

ОТЗЫВ

официального оппонента – доктора биологических наук Лебедевой Натальи Викторовны
на диссертационную работу

Опаева Алексея Сергеевича

«*Пение певчих воробьиных птиц (Passeri): структура, эволюция и роль в коммуникации*»,
представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук

по специальности 03.02.04 – Зоология

Актуальность темы исследования. Актуальной проблемой зоологии является изучение эволюционных аспектов разнообразия животных на разных уровнях функционирования. Одна из важнейших и удивительных способностей птиц, сформировавшихся в процессе эволюции и лежащих в основе коммуникации в сообществах – песня. Песни птиц чрезвычайно разнообразны. Причины этого разнообразия различны: сформировавшиеся в процессе эволюции морфологические особенности птиц разных таксонов (строение сиринкса, размеры), половая, индивидуальная, географическая изменчивость, разнообразие экологических условий, ситуативная изменчивость и пр. Одному из этих аспектов (географической изменчивости) была посвящена докторская диссертация, защищенная три года назад И.М. Маровой-Кляйнбуб. Новая сложнейшая (я бы охарактеризовала ее как амбиционную) задача фундаментальной зоологии была сформулирована Алексеем Сергеевичем Опаевым в его диссертационном исследовании «*Пение певчих воробьиных птиц (Passeri): структура, эволюция и роль в коммуникации*»: выявить направления эволюции структуры и организации пения певчих воробьиных птиц и их возможные причины. Для выяснения закономерностей структуры песни и оценки путей эволюции этого признака у воробьиных требуется методический подход, позволяющий выполнить не только классификацию песен, но унифицировать описание их структуры с целью дальнейшего анализа. Для этого нужно найти такой инструмент, который бы позволил свести все многообразие к легко выделяемым элементам, упростить их описание в таких признаках, которые бы позволили провести дальнейший статистический и филогенетический анализ. Такие попытки предпринимались неоднократно. Однако, эта задача была решена ранее для лишь для отдельных групп, а методики унифицированного описания песен могли быть применены только к частным задачам. В связи с этим диссертация А.С. Опаева актуальна, поскольку направлена на исследование нового, ранее не изученного вопроса – эволюции песни певчих воробьиных птиц.

Научная новизна и значимость исследования. Впервые А.С. Опаевым разработан и успешно внедрен методический подход к сравнительному описанию структуры и организации пения разных видов певчих птиц на основе выделения *единиц репертуара*. Использование этой методологии позволило выявить основные направления изменений структуры и организации пения в макроэволюции птиц, а также описать его ситуативную изменчивость. Соискатель сформулировал и выдвинул аргументы в пользу гипотез о том, что гипотетический предок певчих птиц с наибольшей вероятностью имел простое пение. В последующей эволюции группы певчих птиц широкое распространение получали более сложные типы пения. Соискателем аргументировано положение о том, что одно из функциональных преимуществ сложного пения состоит в расширении разнообразия коммуникативных возможностей.

Степень обоснованности научных положений, выводов и рекомендаций, сформулированных в диссертации. Считаю, что результаты обоснованы анализом обширного материала, собранным непосредственно автором в 2006–2018 гг. в России, Казахстане, Китае, Индии и Австралии, а также записям из фонотеки Зоологического

музея МГУ в том числе 7785 песен и 40812 единиц репертуара. Экспериментальная часть исследования, выполненная непосредственно автором на 7 модельных видах пеночек в Китае и Амурской области, а также анализ экспериментов, проведенных другим исследователем под руководством соискателя на двух видах овсянок и их фенотипических гибридах на Алтае, позволила выявить закономерности ситуативной изменчивости песен в коммуникациях птиц, на основе которых сформулированы выводы и защищаемые положения. Большой иллюстративный материал к месту иллюстрирует излагаемые автором идеи и выводы.

Достоверность научных положений, выводов, рекомендаций. Автором собран обширный материал с географическим размахом. Его анализ основан на оригинальном методическом подходе, традиционных и современных методах зоологических исследований. Обработка данных проведена с использованием современного программного обеспечения и адекватных методов филогенетического и статистического анализа. Публикация результатов исследования в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ, признанных научным сообществом флагманов зоологии и орнитологии (например, *Зоологический журнал*, *Vertebrate Zoology*, *Journal of Ornithology*, *Avian Biology* и др.), биоакустики (например, журнал *Bioacustics*), их представление на специализированных конференциях среди отечественных и зарубежных специалистов-зоологов также подтверждают достоверность исследования. Мне довелось познакомиться с исследованиями Алексея Сергеевича Опаева не только на отечественных конференциях, но также на крупных международных орнитологических конгрессах, например в Риге (Латвия), Турку (Финляндия) и Токио (Япония).

