

ОТЗЫВ

**официального оппонента Бёме Ирины Рюриковны
на диссертацию Опаева Алексея Сергеевича «Пение певчих воробьиных
птиц (Passeri): структура, эволюция и роль в коммуникации птиц»,
представленную на соискание ученой степени доктора биологических
наук
по специальности 03.02.04 – Зоология**

Актуальность темы диссертации не вызывает сомнения, поскольку, хотя акустической коммуникации птиц посвящено огромное количество работ, до сих пор не найдены ответы на такие вопросы как происхождение и эволюция песни воробьиных. Это обосновывает цель работы: выявить направления эволюции структуры и организации пения певчих воробьиных птиц и их возможные причины. Были автором поставлены и решены следующие задачи:

1. Разработать методологические подходы описания пения птиц, подходящие для анализа его структуры и организации у разных видов.

2. В сравнительном аспекте проанализировать пение 80 видов певчих птиц из 20 семейств, занимающих разное положение на эволюционном древе – от самых древних групп до наиболее молодых.

3. В рамках изучения функции пения выявить его ситуативную изменчивость у семи видов пеночек и двух видов овсянок при помощи экспериментов с трансляцией самцам записи конспецифичного пения.

Предполагается, что сложное пение могло возникнуть либо под действием полового отбора – в результате дифференцированного выбора самок (Catchpole, Slater, 2008). Другие исследователи полагают, что сложность пения играет важную роль в территориальном поведении самцов (Byers, Kroodsma, 2009). При этом отсутствуют исследования, анализирующие макроэволюцию пения в плане поисков трендов, отражающих исторические изменения в сложности его структуры и организации. В предлагаемой работе впервые предпринята попытка проследить указанные тренды, наложив оценки степени сложности пения на

филогенетическое древо певчих птиц. Материалом для этого исследования послужил подробный анализ пения 80 видов певчих птиц из 20 семейств разного эволюционного возраста, от самых древних до наиболее молодых.

Научная новизна. Автором впервые разработан и успешно апробирован методологический подход к сравнительному описанию структуры и организация пения самых разных видов певчих птиц. Использование этой методологии позволило выявить основные направления изменений структуры и организация пения в макроэволюции птиц, а также описать его ситуативную изменчивость. В работе впервые предпринята попытка наложить оценки степени сложности песен на филогенетическое древо птиц.

Удалось показать, что гипотетический предок певчих птиц с наибольшей вероятностью имел простое пение. А в последующей эволюции широкое распространение получали все более сложные типы пения.

Разработанная методология сравнительного анализа структуры и организации пения в будущем поможет получить новые данные по коммуникации, поведению, экологии и эволюции воробьиных птиц, а также адекватно их интерпретировать.

Текст диссертации изложен в рукописи объемом 337 страниц и включает: введение, 9 глав, заключение, выводы, список литературы и приложение. Работа иллюстрирована 150 рисунками и содержит 6 таблиц. В списке литературы 443 источника, в том числе 370 на иностранных языках.

В первой части, (Глава 1 и 2).. обобщены литературные данные по происхождению певчих воробьиных птиц, структуре и организации их пения и его коммуникативном значении, а также рассмотрены основные гипотезы эволюции пения.

В глава 2. Материалы и методы, представляет материал, использованный для изучения разнообразия структуры и организации пения и его эволюции. Было проанализировано 198 фонограмм от разных особей, относящихся к 80 видам из 20 семейств. Для каждого вида изучено 1–6 записей, медиана 3. Общая длительность фонограмм – около 17.5 часов.

Основная часть материала собрана автором в 2006–2018 гг. в России (Рязанская, Ростовская, Владимирская и Амурская области), Казахстане, Китае, Индии и Австралии: 9 это 123 записи 51 вида. Прочие записи взяты в основном из фонотеки Зоологического музея МГУ и с сайта xeno-canto.org.

Проведена большая статистическая обработка данных методами параметрической и непараметрической статистики, обработка и построение всех графиков выполнено в среде программирования R 3.3.2 и более поздних версиях.

Вторая часть диссертации включает описание структуры и организации пения избранных групп воробьиных птиц Глава 3 базальным группам (австралийским эндемикам), глава 4 - первым выходцам из Австралии - враноподобным птицам, а глава 5 молодым славкоподобным птицам (надсемейства Sylvioidea). Именно в этих главах представлены оригинальные данные автора о биологии, поведении и вокализации изучаемых видов.

Глава 6. Структура и эволюция пения воробьиных птиц содержит анализ материалов глав 3 - 5. Чтобы выделить основные типы пения воробьиных птиц, автор провел кластерный анализ, используя в нем средние значения 5 параметров каждого из 80 видов. Анализ позволил выделить 3 типа пения. Тип 1 (сложное пение, 17 видов) объединяет виды с обширными репертуарами. К типу 2 (пение «средней» сложности, 31 29 видов) относятся виды со «средними» объемами репертуаров. Вариативность может быть как непрерывная, так и периодическая. Тип 3 (простое пение, 34 вида) объединяет виды с 1–2 (реже – до 4-х) типами песен.

