

Отзыв официального оппонента

на диссертацию

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

Диссертационное исследование Алексея Сергеевича Опаева посвящено исследованию эволюции структуры и организации пения певчих воробьиных птиц и их возможных причин.

Работа состоит из следующих глав: Введение, Введение в проблему, Материалы и Методы, Результаты (главы 3 – 8), Обсуждение, Заключение, Выводы, Библиография и Приложение. Ее общий объем 338 страниц.

Во Введении обосновывается актуальность темы, ставятся цели исследования и излагаются положения о научной новизне, значимости диссертации и об апробации полученных результатов.

Введение в проблему представляет собой относительно краткий, но емкий обзор литературы. Первый раздел посвящен происхождению, систематике и филогении певчих воробьиных птиц. Во втором разделе подробно рассмотрены структура и организация пения этой группы птиц. В этом же разделе автор поясняет, какие термины он сам использует в своей работе для описания песен. Третий раздел посвящен гипотезам эволюции пения певчих воробьиных птиц. В частности, частотно-временные параметры песни могут эволюционировать в зависимости от среды обитания (абиотических факторов) и особенностей строения вокального аппарата. Другие исследования показывают, что различные параметры песни эволюционируют под действием окружения симпатрических видов (распознавание «свой-чужой»). Автор справедливо подчёркивает, что обе эти гипотезы, однако, не объясняют самое интригующее свойство пения - сложность структуры песни, характерную для многих видов воробьиных. Чаще всего сложность песни объясняют действием полового отбора. Автор подробно обсуждает как работы, подтверждающие эту гипотезу, так и исследования, в которых не подтверждается

роль полового отбора в эволюции сложной песни. Следует заметить, что автор рассматривает половой отбор исключительно в контексте взаимодействий между самцом и самкой, а территориальные взаимодействия самцов выносятся в четвертый раздел литобзора.

В главе 2 «Материалы и методы» приведен материал для изучения структуры и эволюции воробьиных и роли пения в коммуникации 7 видов пеночек и 2 видов овсянок. Автором проанализированы фонограммы представителей 80 видов воробьиных, причем 64% изученных видов записаны самим автором. Также описаны методы поведенческих экспериментов, подробно описана организация пения и параметры, использованные для описания фонограмм. Приведены методы статистического анализа для поведенческих экспериментов и для расчета филогенетического сигнала и реконструкций предкового состояния. Все использованные методические приемы можно охарактеризовать как современные и адекватные.

Главы 3-5 посвящены описанию вокализации различных представителей воробьиных, от базальных групп до «молодых и успешных», относящихся к 21 семейству. При описании каждой группы автор приводит подробный разбор структуры песни разных представителей, сонограммы, схемы организации пения, а также особенности биологии и брачного поведения.

В главе 6 проводится анализ материала глав 3-5. В первом разделе этой главы автор проводит корреляционный анализ между всеми изученными параметрами песни. Показано, что очень многие из этих параметров изменяются независимо друг от друга. В то же время, некоторые переменные тесно связаны между собой. Это размер репертуара, описываемый двумя параметрами, и некоторые параметры организации пения, в частности, частота смены напева, относительная энтропия первого порядка (интегральная оценка двух типов синтаксиса) и индекс модулярности (оценка комбинаторного синтаксиса). Именно эти параметры автор использует в последующем кластерном анализе, который позволяет выделить три типа пения. Для первого типа характерны обширные репертуары и непрерывная вариативность организации пения, а чередование единиц репертуара разных типов обычно не случайно, и подчиняется линейному или комбинаторному синтаксису. Для второго типа разнообразие способов организации пения больше, чем у видов, относимых к первому типу. С другой стороны, способы организации пения проще. Третий тип объединяет виды с наиболее простым пением. В основном это

виды с одним типом единиц репертуара, а в случае нескольких типов для песни характерна периодическая вариативность и высокая энтропия.

В третьем разделе этой главы автор приводит результаты расчета филогенетического сигнала. Филогенетический сигнал показывает наличие или отсутствие у близких видов тенденции иметь более сходные значения данного параметра. Приведено также филогенетическое дерево, топология которого применена в расчетах (построенное на основании молекулярных маркеров из базы данных). Наиболее сильный филогенетический сигнал, который свидетельствует об эволюционной стабильности, выявлен для трех групп признаков: ритмика пения, структура единиц репертуара и частота смены напева. Слабый филогенетический сигнал, свидетельствующий о лабильности признака, выявлен для параметров, описывающих структурную сложность и сложность организации пения.

В четвертом разделе главы 6 автор приводит результаты реконструкции предковых состояний. На основе филогении изученных видов смоделированы предковые состояния для шести параметров песни. Реконструкция показала, что анцестральное состояние каждого признака примерно соответствует пению типичной воробьиной птицы, т.е. предполагаемое пение было довольно простым. Однако автор подчеркивает, что реконструкция предкового состояния в этих случаях – дело не очень благодарное по причине большой ошибки среднего, которая ожидаема из-за высокой межвидовой изменчивости в структуре и организации пения. Тем не менее, эти реконструкции показывают, что эволюция пения воробьиных не имела определённого тренда, т.е. не происходило последовательного усложнения или упрощения пения. Автор также рассчитал предковое состояние для типа пения, показав, что с наибольшей вероятностью общий предок воробьиных имел пение типа 3, т.е. наиболее простой тип. Анализ также показал, что в процессе эволюции воробьиных птиц шло увеличение разнообразия структуры и организации песенных циклов. Таким образом, широкое распространение получали все более сложные типы пения, но на фоне сохранения простых вариантов.

