

**Ответ на замечания М. П. Тиунова**

Ответ на критические замечания глубокоуважаемого Михаила Петровича начну с объяснения, почему я «решил, что механизмы и факторы эволюции это тождественные понятия». На самом деле я не то, что бы отождествляю эти понятия, просто в современной, да и классической литературе они используются как практически идентичные. Возможно, и стоило бы разграничить их, например, так, как предложили К. М. Завадский и Э. И. Колчинский в книге «Эволюция эволюции» (1977), но это явно выходит за рамки проблематики моей диссертации. Тут нужен специальный анализ.

Теперь перейду к замечаниям по сути работы.

Род ночниц, действительно, включает около ста видов, из которых для обработки и анализа доступны на сегодня лишь около десяти. И, если бы я, имея такой материал, претендовал на полное описание разнообразия ночниц или, скажем, на таксономическую ревизию группы, то критика уважаемого рецензента была бы вполне справедлива. Однако моя задача куда уже. Я пытаюсь выявить механизмы эволюции черепа, и для решения этой задачи мне, кажется, хватило данных. Дело в том, что среди видов, представленных в Палеарктике, имеются представители всех основных экологических и эволюционных групп рода, поэтому имеется возможность оценить и масштабы, и темпы их дивергенции. Некоторые гипотезы мне не удалось проверить на имеющемся материале, для этого действительно необходим более обширный материал. Надеюсь, мне удастся решить эти задачи в будущем. Экстраполяция выводов, полученных на изученной выборке, на более широкие группы я занимался очень осторожно, максимально привлекая данные из литературы и сопоставляя их с полученными мною результатами.

Отвечая на следующее замечание рецензента уточню, что мое исследование основано на сопоставлении нескольких наборов данных. Отдельно были изучены краниометрические признаки ночниц, отдельно – одонтометрические признаки ночниц, отдельно – краниометрические признаки лесных мышей, и т. д. Внутри каждого из этих наборов все измерения были сделаны одним и тем же исследователем. Конкретно, все измерения черепа ночниц сделаны лично мною. Штангенциркуль был использован для сравнительно крупных промеров, мелкие были сделаны окуляр-микрометром. Никто не сваливал в одну кучу данные по разным объектам разными исследователями. Данные из разных наборов были проанализированы по отдельности, сопоставление было произведено уже по результатам этих обработок.

Утверждение рецензента о том, что из 8 рисунков у меня в автореферате приведено 3 чужих, не соответствует действительности. Все 8 рисунков оригинальные, причем рисунок 1 был построен мною на основании обобщения литературных данных (ссылки на них приведены в автореферате и диссертации), а остальные семь рисунков являются оригинальными от начала до конца.

Глубокоуважаемый рецензент утверждает, что «автор <...> не удосужился привести ни одной математической формулы, выражения». По-видимому, этот вывод касается автореферата, поскольку в самой диссертации приведены все необходимые формулы и количественные данные. Я, скорее, принял бы противоположный по смыслу упрек, то есть, что текст диссертации перенасыщен цифрами и математическими выкладками в ущерб

биологической интерпретации. Что касается автореферата, то, согласно действующим правилам, он должен содержать изложение методики исследования, фактических результатов и основных выводов, но в нем не должно быть чрезмерных подробностей. Именно этим я и руководствовался, изложив на с. 14-16 автореферата (с. 15-17 перевода автореферата на русский язык) биологическую суть модели, в то время, как в диссертации (с. 130-151) модель изложена со всеми деталями, биологическими и математическими. Точно так же, предлагаемые мною модификации статистических методов детально изложены в диссертации и кратко – в автореферате.

Детальное описание канонических переменных, использованных при построении рисунка 3 автореферата (эквивалентного рисунку 3.3 диссертации) приведено в диссертации (с. 101-103). Приведены там и графики, на которых показано распределение особей по значениям второй канонической переменной. От построения трехмерного графика я отказался, потому что 285 объектов на таком графике заслоняли бы друг друга, и разобраться в распределениях было бы невозможно. Переносить все эти графики в автореферат не было необходимости, я включил в автореферат только тот из них, на котором четко видно своеобразие алтайской формы.

Содержательная интерпретация канонических переменных, как и осей многомерного шкалирования, полученных при изучении изменчивости остроухой ночницы, не входила в задачи моего исследования. Применительно к каноническим переменным она легко может быть произведена всеми желающими по данным, приведенным в таблице 3.6.

