

ОТЗЫВ
ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

На диссертационную работу **Пшеничниковой Олеси Сергеевны** на тему
«*Внутривидовая структура у планктоноядных чистиковых птиц (Alcidae, Charadriiformes) Северной Пацифики*», представленной на соискание ученой степени
кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – зоология

Актуальность исследования. Актуальной проблемой биологии и зоологии, в частности, является изучение закономерностей формирования и функционирования разнообразия живого на разных уровнях организации, в том числе популяционном и генетическом. Такие исследования важны для понимания процессов, происходящих в морских экосистемах. Наиболее уязвимыми к изменениям и негативным факторам являются высшие звенья трофических цепей, к которым относятся морские птицы. Внутривидовая структура четырех видов планктоноядных чистиков (большой *Aethia cristatella* и малой конюг *A. pugnax*, белобрюшки *A. psittacula*, старика *Synthliboramphus antiquus*) ранее была изучена фрагментарно. Данное исследование восполняет пробелы в представлениях о микроэволюции этой группы птиц на основе морфологических, акустических и молекулярно-генетических характеристик разных географических популяций четырех видов и не вызывает сомнений в актуальности.

Научная новизна и достоверность полученных результатов. Соискателем получены новые результаты о географической изменчивости четырех видов планктоноядных чистиковых птиц Северной Пацифики, которые вносят вклад в понимание роли различных факторов, оказывающих влияние на формирование внутривидовой структуры и процессов микроэволюции колониальных морских птиц. Впервые описано генетическое разнообразие фрагмента контрольного региона мтДНК и микросателлитных локусов для большой и малой конюг, белобрюшки и старика. Достоверность полученных результатов не вызывает сомнения, поскольку материал для анализа получен соискателем от известных орнитологов-полеводов в достаточном для формирования репрезентативных выборок количестве. Автором применены адекватные методы для молекулярно-генетического и морфологического анализа, а также для анализа вокализации.

Теоретическое и практическая значимость исследования. Полученные соискателем знания о внутривидовом статусе планктоноядных чистиков вносят вклад в современные представления о разнообразии живого на генетическом и популяционном уровнях. Результаты, полученные соискателем могут внести также определенный вклад в планирование и проведение природоохранных мероприятий в северной части Тихого океана. Расширены представления о процессах функционирования морских экосистем с участием планктоноядных чистиков, что может найти применение в практике устойчивого использования ресурсов Мирового океана. Оценки состояния гнездовых колоний чистиковых могут быть использованы в биоиндикации.

Структура и содержание диссертации. Тема защищаемой диссертационной работы соответствует заявленной научной специальности. Соискателем сформулирована цель исследования: характеристика внутривидовой структуры четырех близкородственных планктоноядных чистиковых птиц. Поставлены и в целом успешно решены следующие задачи: 1) на основании результатов анализа нуклеотидной последовательности фрагмента контрольного региона мтДНК и аллельного состава микросателлитных локусов ядерной ДНК получить данные о генетическом разнообразии и степени дифференциации гнездовых группировок большой и малой конюг, белобрюшки и старика, проанализировать генетическое разнообразие и генетическую структуру одной из наиболее крупных гнездовых группировок большой конюги с о. Талан; 2) оценить степень дифференциации гнездовых группировок на основании результатов анализа изменчивости

морфометрических параметров; 3) охарактеризовать степень дифференциации гнездовых группировок большой и малой конюг на основании результатов анализа частотно-временных параметров двух типов вокализаций; сравнить результаты, полученные разными методами; 4) провести межвидовое сравнение внутривидовой структуры и выявить факторы, определяющие формирование внутривидовой дифференциации у исследованных видов планктоноядных чистиковых птиц.

Диссертация изложена на 193 страницах, включает 175 страниц основного текста и 5 приложений. *Ее структура классическая*: «Введение», «Обзор литературы», «Материал и методы исследований», 5 глав с результатами собственных исследований, «Выводы». В четырех главах (3–6) результаты изложены согласно четкому плану: результаты молекулярно-генетического, морфометрического, акустического анализа и общая характеристика внутривидовой структуры, – по каждому из модельных видов. Глава 7 представляет собой анализ факторов и изложение взглядов автора на возможные причины и пути формирования внутривидовой структуры объектов исследования. Похвально то, что соискатель включил в диссертацию «Словарь терминов» (с.144–147). Это снимает возможные неоднозначные трактовки текста. «Список использованной литературы» (с.148–173) обширен, состоит из 304 источников, в том числе 263 на иностранных языках. Приложения (с.176–193) – 5 таблиц, где приведены список и описание праймеров, использованных в работе; распределение аллелей микросателлитных локусов и их частот для каждого вида в каждой из исследуемых географических областей. Диссертация содержит большой объем хорошо оформленного иллюстративного и табличного материала (33 рисунка, 36 таблиц в тексте и 5 в Приложениях), который наглядно и полно представляет полученные О.С. Пшеничниковой результаты. *Считаю, что можно было бы и не включать отдельный список иллюстраций, хотя это и соответствует ГОСТу.*

Во «**Введении**», изложенном на 4 страницах (с.8–11), автор аргументирует актуальность разрабатываемой темы, формулирует цель и задачи исследования, положения, выносимые на защиту, новизну, теоретическое и практическое значение данной работы и др.

