

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертационную работу

Копылова Максима Анатольевича

«Фенотипические реакции популяций дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) на неоднородность факторов среды», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 – Экология (биология)

Диссертационная работа М.А. Копылова посвящена изучению закономерностей морфологической изменчивости крыльев насекомых (на примере дневных чешуекрылых), обитающих в различных природно-климатических условиях. **Актуальность** данного исследования **несомненна**, поскольку оно направлено на решение одной из важнейших задач эволюционной экологии – выяснению механизмов адаптаций широко распространенных видов к обитанию в контрастной среде и формированию устойчивости биологических систем.

Полученные в работе результаты и выводы отличаются **научной новизной**. На обширном энтомологическом материале из различных зоогеографических провинций Алтая впервые проанализированы различные аспекты (географический, хронографический, половой) изменчивости 9 видов дневных чешуекрылых семейств Pieridae и Satyridae. На примере сатирид *Coenonympha oedippus*, *C. pamphilus* и *Aphantopus hyperantus* впервые обнаружено совпадение трендов изменчивости метрических признаков крыла и дискретных элементов крылового рисунка в течение лета генерации. С учетом экологических особенностей видов проанализированы тренды географической изменчивости вдоль высотно-поясного и долготного градиентов.

Теоретическая и практическая ценность. Результаты исследования расширяют представления о морфологических адаптациях дневных чешуекрылых умеренной зоны Евразии. Полученные результаты могут быть использованы при проведении мониторинговых исследований экосистем на основе методов биоиндикации. Материалы работы включены в учебный процесс студентов естественно-географического факультета Горно-Алтайского государственного университета (ГАГУ) по дисциплинам «Теория систематики и методика полевых исследований» и «Биометрия».

Степень обоснованности и достоверности научных положений и выводов, сформулированных в диссертации, базируется на достаточном объеме проанализированного материала, собранном в широком спектре природно-климатических условий – от равнин до высокогорий Алтая. Методологические подходы адекватны поставленным в работе задачам. Для подтверждения предлагаемых автором положений использованы современные методы

камеральной и статистической обработки. Полученные результаты соответствуют поставленной цели и задачам.

Следует отметить значительный **личный вклад автора**, которым проведены количественные учеты дневных чешуекрылых в Предалтайской физико-географической провинции (май–август 2009 г.), осуществлен сбор серий булавоусых чешуекрылых в различных провинциях Российского Алтая в 2005–2010 гг., полностью самостоятельно выполнена камеральная и статистическая обработка полученного материала, получены результаты о характере изменчивости исследованной группы насекомых. При заимствовании данных и информации из Банка данных ИСиЭЖ СО РАН или литературных источников имеются корректные ссылки.

Работа прошла соответствующую апробацию на международных конференциях, школах-конференциях, студенческих научно-практических конференциях и семинарах.

По теме диссертации опубликовано 17 работ, в том числе 14 статей (из них 4 в журналах списка ВАК) и 3 тезисов. Содержание диссертации соответствует содержанию опубликованных работ. Только одна из статей (Стрельцова, Оплеухин, Окашева, Копылов, 2014) не связана с темой диссертации и носит больше методический характер.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы, изложена на 141 странице. Список литературы содержит 158 наименований, из них 53 на иностранных языках. Текст иллюстрирован 42 рисунками и 22 таблицами.

Содержание автореферата соответствует содержанию диссертации.

Диссертация не имеет отдельной главы «Обзор литературы», вместо этого каждая из содержательных глав начинается с раздела «Состояние изученности», где отражено современное состояние и методологические подходы, касаемые рассматриваемых вопросов. Практически все полученные результаты диссертации сформулированы в виде выводов или защищаемых положений. Исключение составляют результаты, описанные в главе 2. Непонятно, почему интересный и важный для понимания экологии модельных видов раздел работы, посвященный анализу распространения дневных чешуекрылых на территории Алтая, не отражен в выводах.

Глава 1. Район работ, материалы и методы

Материал диссертационной работы представляет собой, во-первых, данные учета дневных чешуекрылых, выполненные как самим диссертантом, так и заимствованные из литературных источников и Банка данных лаборатории зоомониторинга ИСиЭЖ СО РАН и, во-вторых, выборки из природных популяций. Следует отметить достаточный объем фактического материала, проанализированного диссертантом (3838 экземпляров 9 видов

булавоусых чешуекрылых) из 20 разно удаленных географических точек Урала, Алтая, Сибири и Забайкалья. Используемые для анализа изменчивости методологические подходы и методы камеральной обработки материала адекватны поставленным в работе задачам и вполне корректны.