Уважаемому рецензенту «на рис. 6 квадратичная регрессия визуально представляется более адекватной, чем изображенная на рисунке линейная». Может быть, это и так, спорить не буду. Но ведь моя задача состояла не в том, чтобы подобрать какую угодно зависимость, лишь бы ей соответствовали мои данные, а, совсем наоборот, в том, чтобы проверить соответствие вполне конкретных гипотез реальным данным. Действие некоторых эволюционных факторов должно приводить к появлению линейной корреляции между скоростью дивергенции и временным интервалом, поэтому я проверил на своих данных, существует ли такая корреляция. Если корреляции нет, то, значит, мы можем исходить из того, что эти факторы не влияли на изучаемую группу (или, самое большее, что их влияние было пренебрежимо малым). Линии регрессии на рисунках изображены мною именно для того, чтобы наглядно показать отсутствие корреляции: объекты на графике не группируются вдоль линии регрессии, а разбросаны произвольно.

Мне неизвестны механизмы, которые могли бы сформировать квадратичную зависимость между этими показателями. Однако, в любом случае, все первичные данные, положенные в основу рисунка 6 (и эквивалентного ему рисунку 3.15 диссертации) приведены в диссертации в таблице 3.13 (с. 113-116 диссертации), доступны любому читателю, и по ним можно провести в случае необходимости любую проверку.

Выражение «статистика Линча» представляет собой просто сокращенную формулировку выражения «статистическая оценка, предложенная М. Линчем» и, таким образом, вполне эквивалентна понятиям «коэффициент Линча» и «показатель Линча». Поскольку рецензент настаивает на важности данного вопроса, подчеркну, что и в диссертации, и в автореферате я постоянно пользуюсь понятием «коэффициент Линча», например, на рис. 4 автореферата или на постере 3. От термина «дельта Линча» пришлось отказаться, поскольку, следуя учебнику Лакина и справочнику по статистике под редакцией Ллойда и Ледермана, я обозначал в работе греческими буквами характеристики

генеральной совокупности, а латинскими – выборочные оценки (это продекларировано в диссертации на с. 86). Это удобно в работе, где есть и статистический анализ, и теоретические модели. Но коэффициенту Линча как выборочной оценке пришлось дать латинское обозначение.

К сожалению, мне не удалось обнаружить, где именно М. Линч, как это утверждает многоуважаемый рецензент, «честно признал отсутствие строгого статистического обоснования» коэффициента, который сам же и предложил. Текст статьи, на которую ссылается рецензент [Lynch, 1990], содержит как раз такое обоснование, а отнюдь не покаянные признания. Безусловно, этот коэффициент имеет серьезные ограничения. Об этом Линч действительно писал, но это верно в отношении любого методического приема. Частично, я думаю, мне удалось преодолеть некоторые из ограничений, сочетая подходы Линча и Джинджерича.

Рецензент пишет, что Линч «в последующем предложил иной подход», но никаких ссылок не приводит. Возможно, речь идет о методе оценки генетической корреляции без анализа родословных [Lynch, 1999], возможно, о филогенетической смешанной модели [Lynch, 1991; Housworth et al., 2004], а, возможно, о чем-то еще. Первый из этих методов исключительно интересен (я надеюсь когда-нибудь его применить), но совершенно выходит за рамки темы моей работы. Что касается второго метода, то я пишу о нем в диссертации. Он позволяет решать важные эволюционные проблемы, но, как мне кажется, требует значительно более многочисленных выборок, чем те, которыми я располагаю. В любом случае, этот метод не является альтернативой использованию коэффициента Линча 1990 г. Этот коэффициент до сих пор широко используется исследователями, нет никаких указаний на его ошибочность. Джинджерич [Gingerich, 2001], правда, критиковал интерпретации, основанные на использовании этого коэффициента, но не его статистическое обоснование (я обсуждаю эту дискуссию на с. 171-172 диссертации).

Критика уважаемым рецензентом приложения модели броуновского движения к эволюционным процессам должна быть адресована не только мне, но и всем, думаю, без исключения, биологам, кто занимался теорией динамики популяций, начиная с М. Кимуры. Главный аргумент, который я могу привести в ее защиту, – это то, что она прекрасно зарекомендовала себя на практике.

В тексте упомянуты не два признака из 27, как утверждает рецензент, а приведен полный список всех 39 признаков (с. 61-62 диссертации). В автореферате этот список не приведен, поскольку, считая череп целостной системой, я работал в основном многомерными методами, то есть со всей совокупностью признаков в комплексе. Промеры верхнего третьего премоляра, которые, по-видимому, имеет в виду рецензент (их, кстати, три, а не два), вообще, не входят в список общекраниометрических признаков. Они проанализированы в диссертации более детально и упомянуты в автореферате, поскольку этот зуб имеет интересную эволюционную судьбу. В противовес утверждению рецензента, упомянуты в автореферате и некоторые другие интересные в том или ином отношении признаки.

Утверждение рецензента о том, что математическая модель, положенная в основу четвертого вывода, «в автореферате отсутствует», не соответствует действительности. Эта модель изложена в автореферате на с. 14-16 (с. 15-17 русского перевода), а некоторые следствия из модели – на с. 22-23 (с. 24-25).

