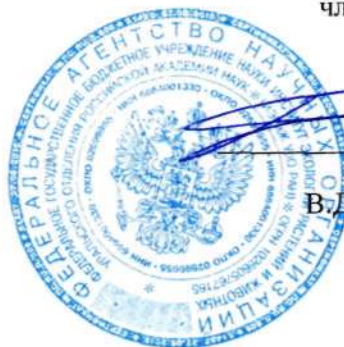


“УТВЕРЖДАЮ”

Директор ФБГУН ИЭРиЖ УРО РАН

чл.-корр. РАН



В.Д. БОГДАНОВ

О Т З Ы В

ведущей организации на диссертационную работу

Рутовской Марины Владимировны

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФОРМИРОВАНИЕ ЗВУКОВОЙ КОММУНИКАЦИИ ПОЛЕВОК ПОДСЕМЕЙСТВА ARVICOLINAE

представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук

по специальности 03.02.04 – зоология

Диссертация изложена на 329 страницах и состоит из Введения, 7 глав, заключения, выводов, списка литературы, приложения. Список литературы содержит 446 работ. Хорошо проиллюстрирована – 161 черно-белых и цветных рисунков. В тексте приведено 37 таблиц; 48 таблиц приведены в приложении. По теме диссертации опубликовано 36 работ, в том числе 12 работ в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, и 1 статья в иностранном журнале.

Ниже приведен анализ содержания диссертации; некоторые замечания по отдельным главам обобщены и приведены после рассмотрения основных результатов, полученных автором.

Во введении аргументируется актуальность выбранной темы, формулируются цели и задачи. Обосновывается выбор группы млекопитающих – объектов исследования.

Помимо разделов предъявляемых ВАКом к структуре диссертации, значительный объем введения отводится творческому анализу литературы, посвященной различным аспектам изучения акустической коммуникации - от анатомических и физических характеристик до этологических и эволюционных аспектов. В том числе автором рассматривается вопрос наследования звуковых сигналов. Отмечено, что у гибридов признаки звуковых сигналов имеют промежуточный характер, что подтверждается (наряду с данными других авторов) и исследованиями признаков звуковых сигналов гибридов крупного рогатого скота и бизонов, живущих в Аскании-Нова, выполненных автором (Рутовская, 1983). Автор подчеркивает, что придерживается в своих исследованиях коммуникации животных информационного подхода.

Широта охвата проблематики анализируемой литературы делает данную часть введения вполне достойной самостоятельного подраздела диссертации.

ГЛАВА 1. Материал и методика, несмотря на свою лаконичность, в полной мере дает представления и об особенностях сбора материала, его объеме, методах обработки и анализа (в том числе и статистического). Отдельно автор отмечает вклад своих коллег в сбор и техническую обработку материала.

Впечатляет объем материала: записано звуковых сигналов от 569 особей 51 популяции 34 подвигов 26 видов полевок; проанализировано около 7 тысяч часов наблюдений за 117 групп 14 видов полевок, группы состояли из 2-3 самок и 3-4 самцов (всего 6 особей) а зверьки были индивидуально мечены.

Для оценки акустического поведения полевок автор вводит понятие «акустическая активность», которую рассчитывали по следующей формуле: $AA = Na/No * 100\%$, где Na – число взаимодействий, сопровождающийся звуковыми сигналами, No – общее число всех взаимодействий между особями за один период наблюдений.

Для построения кладограммы по параметрам звуковых сигналов автор выбрала три характеристики: длительность сигнала, квартиль 50 % и «энтропию», которые отражают временные и спектральные особенности звука.

Сокращение объема главы Материал и методика стало возможным благодаря тому, что список исследованных видов, место отлова зверьков или место записи звуковых сигналов, число особей и используемая аппаратура для записи представлены в приложении 1, таблице 1.

