов *Aporia crataegi*, *Colias hyale*, *Pontia daplidice*, отчетливо проявляется половой диморфизм по пропорциям крыла, но при этом отсутствуют направленные межгодовые различия в линейных размерах бабочек. У двух других видов белянок – *Colias hyale* и *Pontia daplidice*, существенных изменений в годы взятия выборок не наблюдалось.

Каждый раздел главы имеет текстовое подтверждение в виде представленных табличных результатов и графических изображений на рисунках, а также свое итоговое заключение.

**Глава 5** (на 26 стр.) на взгляд оппонента – важный этап в работе диссертанта, который в полной мере подтверждает положение №3. Она посвящена раскрытию вопроса о межпопуляционной изменчивости фенотипа дневных бабочек: рассмотрена изменчивость размеров и формы крыла в градиенте высотной поясности; основные особенности изменчивости структурных элементов крыла в градиенте высотной поясности; изменчивость размеров и формы крыла в долготном градиенте; основные особенности изменчивости структурных элементов крыла в долготном градиенте и географической изменчивости структурных элементов крыла.

Проведенный анализ показал, что у эвритопных мигрирующих белянок (*Aporia crataegi*, *Pontia daplidice*, *Colias hyale*) ландшафтная неоднородность Алтая не ограничивает область распространения имаго и виды меняют в отдельных случаях высотный пояс местообитаний. При этом сохраняется слабая фенотипическая дифференциация популяций, что подтверждается однородностью формы крыла вдоль градиента высот. Есть и другой вариант изменчивости, который представляет диссертант на основе полученных авторских результатов. Он свойствен стенотопным и оседлым лугово-степным видам (*Hyponephele lycaon*, *Aphantopus hyperantus*, *Minois dryas*), которые при сохранении общих размеров однонаправленно реагируют изменением формы структурных элементов крыла в ответ на наличие неоднородности факторов среды вдоль высотно-поясного градиента. Для этих видов (неспособных к длительным перелетам) прослеживается направленное смещение от узкокрылого экотипа, свойственного предгорьям и низкогорьям, к ширококрылому – в средне- и высокогорьях, что объясняется действием экологических барьеров.

Каждый раздел в главе имеет текстовое подтверждение в виде представленных табличных результатов и графических изображений на рисунках, а также свое итоговое заключение.

Завершает работу **Заключение** из 6 выводов.

К большому удовлетворению оппонента работа, в плане оформления не имеет опечаток, ошибок, огрехов и методологических ошибок. Следует отметить, что само содержание диссертации, текст работы и ее изложение представлены в лучших традициях русской научной школы, но тем ни менее, у оппонента есть ряд вопросов и замечаний:

1. В тексте диссертации есть неточность при использовании терминологии: так, в случае использования термина «равнина». На рисунке 2 (стр. 15) в подрисуночной подписи указываются «точки сборов на равнине», где отмечается, в частности, и Минусинская котловина, которая имеет равнинную часть только в левобережной ее части (в долинной части р. Абакан), большая часть всей котловины – это мелкосопочник.
2. К научным замечаниям по тексту диссертации. В главе 1 «Район исследований, материал и методы исследований» автором не был указан алгоритм выбора для исследований состав видов для модельных групп, кото-

рые были приведены в главах №№ 3-5. Состав по 9 модельным видам этих групп неоднороден (от 4-х до 6-и).

3. В главе 3 на рисунках (рис. 15, стр. 53; рис. 17, стр. 67; рис. 19, стр. 60, рис. 22, стр. 65) по динамике соотношения полов и деление их на группы видов – ранние, средние и поздние – условно. Необходимо было провести статистический анализ ( $\chi^2$  – хи-квадрат), и тогда разнесение на группы, как разбиения области определения случайной величины на интервалы, можно было бы максимизировать «мощностью критерия» и избежать условности разделения.
4. При анализе полученных результатов главных компонентов (текст от рис. 16 до таблицы 3, стр. 55; от рис. 18 до таблицы 4, стр. 59 и далее по каждому виду) можно было приводить график «осыпи», чтобы визуализировать объясняемую в модели дисперсию, и по углу наклона – говорить о качестве модели в целом (для вида).
5. На стр. 73 (1 абзац) автор утверждает, что «Статистически достоверные данные прослеживаются...». В случае обнаружения достоверных отличий рекомендуется использовать дискриминантный анализ и рассчитывать уравнение дискриминирующее группы.
6. Оппонент обращает внимание диссертанта на вынесенное на защиту положение №1 (стр. 8), его первую часть – «У ранних по срокам появления дневных бабочек общие размеры зависят от весенних температур в период **развития гусениц**. ...». В тексте самой диссертации и в Выводах работы оппоненту не удалось найти прямой привязки полученных результатов к этой части положения, кроме рассуждений диссертанта в главе 4 (раздел 4.3, стр. 95, 2 абзац): «Можно привести несколько логических объяснений. ...». Вынесенная авторская идея в Положение работы требует фактического подтверждения, т.е. наличия доказуемости этого положения., что именно гусеницы «принимают» на себя воздействия различных факторов среды.
7. В выводе №5(стр. 123) следовало указать значения «наибольшей межгодовой изменчивости размеров и формы крыла».

Необходимо отметить, что все эти замечания по диссертации носят характер рекомендаций или обсуждений научных результатов и не снижают общего положительного впечатления от данной работы.

Других замечаний и вопросов у оппонента нет, что демонстрирует высокую научно-методическую квалификацию выполненной диссертации и научное образование самого автора.

**Заключение.** Автореферат и 17 публикаций (из них 4 в изданиях рекомендованных ВАК), посвященные факториальной экологии и специфике фенотипических реакций дневных бабочек на неоднородность условий обитания, полностью отражают содержание диссертации. Констатирую, что работа «Фенотипические реакции популяций дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) на неоднородность факторов среды» выполнена на хорошем научном и методическом уровнях, отвечает паспорту специальности 03.02.08 – Экология (биологи-

ческие науки) и соответствует пунктам № 9-11, 13, 14 «Положения о присуждении ученых степеней» ВАК РФ. На основании изложенного считаю, что соискатель – Копылов Максим Анатольевич успешно представил законченное научное исследование, имеющее значительный элемент новизны и безусловно заслуживает присуждения степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 – Экология (биология).

19.12.2016

Официальный оппонент – Аникин Василий Викторович  
доктор биологических наук (03.02.08 – Экология),  
профессор, профессор кафедры морфологии  
и экологии животных Федерального государственного  
бюджетного образовательного учреждения высшего  
образования «Саратовский  
национальный исследовательский государственный  
университет имени Н.Г. Чернышевского».

Адрес места работы:

Россия, г.Саратов, 410012, ул. Астраханская 83, корп. 5  
Биологический факультет / Тел. + 7(8452)261696

rector@sgu.ru

**Аникин В. В.**

