

ВІДГУК

офіційного опонента на дисертацію

**Романюк Ганни В'ячеславівни**

**«Морфофункціональні особливості жувального апарату куницевих  
(Mustelidae, Carnivora) Палеарктики»,**

представленої на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук зі спеціальності 03.00.08 – зоологія

**Актуальність теми дисертаційної роботи.**

Дисертаційна робота Г. В. Романюк присвячена дослідженню морфофункціональних особливостей жувального апарату 14 видів куницевих. Еволюція щелепного апарату хижаків тісно пов'язана з їх трофічною поведінкою. Найбільш помітно на будову жувального апарату впливають методи вбивства здобичі, розмір здобичі відносно розміру хижака та твердість харчових об'єктів. Функціональні аспекти, такі як дієта, є ключовим фактором еволюції щелепного апарату, але також існує філогенетична закономірність, яку неможливо пояснити лише різницею в живленні. Стосовно представників родини куницевих (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) досі не з'ясовано, чи присутній філогенетичний сигнал у їхній варіації ознак або ця варіація пов'язана винятково з екологічною спеціалізацією. Зокрема, це стосується ознак нижньої щелепи, котра є потужним індикатором для розуміння трофічних адаптацій як у сучасних, так і у вимерлих хижих тварин. Щелепний апарат куницевих – зручна модель для вивчення складних морфологічних структур, через те, що сучасні види демонструють високий ступінь екоморфологічного різноманіття. Тому, авторка вдало обрала саме цю родину як модельний об'єкт для дослідження трансформації щелепного апарату в процесі адаптації до різних раціонів. Актуальності даній роботі надає і використання сучасних методів геометричної морфометрії, що слугує потужним апаратом для вивчення особливостей форми нижньої щелепи, а також оцінки морфологічної інтеграції та модульності в різних порівняльних контекстах.

**Наукова новизна і практичне значення роботи.**

До результатів, що визначають принципову наукову новизну даної роботи, слід віднести: визначення показників міцності щелеп та зубів 14 видів куницевих Палеарктики, особливостей форми нижньої щелепи куницевих. Вперше було досліджено особливості поперечного перерізу тіла нижньої щелепи та порівняно куницевих з іншими родинями ряду Carnivora за цими показниками; визначено, які максимальні навантаження витримує щелепний апарат куницевих; описано зв'язок форми з трофічними

спеціалізація ми; досліджено модульність та інтеграцію нижніх щелеп куницевих.

Робота Г. В. Романюк має не тільки теоретичне, а й практичне значення. Дослідивши зв'язок морфофункціональних параметрів жувального апарату з трофічною спеціалізацією тварин можна передбачити його принципальні функціональні можливості, що може бути використане в палеозоології та систематиці. Вивчення морфологічних особливостей щелепного апарату важливе для відтворення еволюційної історії видів, оскільки кістки і зуби найкраще зберігаються у викопному стані. Знання біомеханічних особливостей дає змогу оцінити основні навантаження на жувальний апарат, що стане у нагоді при відтворенні раціонів викопних видів. Отримані дані про навантаження на зубну систему можуть бути використані у ветеринарії та медицині.

### **Зв'язок роботи з науковими програмами, плановими темами.**

Дисертація виконана в рамках планових тем № III-22-11 відділу еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України «Різноманітність життєвих форм хребетних: еволюційно-морфологічний, онтогенетичний і функціонально-адаптивний аспекти дослідження» (державний реєстраційний номер 0111U000086) і № III-39-16 «Еволюційні механізми адаптацій хребетних тварин різних екологічних і таксономічних груп» (державний реєстраційний номер 0116U003024).

### **Обґрунтованість наукових положень, достовірність результатів, положень і висновків.**

Обґрунтованість і достовірність наукових результатів даної роботи не викликають сумнівів, адже методологія є зрозумілою, коректною, обсяг задіяного матеріалу достатнім, інтерпретація результатів виважена і досить логічна. Висновки відповідають меті та завданням, поставленим у дослідженні.

### **Оцінка змісту роботи та зауваження.**

Дисертація складається зі вступу, 9 розділів, висновків, переліку використаних джерел (125 найменувань, з яких 112 – латиницею) та 3 додатків. Робота викладена на 156 сторінках, проілюстрована 18 таблицями та 28 рисунками. Назва роботи відповідає змісту.

#### **Вступ (С. 15 – 19)**

У цьому розділі авторка у традиційному порядку наводить основні дані про дисертаційну роботу, де окреслює актуальність, мету й поставлені завдання досліджень, наукові та практичні результати. Після ознайомлення із загальним змістом роботи можна зробити висновок, що основні положення дисертаційної роботи враховані у відповідних стандартних підрозділах вступу. Робота пройшла достатню апробацію на шести наукових конференціях. Зібрані матеріали лягли в основу 12-ти публікацій. Серед них 5 наукових статей, надрукованих у спеціалізованих виданнях,

рекомендованих Міністерством освіти і науки України, та іноземних виданнях (серед них 2 – у журналах, що внесені до наукометричної бази Scopus); 7 публікацій у матеріалах наукових конференцій.

