

«УТВЕРЖДАЮ»
Первый проректор
федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего образования
«Московский педагогический
государственный университет»
академик РАО,
профессор, доктор географических наук
Виктор Павлович Дронов

«16» 09 2021 г.

ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

– федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский педагогический государственный университет» на диссертационную работу Опаева Алексея Сергеевича **«Пение певчих воробьиных птиц (Passeri): структура, эволюция и роль в коммуникации»**, представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология.

1. Актуальность выбранной темы

Воробьиные птицы обладают одной из самых сложных систем вокальной коммуникации среди животных. Литература, посвященная попыткам выявить функциональное значение «сложного» пения и его гипотетические преимущества перед более «простым», весьма обширна. При этом отсутствуют исследования, анализирующие макроэволюцию пения в плане поисков трендов, отражающих исторические изменения в сложности его структуры и организации. До появления настоящей работы отсутствовали также универсальные методики, пригодные для сравнительного анализа степени сложности пения у видов с самой разной структурой и организацией акустических репертуаров.

2. Степень обоснованности научных положений и выводов, сформулированных в диссертации

Высокая обоснованность сформулированных в диссертации научных положений и выводов определяется прежде всего существенным объемом выборки – диссертантом проанализировано пение 80 видов певчих птиц из 20 семейств разного эволюционного возраста, от самых древних до наиболее молодых. Пение каждого из проанализированных видов было описано с помощью 21 количественного параметра. В работе использованы самые современные методы поиска филогенетического сигнала в данных. Все возможные ограничения, которые потенциально могли бы привести снижению обоснованности основных положений диссертации, учтены автором и обсуждаются в специальном разделе рукописи.

3. Новизна основных научных положений диссертации

Диссертант впервые разработал и успешно апробировал единый методический 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 певчих птиц, а также описать его ситуативную изменчивость. В диссертации впервые предпринята попытка проследить тренды, отражающие исторические изменения в сложности структуры и организации пения воробьиных птиц.

4. Научно-практическая ценность работы и конкретные пути применения результатов исследования

Диссертация имеет преимущественно теоретическое значение. Работа посвящена фундаментальной проблеме зоологии, связанной с выяснением принципов функционирования и эволюции «сложных» (состоящих из большого числа типов исходных элементов) коммуникативных систем животных. 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. Представленные в работе материалы могут быть полезны для различных сфер орнитологической безопасности, где используются акустические репелленты – к примеру, это отпугивание птиц от взлетно-посадочных полос аэропортов.

5. Полнота изложения основных научных положений и выводов в опубликованных работах

Результаты исследования представлены в 40 печатных работах, в том числе в 19 статьях в изданиях, вошедших в список ВАК. Опубликованные работы всесторонне отражают представленные для рассмотрения результаты исследований, основные положения и выводы диссертации.

6. Структура диссертации

Рукопись изложена на 337 страницах 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.

Во введении работы в развернутой и аргументированной форме раскрывается актуальность выбранной темы и вытекающие отсюда цель и перечень исследовательских задач. Раскрыта научная новизна, практическая значимость полученных результатов, положения, выносимые на защиту и личный вклад автора.

Обзор литературы (Глава 1) составляет значительную часть диссертации (с. 10–49). В первом разделе главы подробно рассматриваются современные представления о происхождении, систематике и филогении певчих воробьиных птиц. Следующий раздел посвящен обзору работ по структуре и организации пения певчих воробьиных. Подробно рассмотрено разнообразие ритмической (соотношение песен и пауз между ними) и фонетической (размер репертуара) структуры пения, а также его организации (закономерности чередования отдельных элементов). В этой главе автор вводит принципиально новое понятие единицы репертуара (единицы рекомбинации при пении), которое активно используется в дальнейшем анализе. В самостоятельном разделе главы обсуждаются основные современные гипотезы эволюции пения птиц. Дана подробная характеристика каждой из трех гипотез,

сделано заключение о невозможности полного описания наблюдаемой картины исключительно с помощью одной из гипотез. В заключительном разделе главы обсуждаются различные представления, объясняющие функциональную роль сложности пения воробьиных птиц. Представленная в главе информация полностью соответствует тематике диссертационной работы. Принципиальных замечаний нет.

Глава 2 содержит описание материала и методов. Исследование структуры и эволюции пения воробьиных птиц базируется на анализе 198 фонограмм от разных особей, относящихся к 80 видам из 20 семейств. Большая часть записей получена автором лично 2006–2018 гг. в 12 различных локациях. В основе изучения структуры пения лежит стандартный для биоакустики метод описания фонограмм. В качестве единицы исследования диссертантом введено новое понятие – единица репертуара, под которой, в зависимости от типа пения, могут пониматься как отдельные звуки, так и их наборы (типы песен). Это очень важное достижение работы, позволяющее проанализировать структуру различных песен в едином методологическом ключе. После выделения единиц репертуара фонограммы описывались с помощью более 20 различных параметров (индексов), как общепринятых, так и впервые примененных в биоакустике. Реконструкция предкового состояния песни проведена с использованием самых современных методов и не вызывает нареканий.