Глава 2. Звуковая сигнализация полевков подсемейства Arvicolinae. В начале главы автор делает литературный обзор по ультразвуковой сигнализации у взрослых полевков и детенышей, а также приводит результаты собственных исследований этого вида сигналов. Автор полагает, что ультразвуковые или высокочастотные сигналы у рыжей полевки не играют значительной роли, а у детенышей 5 видов лесных полевков ультразвуки регистрировались как реакция на холодовой стресс, максимальная звуковая активность наблюдалась на 5-7 сутки и спадала к 20 суткам, когда у детенышей формировался шерстный покров и терморегуляция (Рутовская, 1990а).

Кратко обсуждается значение неголосового акустического сигнала коммуникации грызунов - стук (скрежет) зубами. Результаты исследований Марины Владимировны хорошо согласуются с данными других авторов о том, что этот неголосовой сигнал скорее всего следует относить к взаимодействиям, носящим характер угрозы.

Основной объем главы посвящен изложению данных автора о звуковых сигналах полевков в слышимом диапазоне. В диссертации М.В. Рутовская приводит результаты исследований только вокальных сигналов полевков подсемейства Arvicolinae в звуковом диапазоне и только от взрослых животных, начиная с описания вокального репертуара по коллекционным записям сигналов полевков разных видов, собранным с 1981 по настоящее время.

Виды расположены в систематической последовательности по (Павлинов, 2006). Мы насчитали 28 видовых описаний. Для каждого из 28 видов полевков помимо описания звуковых сигналов и данных об акустической активности в экспериментальных группах (для большинства видов) приводятся данные о систематическом положении вида и его родственных связях, особенностях его морфологии биотопических предпочтениях, суточной активности зверьков и характере пространственной и социальной структуры вида. В дальнейшем эта информация используется автором диссертации для выявления факторов,

влияющих на формирование вокального репертуара и видовой специфики звуковой сигнализации полевок.

Описание звуковых сигналов иллюстрируется сонограммами и осциллограммами, а результаты исследований акустической активности полевок в экспериментальных группах визуализирована в цветных диаграммах.

Несомненно, данные, изложенные в данной главе являются базовыми не только для последующих глав диссертации, но для всех исследователей, работающих как в области изучения акустической коммуникации, так и тех, кто нуждается в дополнительных оценках уровня меж- и внутривидовых различий полёвок.

Глава 3. Внутривидовая ситуативная изменчивость звуковых сигналов полевок подсемейства Arvicolinae начинается с формализации методических подходов автора как к регистрации дистресс-сигналов, так и их анализа.

В качестве основных модельных видов изучения изменчивости звуковых сигналов полевок автор выбрала *Myodes glareolus*, *Microtus levis*, *M. socisliis*, *M. fortis*. Наряду с ними в главе обсуждаются варианты модуляции основной частоты писков *Lagurus lagurus*, *Microtus arvalis*, а варианты шумовых и смешанных сигналов с привлечением данных по *Microtus schelkovnikovi*, *M. agrestis*, *Myodes rutilus*, *Blanfordimys afghanus*.

Автор приходит к обоснованному заключению, что, несмотря на большую изменчивость частотных характеристик сигнала и структуры звука, изменчивость сигналов разных видов подчиняется сходным закономерностям.

Глава 4. Функциональное значение писков и формирование вокального репертуара полевок подсемейства Arvicolinae. На примере рыжей полевки *Myodes glareolus* рассматривается частоту издавания писков в 7 типах взаимодействий между полевками в экспериментальных группах: половые, опознавательные, дружелюбные, мягкая агрессия, избегания, агрессивные взаимодействия и оборону убежища. Для выявления и анализа факторов формирования новых коммуникативных звуковых сигналов и факторов, определяющих расширение вокального репертуара автор привлекает данные по характеристикам звуковых сигналов других видов полевок. Делается заключение, что появление коммуникативного значения сигналов предполагает необходимость их адекватного

восприятия реципиентом, а, следовательно, сигналы генетически наследуются и могут подвергаться направленному отбору на повышение помехозащищенности.