В пятом разделе главы 6 автор исследует корреляции структуры и организации пения в зависимости от географической широты. Широта обитания вида свидетельствует о его миграционном поведении, и потому косвенно может служить коррелятом сложного/простого пения.

Если вид мигрирующий, то он, проводя на местах гнездования лишь некоторую часть жизненного цикла, сталкивается здесь с более серьезной внутривидовой конкуренцией, в том числе – конкуренцией самцов за самок, по сравнению с видами оседлыми или мигрирующими на небольшие расстояния. Автор не нашел достоверных корреляций

параметров пения с широтой, но тем не менее, заметил, что для обитателей тропиков характерны небольшие репертуары, тогда как виды умеренных широт могут иметь как сложное, так и простое пение.

В главах 7-8 приведены результаты поведенческих экспериментов на 7 видах пеночек и двух видах овсянок и их фенотипических гибридах. Самцу транслировалось пение конспецифичного самца из динамика, расположенного на расстоянии 10-30 м, и проводилась запись пения до, во время и после трансляции тестового сигнала. Во время эксперимента также фиксировалось количество перелетов самца, и это служило показателем его реакции. Автору удалось выявить три вокальных стратегии реагирования на трансляцию видовой песни. Это, во-первых, увеличение разнообразия пения, во-вторых, появление в пении иных звуков и в-третьих, увеличение интенсивности пения. Примечательно, что у фенотипических гибридов овсянок реакции на трансляцию принципиально отличались от реакции родительских видов, т.е. гибриды демонстрировали либо большее, либо меньшее количество позывок, чем у обоих родительских видов.

В главе 9 (Обсуждение) автор относительно кратко, но достаточно емко обсудил три основных направления своего исследования: структуру и организацию пения воробьиных, эволюцию пения и коммуникативное значение сложной песни.

В Заключении перечислены основные выводы работы в развернутой форме.

Замечания.

1. Материалы и методы. Для расчета филогенетического сигнала и реконструкции предкового состояния автор использовал онлайн базу по филогении птиц, построенной на основании молекулярных маркеров. Хотелось бы уточнить, какие именно молекулярные маркеры были использованы автором для построения филогении.
2. Обсуждение. В разделе, где автор обсуждает коммуникативное значение сложных песенных циклов, он касается эволюции под действием полового отбора. При этом половой отбор рассматривается им только в контексте выбора самок. В то же время, многие авторы считают, что половой отбор работает и при территориальных конфликтах самцов, т.к. они в конечном итоге также приводят к привлечению самок. Принято даже разделять внутривидовой и межвидовой отбор. Я была бы склонна рассматривать изменчивость птичьей песни при территориальных конфликтах как следствие полового отбора. Тем более, что результаты исследований зависимости структуры песни от географической широты неоднозначны. С одной стороны, не были найдены корреляции между параметрами пения и широтой; с другой стороны, сложное пение можно найти

лишь среди обитателей умеренных широт, а для обитателей тропиков в целом характерны небольшие репертуары и простое пение.

3. Выводы. Я бы посоветовала включить в выводы результаты по расчету филогенетического сигнала. На мой взгляд, это очень важные результаты. Автор нашел очень немного эволюционно инертных признаков песни, т.е. тех признаков, которые похожи у близких видов. Большинство признаков песни оказались эволюционно лабильными, т.е. такими, которые могут отличаться у близких видов, и находиться под действием естественного или полового отбора. Примечательно, что именно лабильные признаки менялись в ответ на предъявление видовой песни в экспериментах с ретрансляцией пеночкам и овсянкам. Возможно, этот результат также следовало бы подчеркнуть в выводах.

Сделанные замечания, однако, ни в коей мере не снижают достоинств работы А.С. Опаева. Автор проделал огромную работу, изучив и описав акустическую коммуникацию у 80 видов воробьиных птиц. Описание пения разных представителей читается как увлекательная книга. При этом автор применил свой подход к изучению эволюции пения птиц, отличный от того, который используется в большинстве подобных исследований. Автор не анализировал возможные взаимосвязи пения птиц с экологией и поведением, а использовал филогению как основу анализа. Кроме того, при анализе песни были использованы не частотные характеристики (как это обычно принято для птиц), а многочисленные амплитудно-временные параметры. Это придает оригинальность работе А.С. Опаева.

По материалам диссертации автор опубликовал 19 статей из списка ВАК, из них 7 – в международных журналах.

Считаю, что диссертационная работа А.С. Опаева является прекрасной, законченной научно-квалификационной работой. Актуальность избранной темы, степень обоснованности выводов, сформулированных в диссертации, их достоверность и новизна не вызывают сомнений.

Диссертация «ПЕНИЕ ПЕВЧИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ (PASSERI): СТРУКТУРА, ЭВОЛЮЦИЯ И РОЛЬ В КОММУНИКАЦИИ»,

соответствует п.п. 9-14 Постановления Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 № 842 «О порядке присуждения ученых степеней», а ее автор, А.С. Опаев, безусловно заслуживает искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – «зоология».

Главный научный сотрудник с исполнением функций заведующего лабораторией обработки сенсорной информации

федерального государственного бюджетного учреждения науки

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича

Российской академии наук

127051, г. Москва, Большой Каретный переулок, д.19, стр. 1, iitp.ru

E-mail: vedenin@iitp.ru

Телефон +7-495-6504295

доктор биологических наук веденина Варвара Юрьевна

26 августа 2021 г.