Большинству представителей базальных групп свойственно простое пение типа 3. У Corvoidea широко распространенным становится также тип 2. А для Sylvioidea характерны все три типа примерно в равных пропорциях. Таким образом, в эволюции воробьиных птиц, от более древних групп к самым молодым, широкое распространение получали все более сложные типы пения, на фоне сохранения простых (исходных). Такой характер эволюции – увеличение разнообразия пения, а не, например, его упрощение

или усложнение – частично объясняет, почему корректно реконструировать предковое состояние конкретных признаков не удалось. Автору убедительно показал, что гипотетический предок певчих птиц с наибольшей вероятностью имел простое пение. А в последующей эволюции широкое распространение получали все более сложные типы пения. Он аргументировал, что одно из функциональных преимуществ сложного пения может состоять в расширении разнообразия коммуникативных возможностей.

Достоверный филогенетический сигнал (лямбда Пэйджэла) был выявлен лишь для некоторых параметров песни.

Третья часть диссертации "Коммуникативное значение сложных песенных циклов"(главы 7 и 8) показывает как меняется пение разных видов при имитации территориального вторжения (в экспериментах с трансляцией, которые были проведены на разных видах пеночек и овсянок). Эти изменения могут указывать либо на агрессивную мотивацию самца, либо на нарастание его общей мотивации. Эмоциональное возбуждение особи чаще всего находит выражение в повышении разнообразия пения. У пеночек и овсянок выявлено три не исключаящих друг друга вокальных тактики реагирования на трансляцию видовой песни: (1) увеличение разнообразия типов песен, (2) появление иных звуков – позывок или инструментальных звуков и (3) увеличение частоты пения

Одно из функциональных преимуществ сложного пения может состоять в расширении коммуникативных возможностей путем увеличения способов такой максимизации на коротких промежутках времени.

В заключительной части (Глава 9) **Обсуждение** содержится полный и глубокий анализ и обсуждение полученных данных, которые полностью обобщают многочисленные данные, составляющие содержание диссертации. В заключении А.С.Опаев выдвигает гипотезу, что в эволюции коммуникативного поведения певчих птиц имело место смена ведущей коммуникативной модальности – со зрительной на слуховую.

Степень обоснованности и достоверность научных положений, выводов и рекомендаций

Исследование проведено на высоком методическом уровне, использованы адекватные методы записи, анализа и проведения полевых экспериментов. Статистическая обработка полученных результатов выполнена корректно. Один из важных результатов этой работы – создание и апробация единого методологического подхода к описанию и анализу пения самых разных видов певчих воробьиных птиц

По результатам диссертационного исследования опубликовано 40 научных работ, из них 19 статей в изданиях ведущих рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК Минобрнауки РФ, а также в тезисах докладов в материалах российских и международной конференций. Результаты работы обсуждены и доложены на большом количестве отечественных и зарубежных конференций.

Материалы диссертации могут быть использованы в учебных курсах по орнитологии, экологии, этологии и эволюции в высших учебных заведениях.

Автореферат и опубликованные работы полностью отражают основное содержание диссертации.

Вопросы и замечания.

Как многие авторы, А.С. Опаев для описания вокального репертуара пользуется собственной терминологией "единица репертуара" и хотя в подавляющем большинстве случаев этот термин аналогичен "типу песни". Использование нового термина затрудняет сравнении данных автора с данными других исследований.

Удивляет, что автором не упоминаются работы Г.Н.Симкина о происхождению и эволюции песни воробьиных птиц.

Еще одно замечание касается объема проанализированных данных. В анализ бралась вокализация всего 2–3 самцов каждого вида, фонограммы не всегда были очень продолжительны, ничего не было известно о возрасте самцов, их социальном или гормональном статусе и т.п

Однако сделанные замечания не в коей мере не снижают очень хорошего впечатления о данной работе. Она написана хорошим научным языком и практически лишена опечаток.

Заключение

Диссертационная работа Опаева Алексея Сергеевича «Пение певчих воробьиных птиц (Passeri): структура, эволюция и роль в коммуникации птиц», представленная на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология, представляет собой самостоятельную завершённую научно-квалификационную работу, которая содержит решение актуальной научной задачи выявления направления эволюции структуры и организации пения певчих воробьиных птиц и их возможные причины.

По актуальности темы, методическим подходам к решению поставленных задач, новизне и научно-практической значимости результатов, серьезным публикациям диссертация полностью отвечает критериям, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук действующим «Положением о присуждении ученых степеней п. 9», утвержденного постановлением Правительства РФ от 24.09.2014 г. № 842 в редакции от 01.10.2018 г., а ее автор Опаев Алексей Сергеевич заслуживает присуждения искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология.

Официальный оппонент:
Профессор кафедры зоологии позвоночных
биологического факультета
Федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего образования
«Московский государственный университет
имени М.В.Ломоносова»,
доктор биологических наук, профессор

Бёме Ирина Рюриковна

16.09.2021 г.

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова»,
биологический факультет
119234, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12
Телефон: +7(495)939-59-43
e-mail: irbeme@mail.ru

подпись И.Р.Бёме заверяю

Декан биологического факультета
ФГБОУ ВО «Московский государственный
университет имени М.В.Ломоносова»
академик РАН

М.П. Кирпичников