### **Розділ 1. Огляд літератури (С. 20 – 33)**

Цей розділ містить структурований огляд та аналіз сучасної наукової літератури за темою досліджень. Складається з п'яти підрозділів. Заслуговує на увагу ґрунтовний аналіз будови жувального апарату куницевих та досліджень нижньої щелепи методами геометричної морфометрії, зроблений дисертанткою.

### **Розділ 2. Матеріали та методи (С. 34 – 57)**

У чотирнадцяти підрозділах надано вичерпну інформацію щодо об'єму обробленого матеріалу та застосованих у дослідженні методів. У розділі є посилання на додаткові матеріали, наведені в Додатках А-В. Обсяг матеріалу достатній для отримання обґрунтованих висновків. У своїй роботі Г. В. Романюк застосовувала як класичні методи морфометрії та біомеханіки, так і сучасні методи геометричної морфометрії. Авторкою задіяно потужний статистичний апарат. Цей набір методів відповідає завданням, що постали перед здобувачкою, їх застосування дозволяє одержати достовірні результати.

### **Розділ 3. Статевий диморфізм (С. 58 – 62)**

Розділ складається з чотирьох підрозділів, в яких послідовно розглянуто явище статевого диморфізму у куницевих, його прояви у промірах щелепного апарату, функціональних показниках та формі нижньої щелепи. Авторкою показано, що статеві відмінності є досить важливим джерелом варіації у куницевих. Самці та самки значуще відрізняються за довжиною нижньої щелепи. Вплив статі та видової приналежності, а також взаємодія між цими чинниками на розмір нижньої щелепи є значущими. Проте, вплив видової приналежності найбільший (96,6%), а внесок статі досить малий (2%). Вплив статевих відмінностей на форму нижньої щелепи також є значущим у досліджуваних куницевих, але не помітний порівняно з видовою та трофічною приналежністю. Тому у подальшому статеві відмінності не брались до уваги.

### **Розділ 4. Міжвидова мінливість за лінійними промірами (С. 63 – 66)**

Розділ побудований на аналізі міжвидової мінливості краніометричних та одонтометричних ознак методом головних компонент. Авторка стверджує, що у просторі перших двох компонент екземпляри згрупувалися відповідно до видової та родової належності (Рис. 4. 1А). Вздовж PC2 великі куницеві розпадаються на окремі групи. Крайні положення займають росомаха і калан. Росомаха характеризується найбільшими значеннями висоти  $Pm4$ ,  $m1$ , а також довжини  $Pm4$ . Калан протилежний до росомахи за шириною щічних зубів і довжиною жувальної поверхні. Борсук і видра займають проміжне положення. Групи *Mustela* і *Martes* відокремлені. Помітно, що трофічні категорії 3 (куди входять калан та видра), 2 (борсук і куниця кам'яна) та 6 (деякі *Mustela* та росомаха) гетерогенні. Види цих трофічних категорій чітко відокремлені один від одного в просторі перших двох головних компонент.

## **Розділ 5. Алометричні співвідношення (С. 67 – 72)**

Розділ складається з двох підрозділів та структурованого «Обговорення». Він базується на дослідженні багатовимірної алометрії промірів щелепного апарату та форми нижньої щелепи. Найдрібніші куницеви мають збільшену ріжучу поверхню молярного комплексу, збільшену висоту хижацьких зубів та ікл, більш видовжений череп і ширші щелепи. А найкрупніші представники куницевих мають більш широкі щічні зуби, високе тіло нижньої щелепи в задньому кінці щелепи (в проміжку MM) та більш видовжений симфіз, а також переміщений назад передній край жувальної ямки. Довжина черепу за масою тіла пов'язана негативною алометриєю.

## **Розділ 6. Форма поперечного перерізу тіла нижньої щелепи (С. 73 – 92)**

Розділ складається з трьох підрозділів та структурованого «Обговорення». Він побудований на регресійному аналізі довжини нижньої щелепи на моменти опору поперечного перерізу тіла нижньої щелепи між трьома родинами – собачі, котячі і куницеви. Перетини трендів собачих, куницевих і котячих значущо відрізняються для всіх проміжків. Відносні значення моментів опору вищі у котячих і гієни, особливо для тварин великого розміру. Куницеви характеризуються тим, що моменти опору видів з короткими нижніми щелепами (представники *Mustela*) схожі (в проміжку PM) чи навіть перевищують (в проміжку PP) значення моментів опору котячих. Зі збільшенням довжини нижньої щелепи тренд куницевих в цих проміжках наближається до тренду собачих.

