

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию Рутовской Марины Владимировны
«Изменчивость и формирование звуковой сигнализации полевок подсемейства
Arvicolinae», представленную на соискание ученой степени доктора
биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология

Природная популяция обладает сложной внутренней структурой, формирование и поддержание которой, наравне с другими популяционными процессами, в немалой степени, основано на коммуникативном поведении. В то же время сама эволюция видов, как и эволюция их социальность, неразрывно связана с развитием внутривидовых коммуникационных процессов. В последние десятилетия интерес к эволюции коммуникации, в том числе и акустической, очень высок. Появившаяся техническая возможность фиксировать и затем анализировать звуковые сигналы животных привела к быстрому развитию исследований акустического канала коммуникации животных. Достаточно много работ было посвящено эволюции звуковой коммуникации у птиц. В то же время несравненно в меньшей степени подобными исследованиями были затронуты млекопитающие. Имеющиеся по этой тематике работы большее внимание уделяют эволюции тревожной сигнализации, тогда как другие формы «социальной» акустической активности исследованы не столь подробно. Все сказанное выше, безусловно, определяет актуальность диссертационного исследования М.В. Рутовской.

В соответствие с актуальностью темы автором сформулирована цель – выявление закономерностей формирования вокального репертуара полевок подсемейства *Arvicolinae*.

Для достижения цели диссертационного исследования были поставлены и решались следующие задачи:

1. Описание вокального репертуара 26 видов полевок подсемейства *Arvicolinae*
2. Описание внутривидовой изменчивости звуковых сигналов полевок подсемейства *Arvicolinae*
3. Определение функционального значения сигналов вокального репертуара во взаимодействиях между особями в модельных экспериментальных группах 14 видов полевок подсемейства *Arvicolinae*
4. Сравнение акустического поведения полевок разных видов и разработка гипотезы происхождения дискретных сигналов их вокального репертуара.
5. Анализ наследования признаков звуковых сигналов у межвидовых гибридов.
6. Выявление основных факторов, влияющих на формирование видовой специфики репертуара звуков полевок подсемейства *Arvicolinae*

Автором диссертационного исследования в качестве объекта исследования выбрана достаточно разнообразная и большая группа полевок подсемейства *Arvicolinae*, а предметом исследования – акустическая активность в различных социальных ситуациях и ее внутривидовая изменчивость. Подобный выбор объекта и предмета изучения в полной мере позволяет достичь автору цели своего диссертационного исследования.

В основу диссертационной работы М.В. Рутовской положены результаты долговременных и кропотливых исследований, в которых автор принимал личное участие на всех этапах работ – от постановки проблемы, поиска методов ее решения, экспериментальных исследований до построения теоретических выкладок и глубокого анализа эмпирических данных. При проведении исследования использовалась информация из 446 опубликованных работ отечественных и зарубежных авторов.

Научная новизна работы М.В. Рутовской подтверждается описанием вокальные репертуары 26 видов (51 популяция) полевок сем. *Arvicolinae*, впервые предложенной гипотезой преимущества акустических сигналов и формирования видоспецифического вокального репертуара, выявлением некоторых закономерностей формирования признаков

звукового сигнала в зависимости от типов местообитания, получением количественной оценки корреляции наследования морфологических признаков и признаков звуковых сигналов у межвидовых гибридов. Научная обоснованность и достоверность положений и выводов подтверждается обработкой большого массива экспериментальных данных, использованием современных методов сбора и обработки биоакустического материала, статистической оценкой результатов, критической оценкой конечных результатов. Результаты исследования обработаны и интерпретированы с помощью современных статистических методов.

Теоретическая и практическая значимость исследования заключается в предоставлении большого фактического материала для дальнейших теоретических и сравнительных исследований в рамках изучаемой проблемы. Диссертационная работа расширяет представление об эволюции акустических коммуникаций, роли социальной структуры, экологических факторов в становлении вокального репертуара и видовой специфики акустических сигналов у млекопитающих.

Проведенные исследования и анализ их результатов позволили М.В. Рутовской сформулировать основные защищаемые положения:

1. Формирование вокального репертуара полевок является результатом эволюционного процесса, направленного от неспецифических звуковых сигналов, отражающих эмоциональное состояние особи, к функционально специализированным сигналам, необходимых для координации поведения в паре и группе.

2. Развитие сложной социальной структуры вида полевок и модель размножения, требующей более длительной стимуляции самок, способствуют усложнению вокального репертуара вида

3. Формирование коммуникативно значимых дискретных звуковых сигналов полевок сопровождается уменьшением изменчивости их параметров.

4. Видовая специфика звуковых сигналов полевок подсемейства *Arvicolinae* является следствием дивергенции видов, но в некоторых случаях направленного отбора на параметры звука.