Далее рецензент утверждает, что в пятом выводе я безосновательно распространяю свои выводы на «основные скелетные структуры», тогда как исследовал лишь череп. Однако стазис «основных скелетных структур» рукокрылых детально изучили другие исследователи, я учитываю их результаты, сравниваю со своими данными, полученными на черепе и делаю на этом основании выводы. Осторожная экстраполяция тут вполне правомерна.

Рецензент усмотрел противоречие между формулировкой шестого вывода и приведенным на с. 6 автореферата утверждением о том, что «...темпы морфологической эволюции летучих мышей, в частности, гладконосых, были низкими, в сравнении с темпами эволюции других млекопитающих». Тут нужно подчеркнуть, что на с. 6 (то есть, в обзоре литературы) я даю характеристику проблемы, а в выводах формулирую предлагаемое мною решение. С одной стороны, рукокрылые как группа эволюционировали очень медленно, с другой стороны, отдельные линии могли в рамках своей адаптивной зоны эволюционировать довольно быстро, с такой же скоростью, как и линии других млекопитающих. Принципиальной разницы тут действительно не было.

Я не отождествляю «общие характеристики» эволюции с «механизмами». Просто, формулируя шестой вывод, хотел подчеркнуть, что исследователями, чьи данные я использовал, были установлены конкретные механизмы эволюционных преобразований в определенных группах, а в отношении собственных результатов выбрал более смягченную формулировку.

Рецензент утверждает, «что работы под номерами 3, 5, 7, 8, 9, 17 в списке опубликованных работ посвящены другим млекопитающим и далеки от названия, цели работы и задач исследования». На самом деле, работы 3, 5, 7, 8 и 9 (я для экономии времени обойдусь без их названий, они все приведены в автореферате на с. 24-26) посвящены описанию изменчивости лесных мышей: изложенные там данные были использованы для оценки темпов и характеристики механизмов эволюции в данной группе, сравнения с темпами эволюции ночниц и формулировки шестого вывода. Основные характеристики эволюции лесных мышей кратко описаны в автореферате на с. 20 и 21-22 (с. 21 и 23-24 русского перевода) и подробно в диссертации. Конечно, не вся информация, изложенная в этих статьях, касается темы моего исследования. Я использовал только то, что непосредственно было мне нужно.

Кроме того, в этих статьях сформулированы и многие общетеоретические положения, вошедшие впоследствии в диссертацию. Например, в статье 7 изложены мои представления о соотношении онтогенеза и эволюции, в частности, о роли гетерохроний в эволюции. В диссертации они изложены на с. 195-201, в автореферате – на с. 21-22 (с. 23-24 русского перевода).

Что касается статьи 17, то в ней, помимо всего прочего, изложено мое понимание концепций Шмальгаузена, в частности, обоснован принципиально важный для моей работы вывод об отсутствии принципиального расхождения между взглядами Шмальгаузена и синтетической теорией эволюции. В автореферате я пишу об этом на с. 7 и 16 (с. 7-8 и 17 русского перевода), а в диссертации – на с. 46-49 и 148-149. Таким образом, статья 17 – это важная часть теоретического фундамента моей диссертации.

Далее рецензент высказывает критическое замечание, в котором первая часть противоречит второй части: «понятно, что автор является ярким приверженцем синтетической теории эволюции и, похоже, любую изменчивость считает эволюционной». Однако, с точки зрения дарвинизма вообще (и синтетической теории как его современной

версии) индивидуальная изменчивость является случайной по отношению к эволюционным перспективам, а, значит, считать любую изменчивость эволюционной – это явно несовместимо с дарвинизмом и согласуется, скорее, с ламаркистским представлением о единстве организма и среды, да и то, в какой-то сверхпримитивной форме.

Вносить в заглавие латинское название ночниц, по-моему, не было необходимости, ведь речь идет о всем известных типичных видах млекопитающих. В тексте автореферата и диссертации все латинские названия, разумеется, приведены. Упомянутые в заглавии гладконосые рукокрылые должны подсказать непредубежденному читателю, что речь идет не о бабочках и не о духах славянской мифологии.

Я решительно не согласен с тем, что моя работа якобы не соответствует специальности «зоология». Механизмы эволюции млекопитающих, роль стазиса в эволюции, пути трансформации сложных органов – это зоологические, а не какие-либо иные проблемы. И я убежден, что статистические методы необходимы для их решения в силу противоречивости и неполноты имеющихся данных. Именно с этим связано широкое использование мною математики. Конечно, природа слишком сложна, чтобы ограничиться в ее изучении каким-либо одним комплексом методов. И мой строгий рецензент Михаил Петрович Тиунов, как и любой человек, безусловно, вправе иметь свое видение того, как следует изучать механизмы эволюции. Я отношусь к его точке зрения с глубоким уважением. Однако имею свою собственную.

Спасибо.