В разделе 1.1. «ключевые участки» сбора материала как в таблице 1, так и в поясняющем ее тексте расположены в алфавитном порядке. Логичнее было бы расположить их с запада на восток и указать географические координаты изученных локалитетов непосредственно в таблице, поскольку территория сбора материала достаточно обширна и охватывает пространство от 59° в.д. (Республика Башкортостан) до 108° в.д. (Республика Бурятия). Хотя автор приводит информацию о расположении всех точек сбора материала в различных высотных поясах от предгорий до высокогорий, к сожалению, не везде указаны абсолютные высоты над уровнем моря.

Автор рассматривает изменчивость двух комплексов морфологических признаков. (1) размеры и пропорции переднего и заднего крыльев модельных видов, (2) число и размер глазчатых пятен крылового рисунка. Для описания и выявления различий между сравниваемыми группами (выборки из разных географических точек, за разные годы и т.д.) применены методы традиционной морфометрии с дальнейшей обработкой результатов многомерными статистическими методами (главных компонент и дискриминантного анализа). В разделе 1.2.1. диссертант указывает, что использовал два разных способа измерения: с помощью окуляр-микрометра на бинокулярном микроскопе и с помощью программы tpsDig по оцифрованным изображениям крыльев. «Проведенный для методологических целей дисперсионный анализ не выявил различий между двумя способами измерения» (С. 20). Статистические результаты сравнений одних и тех же крыльев, измеренных двумя разными способами, следовало бы вынести в приложение. В качестве пожелания автору при продолжении его исследований в области популяционной экологии хотелось бы видеть применение современных методов геометрической морфометрии для анализа изменчивости формы крыльев в чистом виде, без учета размерной компоненты.

Глава 2. Особенности распространения, биологии и систематики модельных видов дневных бабочек

На основе анализа литературных данных автор рассматривает географическое распространение и биологические особенности девяти модельных видов дневных чешуекрылых, а также обсуждает некоторые вопросы их систематики. Собственным результатом диссертанта являются подробные карты неоднородности распределения изучаемых видов на территории Алтая. Полученные карты наглядно иллюстрируют не

только распространение того или иного вида, но и содержат информацию об относительной плотности популяций.

В качестве замечания к данной главе хотелось бы обратить внимание на весьма дискуссионный вопрос относительно миграционных способностей рассматриваемых видов чешуекрылых. Например, автор пишет: «Таким образом, *Aporia crataegi* представляет собой широко распространенный мигрирующий вид» (С. 30). Однако непосредственно из полученных ранее результатов это заключение не следует, поскольку специальные учеты по мечению и вторичным отловам не проводились и степень расселения и миграций не изучались. Если факт того, что боярышница является видом, для которого свойственны миграции на дальние расстояния является в литературе общепринятым (Baguette et al., 2000), то отнесение к «оседлым видам» *Melanargia russiae* (С. 45) и *Aphantopus hyperantus* (С. 36) представляется несколько спорным. Способность *M. russiae* мигрировать на значительные расстояния подтверждается ее находками в таежной зоне, несмотря на то, что ареал вида приурочен к степной и лесостепной природным зонам (Горбач, 2014; Татаринов, 2012). Как было показано В.В. Горбачом (2012, 2014) для *A. hyperantus* пространственная конфигурация популяций и поведение бабочек определяются, прежде всего, структурой ландшафта. В слабо фрагментированной среде, где особи вида могут легко найти необходимые ресурсы, они свободно перемещаются, не задерживаясь долго на одном участке. Однако, если для существования вида на той или иной территории пригодны лишь немногие местообитания, особи вынуждены оставаться здесь, поскольку во фрагментированной среде риск гибели при расселении неизбежно возрастает.