5. Характеристики отдельных звуковых сигналов вокального репертуара полевок сопряжены, и направленный отбор на один из них может повлечь за собой изменение характеристик других сигналов репертуара вида.

Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и приложения. Текст диссертации изложен на 271 странице. Список цитируемой литературы состоит из 446 работ, в том числе 276 на русском и 170 на иностранных языках. Работа проиллюстрирована 37 таблицами в тексте, 48 таблицами в приложениях и 161 рисунком.

Кратко остановимся на анализе содержания глав диссертационного исследования.

Во «**Введении**» автор описывает актуальность своего исследования, рассматривает существующие направления изучения коммуникации животных (механистическое, онтогенетическое, функциональное, филогенетическое), подробно описывает процесс вокализации, дает развернутое описание концепций коммуникативного общения, теорий эволюции коммуникации, рассматривает вопросы видовой устойчивости коммуникативных сигналов, в частности при гибридизации. В заключительной части соискатель приводит описание объекта исследований – полевок, указывает цель, задачи, приводит положения, выносимые на защиту, новизну и информацию об апробации результатов исследования. В целом этот раздел диссертации изложен достаточно подробно (5 – 23 стр.), что само по себе положительно. Однако такая загруженность «Введения» информацией, бесспорно напрямую относящейся к исследованию, «размывает» показатели самой работы. Текст диссертации с 5 по 14 стр. можно было бы легко выделить в отдельную главу, описывающую теоретические вопросы исследований коммуникации и методологию выполненной работы.

Первая глава диссертационного исследования М.В. Рутовской «Материал и методика» посвящена подробному описанию материала исследований (с учетом таблиц

Приложения), методики записи звуков, процедур обработки и анализа звуковых сигналов, методики построения кладограммы филогенетических отношений видов по параметрам звуковых сигналов. Кроме того, приводится подробное описание методики наблюдений за социальным и вокальным поведением в группе, а также сведения об объеме материала и методике изучения наследования признаков звуковых сигналов у межвидовых гибридов. В целом эта глава безупречна и по объему информации, и по способу ее построения, она дает полное представление о материале и методах, использованных в диссертационном исследовании.

Во **второй главе** «Звуковая сигнализация полевок подсемейства Arvicolinae», самой большой по объему (24 – 131 стр.), соискатель описывает результаты своей работы по изучению звуковой сигнализации полевок подсемейства Arvicolinae. При этом в первой ее части автор приводит подробный литературный обзор полученных данных по различным вопросам звуковой сигнализации, заостря внимание читателя на особенностях ультразвуковой и слышимой сигнализации представителей этой группы грызунов, а также на функциональную значимость различных по характеристикам звуков. Основная часть главы построена по принципу видовых очерков (всего 28). В них автор подробно излагает сведения о систематическом положении, морфологии и размерах, характерных местообитаниях, суточной активности, пространственном распределении и социальной структуре, и, собственно, описывает специфические для видов звуковые сигналы. На мой взгляд, подобная форма изложения литературного материала и собственных первичных биоакустических данных является удачной и в значительной степени помогает читателю, как оценить вклад соискателя в решении заявленной им проблемы, так и войти в круг проблемы при знакомстве с последующими аналитическими разделами диссертационной работы. В качестве замечаний отмечу: 1) отсутствие нумерации на видовых очерках, что создает легко преодолимые неудобства и 2) не всегда выдержанный план изложения данных в видовых очерках, что связано с нехваткой информации в литературных источниках и собственных данных и чуть затрудняет сравнительный анализ излагаемой автором информации.

Третья глава диссертации «Внутривидовая ситуативная изменчивость звуковых сигналов полевок подсемейства Arvicolinae» посвящена анализу параметров структуры специфических для видов полевок звуковых сигналов и ситуативной изменчивости последних. Автором было убедительно показано, что у полевок пiski носят признаки сигнала, отражающего эмоциональное состояние особей, и по своей природе они являются континуальным рядом сигналов с широкой изменчивостью параметров, связанной с возможностями работы голосового аппарата. В целом же интенсивность писков, частотные и временные их параметры отражают уровень возбуждения зверьков в разных поведенческих ситуациях. При анализе внутривидовой ситуативной изменчивости звуковых сигналов был использован широкий набор непараметрических критериев и статистических тестов, а для наглядности выведенный коэффициент распределения энергии по частотной полосе ($P\alpha$), что повышает убедительность приводимых соискателем выводов. В целом, глава достаточно хорошо изложена и иллюстрирована и не вызывает особых замечаний.