Теоретическая и практическая значимость. Полученные соискателем результаты вносят вклад в развитие идей фундаментальной зоологии, в частности принципов функционирования и эволюции «сложных» (состоящих из большого числа типов исходных элементов) коммуникативных систем животных на примере песни птиц. Автором впервые установлено, что высокая вариативность песенных сигналов оказывается действенным инструментом коммуникации, в связи с чем в процессе эволюции воробьиных птиц наблюдается тенденция к увеличению сложности видового пения.

Разработанная методология сравнительного анализа структуры и организации пения будет способствовать развитию новых идей, получению новых данных, их интерпретации в области изучения коммуникации, поведению, экологии и эволюции животных.

Полученные А.С. Опаевым новые данные могут быть полезны для разработки применения акустических репеллентов с целью обеспечения орнитологической безопасности аэропортов, сохранения сельскохозяйственной продукции на складах и хранилищах и др. Новые знания, полученные А.С. Опаевым, могут быть использованы при подготовке биологов в учебных курсах по орнитологии, зоологии, экологии, этологии и эволюции в высших учебных заведениях.

Структура и объем работы. Структура диссертации – несколько отличается от традиционной, поскольку некоторые главы объединены в смысловые части, а раздел «Благодарности», обычно помещаемый в конец введения, выделен в отдельный в конце рукописи. Так, диссертация состоит из разделов «Введение», части 1 «Введение в проблему и подходы к ее изучению» с главами 1–2, части 2 «Структура и организация пения избранных групп воробьиных птиц в эволюционном контексте» с главами 3–6, части 3 «Коммуникативное значение сложных песенных циклов» с главами 7–8, части 4 «Обсуждение» с одной главой с одноименным названием, «Заключение», «Выводы», «Благодарности», «Основные публикации по теме диссертации», «Список литературы» и «Приложение». Диссертация иллюстрирована 150 рисунками и содержит 6 таблиц. В списке литературы 443 источника, в том числе 370 на иностранных языках

Оценка содержания диссертационной работы. Тема защищаемой диссертационной работы – емкая, полностью отражает содержание исследования, соответствует заявленной научной специальности.

Во *«Введении»* соискатель аргументирует актуальность разрабатываемой темы, формулирует цель, задачи исследования, положения, выносимые на защиту, новизну, теоретическое и практическое значение данной работы и др. Цель исследования: выявить направления эволюции структуры и организации пения певчих воробьиных птиц и их возможные причины, – сформулирована ясно; реализована постановкой и решением трех ёмких задач: разработка методологических подходов описания пения птиц, подходящих для анализа его структуры и организации у разных видов; анализ в сравнительном аспекте пения 80 видов певчих птиц из 20 семейств, занимающих разное положение на эволюционном древе – от самых древних групп до наиболее молодых; 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. В конечном итоге исследования А.С. Опаев выдвинул три защищаемых положения, которые характеризуют, во-первых, общие принципы организации песен у певчих воробьиных; во-вторых, пути эволюции песни у этой группы; в-третьих, особенности разнообразия пения Эта краткость свидетельствует в пользу соискателя, его полного осмысления полученных результатов, умением отсеять «лишние» результаты, которых у А.И. Опаева немало за пределами этой конкретной темы.

Часть 1 *«Введение в проблему и подходы к ее изучению»* с главами 1–2. В главе 1. *«Введение в проблему»* соискателем обобщены литературные данные о происхождении певчих воробьиных птиц, структуре, организации их пения, его коммуникативном значении, рассмотрены основные гипотезы эволюции пения. Здесь самым важным является раздел 1.2. *Структура и организация пения певчих воробьиных птиц*, в котором приведены авторские идеи, и вводится понятие *«единица репертуара»* как единица рекомбинации при пении для обозначения комбинаций звуков в песне. **Однако мне не ясно, почему автор назвал дискретные элементы песни «единицами репертуара», а например, не «элементами репертуара», поскольку единицы предполагают однородность в определенном масштабе.**

В этом разделе проводится анализ публикаций и идей, которые характеризуют песню воробьиных птиц в качестве многофункционального сигнала. На основе анализа публикаций соискатель демонстрирует многообразие ситуативной модификации пения у певчих птиц. В этой главе А.С. Опаев четко обосновывает свою особую позицию в анализе песни: он фокусирует внимание не на характеристиках пения в связи с особенностями экологии и/или поведения, а на изучении возможных паттернов преобразования пения в процессе филогении певчих воробьиных птиц.