Глава 3. Сезонная изменчивость фенотипа дневных бабочек

Глава 3 диссертационной работы посвящена анализу различных аспектов морфологической изменчивости имаго 6 модельных видов бархатниц в ходе лета их генераций на примере популяций из окрестностей села Быстрый Исток (2009 г.). При изучении каждого вида диссертант использовал один и тот же подход. Им была изучена динамика соотношения полов для каждой из анализируемых популяций. На основе полученных данных, выборки каждого пола были разделены на имаго, вылетающих в начале сезона («ранние»), в середине («средние») и в конце («поздние»). Поскольку для бархатниц характерна протандрия, такое разделение суммарной выборки вполне логично и отражает фенологические и экологические особенности вылета имаго.

В целом рассматриваемые в данной главе проблемы представляют значительный теоретический интерес. Изучение различий не только между генерациями поливольтинных видов, но и у имаго моновольтинных видов, вылетающих в разное время в течение лета одной генерации, позволяет описать фенотипическую пластичность и выявить механизмы

адаптаций насекомых к существованию в условиях ограниченного по времени теплого сезона умеренных широт в контексте теории жизненных циклов (Stearns, 1999). Диссертант рассматривает сезонную изменчивость размеров и пропорций переднего и заднего крыльев, а также изменчивость соотношения фенетических комбинаций глазчатых пятен у 5 моновольтинных видов бархатниц (*A. hyperantus*, *C. oedippus*, *H. lycaon*, *M. dryas*, *M. russiae*) и одного бивольтинного (*C. pamphilus*). Автором показано, что, как правило, первыми вылетают имаго, имеющие большие размеры крыльев и диаметры глазчатых пятен крылового рисунка. Данная тенденция оказалась справедлива как для изученных моновольтинных, так и бивольтинного вида бархатниц.

Помимо сезонных аспектов изменчивости морфологических признаков в главе 3 обсуждаются половые различия. Обнаружены особенности проявления фенотипов глазчатых пятен крылового рисунка, описаны фенетические комбинации, характерные как для самцов, самок, так и для обоих полов. Показано, что у всех изученных видов бархатниц самки существенно крупнее самцов. Таковой половой диморфизм действительно свойственен многим чешуекрылым разных семейств, но распространять данное наблюдение на всех пойкилотермных животных, как делает диссертант (С. 81) неверно. Тем более, что в цитируемой им работе по этому вопросу (Blanckenhorn, Dixon, Fairbairn et al., 2007) авторы дискутируют по поводу размерного полового диморфизма (SSD), обусловленного разной продолжительностью развития и обсуждают правило Ренча на примере членистоногих.

Остается непонятным, почему рассмотрение аспектов сезонной изменчивости ограничено видами семейства Satyridae и не проанализированы виды белянок.

Глава 4. Межгодовая изменчивость фенотипа дневных бабочек

В 4 главе проведено исследование хронографического аспекта популяционной изменчивости трех видов белянок (*A. crataegi*, *P. daplidice*, *C. hyale*) и бархатницы (*H. lycaon*), отловленных в одном из местообитаний (окрестности села Быстрый Исток) в период с 2005 по 2010 г.

Хорошо известно, что один из модельных видов (*A. crataegi*) является филофагом-вредителем плодовых деревьев, для которого характерен эруптивный тип динамики численности. Как показано в диссертационной работе, 2006 г. на Алтае был последним годом вспышки массового размножения, после чего наступила фаза кризиса. Резкое снижение обилия боярышницы диссертант связывает с условиями развития гусениц старших возрастов холодной весной 2007 г. Безусловно, температурные отклонения от средних климатических норм как при прохождении диапаузы, так и при подготовке к ней, и после нее, могут оказывать регулирующее влияние на начало или окончание той или иной фазы градиционного цикла вредителя. Тем не менее огромное количество исследований факторов

и механизмов, влияющих на развитие насекомых и их популяционную динамику позволило сформулировать различные теории динамики численности насекомых: паразитарную, климатическую, трофическую, синтетическую и феноменологическую (Воронцов, 1975; Мартемьянов, Бахвалов, 2007; Рафес, 1964; Руднев, 1962; Чернышев, 1996). Поскольку самим диссертантом преимагинальные стадии боярышницы не изучались (это не входило в задачи данной работы), о решающем значении весенних температур можно только предполагать. Проверить эту гипотезу можно пожелать автору в дальнейшем.