В **четвертой главе** «Функциональное значение писков и формирование вокального репертуара полевок подсемейства Arvicolinae» автором приводится подробный и хорошо иллюстрированный анализ использования тех или иных поведенческих элементов или двигательных актов совместно с акустической реакцией у особей разных полов или разного социального статуса и в различных по исходу контактах – половых, опознавательных, дружелюбных; при мягкой агрессии, избегании, агрессивных взаимодействиях и обороне убежища, а также рассматриваются способы и факторы трансформации первичных достаточно разнообразных и неустойчивых по параметрам писков в коммуникативные, социально значимые сигналы (пение и предупреждающий об опасности сигнал). Основным фактором, определяющим расширение вокального

репертуара у разных видов полевок является характер социальной структуры вида и стратегии размножения. Материал, изложенный М.В. Рутовской в этой главе, является новым и представляет определенный интерес для решения проблемы эволюции звуковой коммуникации у мелких млекопитающих.

Имеющиеся замечания не несут принципиального характера и связаны в большей степени с формой подачи результатов. Так, на стр. 148 автор пишет, что широкая изменчивость структуры писков сочетается с отсутствием конкретной привязки их к определенным ситуациям, отправляя читателя к рис. 96 для подтверждения выдвинутого вывода. Но знакомство с приведенным графическим материалом приводит, совершенно, к другому заключению – широкая изменчивость структуры писков не препятствует их привязки к определенным ситуациям, что в последствие автором убедительно показано на примерах. На рис. 97 – 107, несмотря на разное цветовое выражения, автором используется не очень удачное обозначение статуса особей, одна и та же аббревиатура «п» обозначает и подчиненного самца и подчиненную самку. В первый момент при знакомстве с материалами диссертации это приводит к некоторой путанице.

Пятая глава «Признаки звуковых сигналов межвидовых гибридов полевок» знакомит читателя с результатами исследований характера наследования у гибридных особей морфологических и биоакустических признаков родительских видов. Диссертант приводит интересные и новые данные по межвидовой гибридизации полевок. В частности, было показано, что в наследовании частотных характеристик дистресс-сигнала существенное значение вносит генотип отца, а в зависимости от пары гибридизирующих видов длительность сигнала наследуется промежуточно и коррелирует с кровностью (гибриды рыжей и красной полевок) или отличаются от таковых у родительских форм (у гибридов тьяншанской и рыжей полевок, обыкновенной и восточноевропейской полевок сигналы достоверно короче). Что модальные значения параметров сигналов гибридов во многих случаях различаются в зависимости от происхождения, и могут коррелировать с наследованием некоторых характерных для видов морфологических признаков. Автор обосновано указывает, что отсутствие закономерностей наследования признаков сигналов у гибридов, возможно, происходит в результате того, что гибридные особи характеризуются не только промежуточным наследованием признаков, но и их расщеплением. В целом глава интересна по содержанию и хорошо оформлена, но имеется ряд замечаний:

1) автор не упоминает при анализе своих данных ряд современных работ по изучению биоакустических признаков межвидовых гибридов у сусликов. В них было показано, как промежуточное наследование признаков родительских видов у гибридов первого поколения и смещение признаков гибридов в сторону одного из родительских видов в результате возвратных скрещиваний, так и расщеплении признаков, приводящих к возникновению совершенно новых акустических параметров предупреждающего сигнала у гибридных особей. Подобные данные были получены и автором, и знание этой информации, возможно, помогло бы при их обсуждении.

2) На рисунках 121, 124, 131 не совсем понятно как проводилась биссектриса. Если ей придается определенное значение для группировки гибридов, более логично бы было проводить ее из угла пересечения линий среднего значения расстояния Махаланобиса (R) между сигналами в выборках родительских видов. Кроме того, само расположение этих линий на рисунке отличается от указанного цифрового значения в подписи к рисунку. На мой взгляд, область рассеивания гибридов стоило бы рассмотреть не только с позиций расположения относительно средней линии, а по квадратам, которые делят саму область изменчивости звуков гибридных особей, на 4 категории: «сходны обоими видами», «ближе к виду А», «ближе к виду Б», «отличны от обоих видов».

В шестой главе «Видовая специфика признаков звуковых сигналов и филогенетические взаимоотношения между видами полевок подсемейства Arvicolinae» М.В. Рутовская приводит результаты изучения филогенетических отношений

исследованных видов полевок по параметрам дистресс-сигнала. Автор обосновано приходит к выводу, что при отсутствии направленного отбора, можно было бы предположить, что генетическая и морфологическая радиация полевок будет отражаться и в видовой специфике звуковых сигналов. Однако кладограмма, построенная по параметрам писков полевок подсемейства *Arvicolinae*, не похожа ни на одно из деревьев, построенных по морфологическим, кариотипическим, цитогенетическим и гибридологическим или молекулярно-генетическим методам, и не отражает, по мнению автора, филогенетические взаимоотношения видов. Сходство сигналов сохраняется только у близкородственных популяций, сходных по морфологии и образу жизни. Вполне логичным выглядит вывод соискателя о том, что видовая специфика признаков звуковых сигналов определяется, видимо, в большей степени экологическими факторами. Автор указывает, что именно под действие этих факторов происходит значительная дивергенция признаков сигналов у родственных видов или возникновение параллелизма в признаках сигналов у весьма далеких в систематическом отношении видов.