Глава 2. *«Материал и методы»*. Здесь детально описан материал, положенный в основу исследования: когда, как и где он был собран; а также описана экспериментальная часть. Описания дополнены полезными иллюстрациями. Важнейшей частью главы является раздел, в котором излагается методика описания структуры и организации пения воробьиных птиц, обосновывается перечень из 21 параметра описания фонограмм. Описаны методы филогенетического и статистического анализа, использованные в диссертации.

В части 2 *«Структура и организация пения избранных групп воробьиных птиц в эволюционном контексте»* в главах 3–5 в филогенетическом аспекте изложены характеристики песен и выполнен их анализ у трех групп воробьиных: базальные группы: австралийские эндемики (Глава 3), первые выселенцы из Австралии: враноподобные птицы (Core Corvoidea) (Глава 4); славкоподобные птицы (надсемейство Sylvioidea). Эти главы иллюстрированы не только спектрами фонограмм, прекрасно выполненными схемами песен, но и авторскими фотографиями птиц в естественной среде обитания.

В Главе 6. «*Структура и эволюция пения воробьиных птиц...*» после детального последовательного изложения характеристик структуры песен разных групп певчих воробьиных птиц автор проводит статистический анализ эмпирических значений анализируемых переменных и описывает выявленные закономерности варьирования изученных параметров пения, корреляции между ними, размер репертуара – количество типов единиц репертуара и типов звуков, организацию пения. В этой главе А.С. Опаев сделал попытку классификации типов пения, выделив путем статистического анализа императивные переменные и доказав, что размер репертуара скоррелирован с параметрами организации пения. Затем путем кластерного анализа разбил все песни на группы, которые хорошо поддаются интерпретации. Соискатель, безусловно, сам признает ограничения такой классификации, упоминая об этом в тексте диссертации. В этом разделе автор также показал, что эволюционно стабильными являются лишь несколько признаков, характеризующих песню: ритмика пения (паузы между песнями, частота пения), структура единиц репертуара (длительность, количество звуков), частота смены напева и связанное с ней разнообразие типов единиц репертуара в 10-ти последовательных. В этом разделе автор обосновывает свой вывод о направлении эволюции в увеличении разнообразия пения, а не в упрощении.

Часть 3 «*Коммуникативное значение сложных песенных циклов*» с главами 7–8. Этот раздел посвящен экспериментальному исследованию пения в коммуникациях при имитации территориального вторжения (эксперименты с трансляцией песни) на примере пеночек и овсянок. Этот раздел также хорошо иллюстрирован. По моему мнению, и без этого раздела диссертация могла бы быть представлена к защите, но эта часть исследования показывает, что разработанная автором методика анализа песен может быть применима не только в филогенетическом, но и экологическом аспекте.

Часть 4 «*Обсуждение*» с одной главой с одноименным названием. Мне импонируют мысли автора, высказанные в начале обсуждения, об ограничениях и репрезентативности выводов в связи с небольшими выборками фонограмм самцов определенного вида, а также отсутствием информации в ряде случаев об их возрасте и др. аспектах биологии. А как известно с возрастом, сезоном, временем суток, в зависимости от ситуации птицы меняют песенный репертуар. Автор находит выход в увеличении объема выборки для того, чтобы выявить общие тенденции и закономерности. Подводя итоги исследования структуры и организации пения певчих воробьиных птиц, А.С. Опаев делает вывод о том, что усложнение структуры пения (увеличение размера репертуара) сопровождается «отказом» от общих принципов поведения (сериальности) в пользу правил, специфичных именно для пения (комбинаторный и линейный синтаксисы). Обсуждение экспериментальных данных с трансляцией песни подводят соискателя к выводу о том, что с увеличением размера репертуара повышается число реализуемых тактик кодирования территориальной агрессии. Это расширяет разнообразие коммуникативных возможностей певчих птиц, обеспечивая одно из функциональных преимуществ сложного пения.

«*Заключение*» необычно краткое, однако в нем отражено четкое понимание о автора о степени его вклада в разработку метода описания и анализа песни, областей применения разработанного метода. Он здесь излишне скромн. На самом деле проделана большая работа, которая позволила впервые получить новые представления об эволюции песни у певчих воробьиных птиц и осветить причины. Кроме того, разработанная методика имеет перспективы ее использования для решения многих других задач зоологии и экологии.