Глава 5. Признаки звуковых сигналов межвидовых гибридов полевок. Для определения закономерностей наследования признаков звуковых сигналов гибридами разных видов полевок, а также выяснения возможных корреляций между наследованием параметров звуков и морфологических признаков родительских видов, Мариной Владимировной были исследованы звуковые сигналы гибридов рыжей и красной, рыжей и тьяншанской полевок, а также обыкновенной и восточноевропейской полевок. В результате исследования гибридов полевок автор приходит к заключению, что дистресс-сигналы не имеют качественных признаков, по которым можно было бы их различать родительские особи и их гибриды. Модальные значения параметров сигналов гибридов во многих случаях различаются в зависимости от происхождения, и могут коррелировать с наследованием некоторых характерных для видов морфологических признаков, в частности, у красно- и рыжей полевок с признаками отцовской особи (красной полевки).

Длительность сигнала, по результатам исследования автора, наследуется промежуточно и коррелирует с кровностью у гибридов рыжей и красной полевок. Однако, у гибридов, полученных от других видов (тьяншанской и рыжей полевок, обыкновенной и восточноевропейской полевок), получены достоверно более короткие сигналы по сравнению с родительскими видами.

Глава 6. Видовая специфика признаков звуковых сигналов и филогенетические взаимоотношения между видами полевок подсемейства Arvicolinae. В данной главе делается попытка найти филогенетический сигнал в кладограмме, построенной по трем характеристикам: длительности сигнала, квартиля 50% и «энтропии», которые отражают временные и спектральные особенности звука. Констатируется то, что топология кладограммы не сходно ни с одним из описанных в литературе деревьев, построенных по морфологическим, гистологическим или молекулярно-генетическим методам.

На основании изложенного материала автор делает вывод, что сходство звуковых сигналов, которое отражает филогенетическую компоненту сохраняется только у близкородственных популяций, сходных по морфологии и образу жизни.

Несомненно, результаты данной главы накладывают некоторые ограничения на предположения о наследовании сигналов, сделанные в главе 4.

Глава 7. Зависимость видовой специфики признаков звуковых сигналов полевок от особенностей условий обитания видов. Рассматривая результаты сопоставлений характеристик звуковых сигналов с морфологическими и экологическими характеристиками разных видов полевок автор показывает, что с одной стороны значения звуковых сигналов доминантной частоты, обратно пропорционально связаны с размером тела, с другой стороны - специфичность сигнала отражается в основной частоте, значение которой связано с типами биотопов обитания вида. Автором выявлена тенденция к повышению основной частоты писков особей от видов, живущих в лесных закрытых биотопах к сухим открытым, в том числе имеет значение горная это местность или равнинная. Подчеркивается, что механизмы этой зависимости пока неизвестны.

Заключение и Выводы по сути дела взаимодополняют друг друга и логично вытекают из изложенного в диссертации материала.

Приложение содержит табличный материал, характеризующий объем материала (приложение 1), характеристики резких писков разных видов (приложение 2), характеристики тихих писков разных видов полевок (приложение 3), характеристики предупреждающего об опасности сигнала (приложение 4), характеристики пения разных видов полевок.

Некоторые замечания и вопросы, возникшие при ознакомлении с диссертацией.

1. В оглавлении диссертации перечислены 28 видовых описаний (стр 2 и 3); 28 видовых описаний приведены и в тексте главы 2 хотя автор пишет о 26 видах и в тексте диссертации (стр. 14 (введение), стр.17 (глава 1), стр. 131 (заключение главы 2) и в тексте автореферата диссертации (стр. 4).