Седьмая глава диссертации «Влияние факторов среды обитания на видовую специфику признаков звуковых сигналов полевок» посвящена рассмотрению роли экологических факторов в эволюции признаков звуковых сигналов. Соискатель проводит подробный литературный обзор по данному вопросу исследования. Приводятся результаты сравнения акустических сигналов по основной доминантной частоте у различных биотопических и экологических групп полевок (равнина – горы, луга – степи – полупустыни, болотистые – умеренно увлажненные – сухие местообитания, подземный – слабороящий образ жизни). Соискатель обосновано приходит к выводу, что формирование видоспецифических особенностей акустических сигналов у полевок в одних случаях происходит опосредованно через морфологию вида, например общего размера тела полевок, который определяется условиями обитания вида. «Гидрофильные» полевки имеют наиболее крупные размеры, лесные, напротив – мелкие. Значение доминантной частоты звуковых сигналов, обратно пропорционально связано с размером тела, что отражает общую закономерность в формировании доминантной частоты звуков в целом у млекопитающих. В других случаях действует иной экологический фактор – обитание видов в разных типах биотопов, условия которого способствуют повышению основной частоты писков особей в ряду от видов, живущих в горных, лесных, закрытых биотопах к видам, приуроченным к сухим открытым и равнинным ландшафтам. В конце главы М.В. Рутовская заключает, что механизмы зависимости параметров звукового сигнала от экологических условий обитания видов пока непонятны и, по-видимому, потребуют исследования морфологии голосового аппарата полевок и особенностей его функционирования в разных условиях. Это заключение автора указывает на хорошую перспективу дальнейшего развития этой части исследований, представленной в диссертации.

В разделе **Заключение** соискатель приводит обобщенные формулировки основных достигнутых результатов работы. В целом, изложенные в диссертации результаты подтверждают решение поставленных основных задач и позволяют считать доказанными основные положения работы, вынесенные автором на защиту. Раздел **Выводы** завершают изложение результатов исследования и подводят итог их обсуждения. Формулировки выводов логичны и понятны, единственное замечание касается большой избыточностью их количества (13). Многие из них можно было объединить (например, 2 и 3; 5 и 7, 6 и 7; 11 и 13).

Диссертационная работа М.В. Рутовской логично структурирована, написана хорошим языком, иллюстрирована большим количеством рисунков и таблиц, отвечает поставленным автором задачам, раскрывает все этапы проведения исследования и позволяет обосновать защищаемые положения и сформулированные выводы. Достоверность работы подтверждается большим количеством экспериментальных данных.

Высказанные в отзыве замечания не снижают общего впечатления о высоком уровне проведенного исследования и достоверности полученных выводов. Результаты, безусловно, обладают научной новизной и практически значимы, демонстрируют вклад автора в развитие современных представлений о звуковой коммуникации млекопитающих.

Представленная автором диссертация является законченным научно-исследовательским трудом. Текст автореферата полностью соответствует содержанию диссертационной работы. Основные положения диссертации были представлены в 36 публикациях (из них 12 статей в журналах рекомендованных ВАК и 1 статья в иностранном журнале, 3 статьи в сборниках), а также на межлабораторном коллоквиуме лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих и лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации ИПЭЭ РАН и 20 отечественных и международных конференциях. Полученные научные результаты могут быть использованы для решения ряда фундаментальных и прикладных задач в области зоологии.

Диссертационная работа отвечает всем требованиям пп 9-14 Постановления Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. N 842 «О порядке присуждения ученых степеней», а ее автор, Рutowская Марина Владимировна, заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология.

Официальный оппонент:
Д.б.н., профессор

С.В. Титов

Титов Сергей Витальевич

Доктор биологических наук (03.02.04, 03.02.08)

Профессор по кафедре зоологии и экологии

Заведующий кафедрой зоологии и экологии

Факультет физико-математических и естественных наук

ФГБОУ ВПО «Пензенский государственный университет»

440026, г. Пенза, ул. Красная, 40

8(8412)548506

<http://www.pnzgu>

svtitov@yandex

Подпись Титова С.В.

Ученый секретарь
Ученого совета ПГУ

О.С.Дорофеева