Для изучения роли сложной песни в коммуникации автором были проведены серии оригинальных экспериментов, включающих проигрывание песни конспецификов и оценку параметров пения до проигрывания, в течение проигрывания и после проигрывания. Эксперименты хорошо продуманы, для обработки полученных данных применяются вполне адекватные статистические методы.

Замечание к главе 2. Как уже указывалось выше, автор впервые вводит понятие единицы репертуара (ЕР), в качестве которой могут выступать песни (комбинации из нескольких звуков, у видов с раздельной манерой пения) или собственно звуки (для видов со слитной манерой пения). Несомненно, это очень важное нововведение, позволяющее в едином ключе анализировать вокализацию всех видов певчих птиц. Вместе с тем, как отмечает сам автор, отнесение песенного цикла к той или иной группе (слитная или раздельная манера пения) часто субъективно. Поэтому нам кажется неправомерным прямое сравнение некоторых параметров ЕР (медианная длительность, число звуков в ЕР) у видов с различной манерой пения.

Последующие три главы (главы 3-5) посвящены описанию структуры и организации пения избранных групп воробьиных птиц в эволюционном контексте. Рассматриваются представители трех крупных клад филогенетического древа воробьиных: 8 базальных семейств, эндемичных для Австралийской фаунистической области (птицы – лиры *Menuridae*, кустарниковые птицы *Atrichornithidae*, ложнопищухи *Climacteridae*, малюры *Maluridae*, Щетинкокловки *Dasyornithidae*, Медососы *Meliphagidae*, Пардалоты *Pardalotidae* и Перепелиные дрозды *Orthonychidae*), 7 семейств враноподобных птиц (иволги *Oriolidae*, свистуны *Pachycephalidae*, птицы-бичи *Psophodidae*, флейтисты *Artamidae*, веерохвостки *Rhipiduridae*, дронго *Dicruridae* и сорокопуть *Laniidae*) и 6 «продвинутых» семейств славкоподобных птиц (камышевковые *Acrocephalidae*, сверчковые *Locustellidae*, бюльбюли *Rusnonotidae*, пеночки *Phylloscopidae*, настоящие тимелии *Timaliidae* и кустарницы *Leiothrichidae*). Пение отдельных представителей упомянутых семейств анализируется по

избранным параметрам, характеризующим структуру и организацию пения. В рамках данной диссертации эти три главы нужно рассматривать как описание материала, использованного в дальнейшем анализе (глава 6). Тем не менее, этот раздел имеет большое самостоятельное значение - подробнейшие сведения о вокализации 80 видов певчих воробьиных будут востребованы специалистами в области биоакустики. Не вызывает сомнения, что представленный материал заслуживает публикации в виде самостоятельной монографии.

Замечание к главам 3-5. Не до конца понятен принцип подбора групп для анализа – полностью проигнорированы представители трех крупных надсемейств, входящих в кладу Passerida, то есть весьма значительная часть современного разнообразия певчих воробьиных. Это нельзя объяснить отсутствием материала – в списке публикаций автора присутствуют работы по представителям этих надсемейств, а материал по вокализации 2-х видов овсянок использован в настоящей диссертации при анализе роли пения в коммуникации. Возможно, такой выбор имеет какой-то методический смысл, но он не объясняется в тексте диссертации. На наш взгляд подход, при котором детально описываются все «базальные» ветви (у автора отсутствует материал только по пению представителей семейства шалашников) и полностью игнорируются все, кроме одной, «крупные» ветви может повлиять на качество реконструкции предкового состояния песни воробьиных.

Следующая, шестая глава посвящена анализу приведенных в предыдущих главах материалов. Она хорошо структурирована. В первом разделе автор приводит описательные статистики для основных изученных параметров, характеризующих пение типичной («средней») певчей воробьиной птицы. При анализе всего массива данных обнаружены значимые корреляции между размером репертуара и частотой смены напева, относительной энтропией и индексом модулярности (т.е. степенью упорядоченности в чередовании единиц репертуара). Далее на основе полученных медианных значений параметров впервые предпринимается попытка классификации пения воробьиных птиц. С помощью кластерного анализа по 5 параметрам выделено 3 основных типа пения, различающихся своей сложностью (простое, средней сложности, сложное). Следующий раздел посвящен поиску филогенетического сигнала в описанных параметрах. Установлено, что среди проанализированных параметров значимый филогенетический сигнал имеют ритмика пения (паузы между песнями, частота пения), структура единицы репертуара (длительность единицы репертуара, количество звуков в единице репертуара) и частота смены напева и связанное с ней разнообразие типов единиц репертуара. Таким образом, названные группы параметров можно, предположительно, отнести к эволюционно-стабильным. На основе филогении изученных видов, в разделе 6.4 смоделированы гипотетические предковые состояния для некоторых изученных песенных параметров. Показано, что анцестральное состояние каждого из них примерно соответствует пению типичной воробьиной птицы – то есть предполагаемое предковое пение было довольно простым. Проведена реконструкция предкового состояния для каждого из трех выделенных типов пения. Установлено, что для представителей базальных филогенетических линий характерно прежде всего простое пение, в то время как у целого ряда представителей «молодых и продвинутых» Sylvoidea появляется сложное пение. В заключительном разделе главы оценивается влияние географической широты на структуру и организацию пения воробьиных птиц. Какой-либо связи между абсолютной широтой и оцениваемыми параметрами обнаружить не удалось.