Выводы. В целом выводы соответствуют поставленным задачам. **Вывод 1. На мой взгляд слишком кратко сформулирован, необходимо было бы развернуть его, указав основные характеристики разработанного метода описания песен.**

Список литературы. Проанализированный список публикация полный, на мой взгляд не избыточен.

Приложение. Приложение содержит необходимые справочные сведения о списке видов разных филогенетических групп и семейств, песни которых были проанализированы в работе, с указанием авторства записей, даты, района исследования, продолжительности записей, их количества и др.

Имеются непринципиальные замечания. Так, в задаче исследования идет речь об изучении 80 видов птиц из 20 семейств, а в выводах – о 82 виде, в том числе в Приложении приведен список из 82 таксонов, включая подвид *Cormobates (leucorhaea) minor*. Соответственно имеются разночтения в количестве проанализированных материалов.

Некоторые рисунки, приводимые автором в разделе «Введение в проблему исследования» из разных источников с их цитированием, в том числе из своих публикаций, воспроизведены в оригинале без обозначения осей, и часть из них без единиц измерения. Иногда оси обозначены на языке оригинала без перевода (рис.1.6, 1.7, 1.8, 1.12, 1.15а, 1.15б и многие другие). Это можно было бы указать в подписях.

Свойственная автору своеобразная особенность изложения результатов исследования от первого лица кажется необычным для современного научного стиля, поскольку многие работы последних лет докторского уровня выполняются в коллективах. Однако, учитывая то, что в разработку данного исследования 90% труда и идей вложено соискателем, в итоге изложение логики выбора и рассуждений от первого лица мне показалось приемлемым.

Мелкие погрешности, не влияющие на общую оценку диссертационной работы, оставляю без комментариев.

На мой взгляд, с поставленными задачами соискатель успешно справился. В диссертационное исследование вложен большой труд, исследования выполнены с географическим размахом на высоком научно-методическом уровне. Анализируя публикации А.С. Опаева по теме диссертационной работы (40), среди которых 19 публикаций, входящих в системы цитирования WOS, SCOPUS и список ВАК. Считаю необходимым поддержать этого исследователя. Мне импонирует четкость формулирования цели и задач исследования, их реализация, критический и объективный подход к своему исследованию. У А.С. Опаева, я надеюсь, впереди долгая научная жизнь, которая позволит развить это направление исследований, этап которого он успешно завершил в рамках докторской диссертации. Я рекомендовала бы А.С. Опаеву на основе данного диссертационного исследования издать в ближайшем будущем монографию «*Эволюция пения певчих воробьиных птиц (Passeri)*», которая была бы интересна многим зоологам.

Заключение

Анализируя материалы, представленные в диссертации, автореферат, список публикаций соискателя по теме оппонируемой работы можно сделать следующее заключение. Диссертационная работа Опаева Алексея Сергеевича «*Пение певчих воробьиных птиц (Passeri): структура, эволюция и роль в коммуникации*», представленная на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 «Зоология», является завершенным научным исследованием, которое решает крупную проблему в области зоологии. Объем собственных данных, проанализированных в диссертации, разнообразие примененных методов, признанных в зоологии, в том числе разработка собственного методического подхода, подтверждают обоснованность и достоверность всех результатов и выводов, изложенных в работе. Результаты

диссертационной работы в достаточной мере апробированы на научных конференциях в России и за рубежом, представлены в публикациях в изданиях, рекомендованных ВАК РФ. Автореферат соответствует содержанию диссертации. Сделанные замечания и пожелания не умаляют достоинств оппонируемой диссертационной работы.

Представленная работа по актуальности, новизне, методическому уровню проведенных исследований, научному и практическому значению, достоверности исследований соответствует требованиям пп. 9-14 Постановления Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842 «О порядке присуждения ученых степеней», предъявляемых к докторским диссертациям, в связи с чем ее автор *Онаев Алексей Сергеевич* заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология.

Официальный оппонент:

Лебедева Наталья Викторовна

доктор биологических наук (03.00.08 - экология, биологические науки),

профессор, эксперт РАН

главный научный сотрудник

лаборатории орнитологии и паразитологии

ФГБУН Мурманского

морского биологического

института РАН

Адрес: 183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17

Телефон: 8 (8152) 25-39-63; 8 (928) 226-83-21

<http://www.mmbi.info/>

E-mail: lebedeva@mmbi.info

Н.В. Лебедева

17 сентября 2021 г.