## **Розділ 7. Міцність тіла нижньої щелепи та зубів Куницевих (С. 93 – 110)**

Розділ складається з трьох підрозділів та розгорнутого «Обговорення», яке містить 7 окремих блоків. Авторка зазначає, що необхідність збільшувати міцність при згині залежить від двох параметрів: трофічної спеціалізації (спосіб полювання, твердість харчових об'єктів, розмір здобичі) та згинаючого моменту (співвідношення сили укусу та довжини плеча моменту, який залежить і від довжини щелепи). Отже, куницеви з короткими щелепами не тільки мають зменшений важіль, а значить механічну перевагу для жувальних м'язів, а ще й зменшений згинаючий момент, що збільшує міцність тіла нижньої щелепи. Укріплене тіло нижньої щелепи разом із вкороченням щелеп забезпечує механізм зміцнення нижньої щелепи для збільшення опору силам укусу іклами. Видовжені щелепи втрачають певні механічні переваги, проте дозволяють розміщувати більшу кількість зубів і краще схоплювати дрібну здобич. Заслуговують на окрему увагу відомості, наведені у табл. 7.1 та 7.2 щодо розрахованих значень міцності при згині та при косому згині для міжзубних проміжків тіла нижньої щелепи, ікл та хижацьких зубів. А також у табл. 7.3 «Значення критичної сили укусу під час згину та стиску з розколюванням для хижацьких зубів». Наведені данні мають істотне практичне значення.

## **Розділ 8. Форма нижньої щелепи та трофічна спеціалізація (С. 111 – 128)**

Розділ складається з трьох підрозділів та структурованого «Обговорення», яке містить 5 окремих блоків. Він базується на вивченні змін форми нижньої щелепи різними методами з подальшим аналізом та відповідною інтерпретацією. Показано основні впливи таксономії, статі, трофіки та філогенії на форму нижньої щелепи.

## **Розділ 9. Інтеграція та модульність нижньої щелепи (С. 129 – 139)**

Розділ складається з трьох підрозділів та структурованого «Обговорення», яке містить 5 окремих блоків. Авторкою переконливо доведено, що гіпотеза двох модулів (поділ на нижньощелепне тіло та гілку) з жувальною ямкою, як частиною нижньощелепного тіла, найкраще пояснює загальну дисперсію форми щелепи куницевих. Коваріація між модулями нижча для скоригованих за розміром, ніж для не скорегованих даних форми. У випадку трьох модулів корекція розміру збільшує інтеграцію між трьома модулями. Включення жувальної ямки в нижньощелепне тіло також є розподілом з мінімальною коваріацією.

Висновки органічно впливають з результатів роботи й завдань дослідження. Вони чітко сформульовані, досить лаконічні та однозначні. У додатках наведено класифікацію куницевих, прийняту в роботі (Додаток А), список проаналізованих екземплярів (Додаток Б) та описову статистику даних (Додаток В).

При ознайомленні з дисертаційною роботою в мене виникло ряд запитань та зауважень:

1. На наш погляд, дисертації бракує словнику термінів та списку скорочень. Це значно спростило б розуміння тексту роботи.
2. Не усі ілюстрації в роботі добре сприймаються. Бажано б було зробити більші та розбірливі позначки, застосувати контрастніші кольори. До того ж, аббревіатури видів подано лише у підписі до Рис. 4.1 (стор. 65). Далі по тексту у підписах до малюнків є відповідне посилання, але це створює певні незручності при їх аналізі.
3. В огляді літератури пропущено або мало висвітлено ряд важливих питань, зокрема це стосується систематики та екології куницевих. Скорочена характеристика особливостей будови черепа і зубної системи також не завадила, це б навпаки зробило текст більш цільним та полегшило розуміння отриманих результатів.
4. На сторінці 28 читаємо: «У видів роду *Martes*, що переходять до всеїдного живлення, жувальні апарати мають будову, пристосовану не тільки до схоплювання і вбивства живої здобичі, але і до обробки рослинної їжі, як то ягоди і плоди». Термін схоплювання зазвичай вживається у технічній літературі, при описі властивостей будівельних матеріалів (наприклад схоплювання цементу). Краще було б застосувати «хапання» чи «полювання».
5. На початку Розділу 3 (стор. 58) бракує якогось вступного речення чи абзацу щодо загальної характеристики явища статевого диморфізму. В