Замечание к главе 6. Осталось неясным, зачем автор рассчитывал корреляции между параметрами песен и так называемой «реальной» широтой местности. Так как большая часть изученных представителей группы *Sylvoidea* («молодые и успешные») обитает в северном полушарии, а все представители «базальных» групп являются эндемиками Австралии, все найденные корреляции очевидно будут объясняться различиями между этими группами, а не влиянием географической широты. На наш взгляд, стоило ограничиться анализом влияния «абсолютной» широты и констатацией отсутствия какой-либо связи между географической широтой и структурой пения воробьиных птиц.

Следующие две главы описывают экспериментальную часть работы, в них анализируется коммуникативное значение сложных песенных циклов у пеночек рода *Phylloscopus* (глава 7) и овсянок рода *Emberiza* (глава 8). Фактически в этой части работы автор выясняет, как меняется пение разных видов при имитации территориального вторжения – т.е. в экспериментах с трансляцией. Подробно описывается ход эксперимента над каждым видом (группой видов), приведены первичные результаты.

Замечание к главе 8. Непонятно, почему в качестве одной из двух модельных групп для изучения коммуникативной роли пения были выбраны обыкновенная и белошапочная овсянки. В предыдущих разделах анализируется структура, организация и эволюция пения на материале 80 видов, относящихся к разным эволюционным линиям, было бы логично выбрать представителей этих групп и для изучения функциональной роли пения. На с. 35 автореферата указано, что спонтанное пение всех видов описано в главе 5, хотя в ней описывается пение только представителей надсемейства *Sylvoidea*, к которому овсянки не принадлежат.

Последняя, 9 глава посвящена обсуждению результатов. Прежде всего, диссертант подробно обсуждает возможные ограничения репрезентативности полученных данных. Среди них возможное изменение репертуара с возрастом самца, неполное исполнение репертуара в данный момент времени, индивидуальная и контекстуальная изменчивость пения. Собственно, большая часть упомянутых вопросов возникла и у нас при изучении материала, изложенного в главах 3-6. Мы согласны с диссертантом, что существенное увеличение объема выборки (пусть, избранный в настоящей работе) позволяет если не полностью снять, то серьезно минимизировать упомянутые ограничения. Последующие три раздела этой главы представляют собой, по сути дела, развернутое заключение по диссертации, в котором сформулированы наиболее важные положения диссертации. Автор показал, что усложнение структуры пения (увеличение репертуара) сопровождается изменением синтаксиса. У пеночек и овсянок выявлено три не исключających друг друга вокальных тактики реагирования на трансляцию видовой песни.

Замечание к главе 9. Выделив обсуждение материалов в отдельную главу, автор вынужден повторять здесь многие положения, уже изложенные в предыдущих главах. В результате такие повторы занимают значительную часть объема главы. Возможно, стоило перенести обсуждение результатов в соответствующие главы, а наиболее важные положения оформить в виде развернутого заключения.

Выводы полностью отражают содержание диссертационной работы. Принципиальных замечаний нет. Автореферат полностью адекватен содержанию и структуре диссертации. Число опечаток незначительно. Замечания, указанные в тексте отзыва, носят дискуссионный характер и не умаляют достоинств работы.

7. Заключение

Анализ представленного для рассмотрения материала (автореферат, рукопись диссертации, публикации автора), основных положений и выводов диссертации позволяет заключить, что диссертация А.С. Опаева является научно-квалификационной работой, в которой на основании выполненных автором исследований разработаны теоретические положения о структуре, эволюции и функциональном значении песни воробьиных птиц совокупность которых можно квалифицировать как принципиально новое научное достижение, что соответствует требованиям п. 9, 10, 11, 13, 14 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук, а ее автор заслуживает присуждения искомой ученой степени доктора биологических наук.

Отзыв подготовлен Жигаревым Игорем Александровичем, заведующим кафедрой зоологии и экологии Института биологии и химии федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский педагогический государственный университет», доктором биологических наук.

Отзыв обсужден на заседании кафедры зоологии и экологии Института биологии и химии федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский педагогический государственный университет», протокол №1 от 30 августа 2021 г.

Заведующий кафедрой зоологии и экологии Института биологии и химии
федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего образования
«Московский педагогический
государственный университет»
доктор биологических наук, профессор

Жигарев Игорь Александрович

Контактные данные:

федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
«Московский педагогический государственный университет»,
официальный адрес: 119991, г. Москва, ул. Малая Пироговская, д.1, стр.1.
адрес эл.почты: mail@mpgu.su
Тел/факс: +7 (499) 245-03-10
сайт: www.mpgu.su

С основными трудами сотрудников кафедры зоологии и экологии Института биологии и химии федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский педагогический государственный университет» можно ознакомиться на сайте: <http://mpgu.su/ob-mpgu/struktura/faculties/institut-biologii-i-himii/struktura/kafedry/kafedra-zoologii-i-ekologii/>.