В разделе 4.3. главы 4 автор делает следующее обобщение (С. 95). «Проведенный анализ выявил у трех модельных видов (*Aporia crataegi*, *Colias hyale*, *Pontia daplidice*) зависимость абсолютных размеров крыла имаго от погодных условий в период развития гусениц. В годы с холодной весной выживают достаточно крупные по размеру особи. При высоких весенних температурах развиваются в среднем более мелкие бабочки». Действительно, для *A. crataegi* и *C. hyale* возможно влияние весенних погодных условий на скорость роста и накопление массы гусеницами, что приводит, как следствие, к межгодовым различиям размеров имаго. Однако, для *P. daplidice* характерна зимовка на стадии куколки (Коршунов, 2002; Львовский, Моргун, 2007; Чешуекрылые Бурятии, 2007 и т.д.), т.е. фаза гусеницы приходится на конец лета – начало осени, и здесь необходимо учитывать не весенние, а осенние погодные условия предыдущего года.

Несмотря на некоторые спорные моменты возможной интерпретации полученных результатов, сами обнаруженные тенденции и описанный диссертантом характер межгодовой изменчивости изученных видов представляет значительный интерес.

Глава 5. Межпопуляционная изменчивость фенотипа дневных бабочек

В данной главе рассматриваются закономерности географической изменчивости шести модельных видов: *A. crataegi*, *P. daplidice*, *C. hyale* (Pieridae) и *H. lycaon*, *A. hyperantus*, *M. dryas* (Satyridae). Подробно рассмотрены изменения размеров и пропорций крыльев в градиенте высотной поясности в условиях Алтая, а также в долготном градиенте на обширной территории от Урала до Республики Бурятия. Убедительно показан и обсуждается характер клинальной изменчивости с учетом склонности разных видов к миграциям, их стено- и эвритопностью. Полученные результаты безусловно представляют интерес и являются важным дополнением к накопленной информации об особенностях обитания, распространения, пределах и характере варьирования метрических признаков крыльев на значительной части ареала.

Несмотря на несомненные достоинства данного раздела работы, непонятно, почему автор не применяет подход, использованный в главе 3, а именно, параллельно с изучением метрических признаков не анализирует изменчивость числа и размера глазчатых пятен

крылового рисунка у бархатниц. На мой взгляд, сравнение изменчивости глазчатых пятен у *A. hyperantus* с Урала и Алтая позволило бы более четко разграничить подвидовые формы (*A. hyperantus hyperantus* и *A. hyperantus sajana*), описанные в том числе и по степени развитости крылового рисунка.

Текст диссертации содержит небольшое количество неточностей и опечаток. Например, неудачными являются следующие обороты и выражения: «в сферу анализа включено» (С. 10), «в шести ландшафтных урочищах» (С. 20), «крылового аппарата дневных бабочек» (когда речь идет непосредственно о перднем и заднем крыльях) (С. 20), «обоих пар крыльев» (С. 105), «башкирские самцы по этому показателю не отличаются от алтайских» (С. 113). В шапке таблицы 8 (С. 72) не указаны единицы измерения приведенных в таблице значений, по-видимому, это частоты встречаемости фенетических комбинаций (%). Опечатка на С. 99 «Материал собран в 2001-20010 гг.» растягивает сроки сбора материала на 18 тысячелетий.

Подводя итоги рецензирования данной диссертационной работы, несмотря на небольшие недочеты, следует отметить значительный теоретический интерес и ее существенный вклад в понимание закономерностей морфологической изменчивости дневных чешуекрылых.

Считаю, что диссертационная работа «Фенотипические реакции популяций дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) на неоднородность факторов среды» представляет собой оригинальное законченное исследование и полностью соответствует требованиям, установленным Положением о присуждении ученых степеней, утвержденным постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842, а ее автор, Копылов Максим Анатольевич, заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 – Экология (биология).

Официальный оппонент:

Старший научный сотрудник лаборатории
эволюционной экологии ФГБУН Института
экологии растений и животных
Уральского отделения Российской академии наук,
кандидат биологических наук

Захарова Елена Юрьевна

Адрес: 620144, Россия, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта 202
Телефон: +7(343) 210-38-53 (доп. 124)
E-mail: zakharova@ipae.uran.ru

+7(343) 210 29 54
info@ipae.uran.ru common@ipae.uran.ru
<https://www.ipae.uran.ru/>

Захарова



15.12.2016г.