2. Во введении:

- при сравнении представлений о систематике Arvicolinae И.М. Громова, И.Я. Павлинова и М.Д. Карлетона, Г.Г. Мюссера (Carleton M. D., Musser G. G.) (стр. 12) явно не хватает позиции автора в их оценке - что принимает она, а что нет;
- по нашему мнению автору нужно было остановиться на некоторых дискутируемых систематиках таксономических проблемах родового и подродового уровня полевок (в частности - Триба Clethrionomyni - ее родовая

таксономия и подродовая структура; спорный таксономический статус двух кариоформ обыкновенной полевки *Microtus arvalis* – *Microtus arvalis arvalis* и *M. arvalis obscurus* (Лавренченко и др., 2009; Tougard et al., 2013)). Обозначение автором своей позиции по ряду таксономических вопросов в данном разделе сняло бы часть замечаний по другим главам.

3. Есть расхождение в количестве публикаций, указанных автором в Автореферате - 36 (стр. 5) и в диссертации - 37 (стр. 15). Вероятно это опечатка.

4. По тексту диссертации можно отметить некоторую небрежность использования латинских названий видов и родов:

- почему для темной, обыкновенной, восточноевропейской и закаспийской полевок не указан подрод и в оглавлении и по тексту диссертации, хотя для остальных представителей рода *Microtus* он указан?

- не всегда при первом упоминании таксона М.В. Рутковская приводит автора и год описания таксона (стр. 9, 10, 12, 13, 21, 24, 25, 26, 197, 208, 210);

- автор аргументировано использует родовое название *Myodes* для лесных полевок, но на стр. 25 и 26 используется родовое название *Clethrionomys*.

- считает ли автор, что красно-серая и темная красно-серая (которую она называет шикотанская) относится к тому же подроду, что и рыжая с красной полевки? По всему тексту для этих видов после родового названия стоит (*Clethrionomys*);

5. Согласно какому источнику были определены границы между подвидами красной полевки - *Myodes rutilus rossicus* и *M. r. rutilus* (стр. 44, 45, 46, 199 (кладограмма (рис. 137)), 204, 211 (табл. 37), 212 (рис. 154) ?

6. Вызывает интерес мнение автора по поводу различий между двумя формами обыкновенной полевки – *arvalis* и *obscurus*, таксономический статус которых в настоящее время считается дискуссионным вплоть до придания им статуса полувидов (Лавренченко и др., 2009) или же самостоятельных видов (Tougard et al., 2013). Можно ли проинтерпретировать полученные автором результаты по двум формам обыкновенной полевки – *arvalis* и *obscurus* - в контексте внутри- и межвидовых различий в пределах рода *Microtus* по параметрам звуковых сигналов?

Следует отметить, что все вышеперечисленные замечания имеют либо дискуссионный, либо корректурный характер и поэтому ничуть не умаляют несомненные достоинства представленной работы.

Диссертация представляет собой завершённую научно-исследовательскую работу на актуальную тему. Новые научные результаты, полученные диссертантом, имеют существенное значение для науки. Выводы достаточно обоснованы. Основные результаты автора опубликованы. Автореферат адекватно отражает содержание диссертации.

Диссертация соответствует требованиям Положения о присуждении ученых степеней (пп. 9-14), предъявляемым к докторским диссертациям, а ее автор Рutowская Марина Владимировна заслуживает присуждения ей ученой степени доктора наук по специальностям по специальности 03.02.04 – зоология.

Отзыв на диссертацию и автореферат обсуждены на заседании лаборатории филогенетики и биохронологии Института экологии растений и животных УрО РАН

22 октября 2015 г., протокол № 12

председатель

доктор биологических наук, доцент,

заведующий лаборатории филогенетики и биохронологии

Института экологии растений и животных УрО РАН

Бородин Александр Васильевич

секретарь

кандидат биологических наук,

научный сотрудник лаборатории филогенетики и биохронологии

Института экологии растений и животных УрО РАН

Фоминых Мария Андреевна

620144, г. Екатеринбург,
ул. 8 Марта, 202; т. (343) 260-82-56,
E-mail: bor@ipae.uran.ru