- решті решт, на початку першого абзацу слід додати « За результатами дисперсійного аналізу самці і самки значуще відрізняються за довжиною ...». Окрім цього потрібно пояснити яку вибірку взято для аналізу, чи цей результат отримано для всіх видів, чи для якогось одного. У назві колонки 2 таблиці 3.1 і далі по всьому розділі замість «степені вільності» має бути «ступені вільності».
6. На сторінці 63 читаємо: «Значна частина мінливості промірів черепа, нижньої щелепи та зубів описується першими двома компонентами (97,5 % загальної мінливості). Інші компоненти мають незначний внесок (менше 1 %) і не розглядаються. Навантаження ознак на головні компоненти наведено в таблиці 4. 1. PC1 (95,58 % мінливості) можна інтерпретувати як показник загального розміру тварин (Рис. 4. 1).» В даному випадку перша головна компонента пояснює мінливість черепа, нижньої щелепи та зубів, або точніше краніометричних та одонтометричних ознак, тому що у аналізі використано саме ці ознаки (див. Табл. 4.1) а не довжину тіла. При інтерпретації надто часто використовується «мінливість», у дужках доцільніше було б написати (95,58 % від загальної дисперсії). Зважаючи на те що навантаження на PC2 зовсім не значне (менше 2 % від загальної дисперсії) про неї можна було взагалі згадати одним — двома реченнями або при необхідності можна було б додати хоч якісь числові значення промірів  $Pm4$  — у якого виду довжина четвертого премоляру більше або менше ну і ,ясна річ, чи є відмінності статистично достовірними. Цікаво було б побачити розподіл видів у просторі значень компонент без калана та росوماхи.
  7. На сторінці 111 читаємо: «Прокрустова ANOVA значуща для видової належності ( $F = 66,71$ ,  $p < 0,0001$ ), статі ( $F = 1,74$ ,  $p = 0,0005$ ) та трофічної належності ( $F = 33,2$ ,  $p < 0,0001$ ).» На мою думку тут бракує якогось вступного речення чи абзацу. Бо так це лише констатація результату. І не одразу ясно звідки взялась прокрустова ANOVA і чому саме так. Бо так три речення з підрозділу 8.1 окрім цифр не дають нічого. І тоді нащо цей окремий підрозділ?
  8. Стор. 112: «Незважаючи на те, що *E. lutris* та *L. lutra* близькоспоріднені, вони далеко розійшлися в PC2.» По-перше, калан та видра не могли розійтись у просторі PC2. Ймовірно, за ознаками форми нижньої щелепи вони мають відмінності, на які вказано далі по тексту. По-друге, треба розширити екологічну складову інтерпретації. Відмінності між ними полягають не лише у формі чи розмірі якоїсь частини щелепи, а у способах полювання, трофічній стратегії, біотопах тощо.
  9. На нашу думку, найбільш дискусійним є обговорення трофічної спеціалізації окремих видів (Розділ 8), а саме калана, борсука, харзи та росوماхи. Головне питання: росوماха гіперхижак чи дурофаг? У різних абзацах авторка відносить її то до тих, то до інших. Хотілося б отримати однозначну відповідь.

## Оцінка мови, стилю і оформлення дисертації та автореферату

Робота написана українською мовою із застосуванням відповідної наукової термінології. Вона добре структурована і це значно спрощує сприйняття дещо «важкуватого» авторського стилю написання. В тексті наявні русизми, одруківки та деяка кількість невдало сформульованих речень. Однак, робота загалом складає позитивне враження.

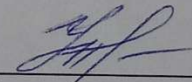
Автореферат дисертації, об'ємом 20 сторінок, містить всі необхідні частини і завершується анотаціями українською та англійською мовами. Автореферат відповідає основним положенням та змісту дисертації.

## Загальний висновок

Дисертаційна робота Романюк Ганни В'ячеславівни є закінченим науковим дослідженням, виконаним на достатньому матеріалі, із застосуванням сучасних методів досліджень, охоплює широке коло актуальних питань. Як видно з роботи та наукових публікацій, особистий внесок здобувачки вагомий і складає практично 100% матеріалів та їх опрацювання. Дисертантка продемонструвала вміння обирати шляхи та методи розв'язання наукової проблеми, аналізувати отримані матеріали та робити аргументовані висновки. Зміст роботи відповідає спеціальності 03.00.08 – зоологія

Вважаю, що дисертація «Морфофункціональні особливості жувального апарату куницевих (Mustelidae, Carnivora) Палеарктики» відповідає вимогам «Порядку присудження наукових ступенів», що затверджений Постановою КМУ від 24 липня 2013 року № 567 зі змінами, а її авторка, Романюк Ганна В'ячеславівна, заслуговує на присудження наукового ступеню кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08. – зоологія.

Науковий співробітник,  
Національний науково-природничий музей  
НАН України,  
кандидат біологічних наук

  
\_\_\_\_\_ Є. М. Улюра

25.03.2021