«**Обзор литературы**» изложен на 47 страницах (с.12–59). В нем приведены характеристики объектов исследования: систематическое положение видов, описание внешнего вида планктоноядных чистиков, полового диморфизма, известные сведения о географической изменчивости внутривидовых таксонов, распространению, размерам колоний, миграциям, зимовкам, питанию, поведении на гнездовании, родительской заботе, гнездовом консерватизме, стабильности пар, суточной активности в колониях все видов, а также об акустической коммуникации двух видов конюг. В этой главе дан обзор и обоснован выбор методов исследования внутривидовой структуры, молекулярно-генетических маркеров и статистического анализа молекулярно-генетических данных. Приведен обзор факторов, которые могут влиять на формирование внутривидовой дифференциации у морских птиц. Выполненный соискателем обзор публикаций по проблеме – тщательный и полный, четко показывает «нишу» данного исследований в решении общей зоологической проблемы. *Однако считаю, что в литературном обзоре можно было бы опустить подробное внешнее описание видов, чужие фотографии объектов исследования, несмотря на то, что исследуемые объекты прекрасны! Достаточно, на мой взгляд, было бы обсудить в разделе 1.1.2 связь морфологических особенностей с их физиологией и экологией, имеющиеся знания и пробелы в них о популяционной структуре видов. Рисунки 1.6–1.9 можно было бы объединить в один. Это позволило бы существенно сократить объем литературного обзора.*

В главе «**Материал и методы**» (с.60-77) автор подробно описывает происхождение, места, методы и сроки отбора материала в полевых условиях, материал из музейных коллекций, приводит количественные характеристики выборок по различным типам анализируемых данных. Информативны рисунки 2.1–2.5. Для исследования

внутривидовой структуры видов в качестве молекулярно-генетических маркеров автор использовала фрагмент контрольного региона митохондриальной и микросателлитные локусы ядерной ДНК. В главе подробно описаны методы выделения и анализа разных ДНК; методы морфологического анализа, а также акустического анализа двух видов криков у большой и малой конюги. Адекватность применения методов статистического анализа для разных типов данных не вызывает сомнения.

В главе 3 «**Внутривидовая структура у большой конюги (*Aethia cristatella*)**» соискатель анализирует генетическое разнообразие, селективную нейтральность, демографическую историю, внутривидовую генетическую структуру, поток генов, морфологические характеристики, вокальные сигналы вида. Ею показано отсутствие значимых генетических, морфологических и акустических различий между разными географически разобщенными гнездовыми группировками и колониями внутри одного острова, в связи с чем сделан вывод о том, что данный вид представлен единой панмиктической популяцией. Соискателем приведены доказательства отсутствия генетической изоляции у большой конюги на изученном ареале и между группировками на о. Талан. Высказана гипотеза о ведущем факторе – обмене генов в связи с обширными перемещениями молодых особей по всему ареалу. Автору удалось показать некоторые морфологические различия у разных полов, *однако я не увидела оценки взаимодействия факторов («пол» x «гнездовая группировка»; «сезон» x «гнездовая группировка» и др.) в результатах дисперсионного анализа. Возможно, это связано с тем, что автор не смог сформировать ортогональную матрицу данных для дисперсионного анализа. А оценка этих взаимодействий факторов может дать идеи. Осталось также не ясным: анализировали ли отдельно влияние географического фактора на характеристики разных полов, для того чтобы исключить у этого вида влияние половых различий?*

В главе 4 «**Внутривидовая структура у малой конюги (*Aethia pygmaea*)**» описание результатов приведено по тому же плану, что и в главе 3. Соискатель на основе анализа фенотипических признаков и генетических маркеров выявил внутривидовую дифференциацию; показал клинальную изменчивость морфометрических признаков с увеличением рассмотренных признаков с востока на запад. По мтДНК выделено две группы: популяции Алеутских о-вов и азиатской части ареала и Командорских о-вов. Соискатель высказала и обосновала гипотезу о том, что географическая дифференциация малой конюги, характеризующейся меньшей численностью в колониях, произошла в позднем Плейстоцене при фрагментации ареала на изолированные рефугиумы. На основании результатов молекулярно-генетического анализа автором также высказано важное положение о том, что статус подвидов *A.p. pygmaea* и *A.p. camtschatica* для данных групп весьма сомнителен, поскольку в настоящее время поток генов между всеми группировками малой конюги поддерживается. В той же главе на основе отсутствия связи дифференциации по молекулярным маркерам с различиями в ритме суточной активности на колониях автор делает вывод о том, что формирование разных ритмов активности – это проявление экологической пластичности малой конюги.

В главе 5 «**Внутривидовая структура у белобрюшки (*Aethia psittacula*)**» описание результатов приведено по тому же плану, что и в главах 3 и 4, исключая анализ вокализации. Соискатель на основе анализа мтДНК опровергает существовавшее ранее мнение о монотипичности вида, обнаружив генетическую дифференциацию между птицами Алеутских о-вов и азиатской части ареала и высказывает гипотезу о времени возникновения дифференциации. Показано в этой главе, что белобрюшки Алеутских о-вов отличались по морфометрическим параметрам от птиц из других частей ареала.

В главе 6 «**Внутривидовая структура у старика (*Synthliboramphus antiquus*)**» план изложения, как и в главе 5. Анализ мтДНК показал, что старик формирует одну большую панмиктическую популяцию на всем протяжении ареала. Анализ изменчивости

микросателлитных локусов дает возможность высказать соискателю предположение, о том, что вид находится в начале изоляции гнездовой группировки Командорских о-вов. По мнению автора на основе собственного морфологического анализа, выделение стариков, обитающих на Командорских островах в отдельный подвид *S.a. microrhynchos* на основании небольших морфометрических различий по размерам клюва не имело основания, поскольку различия ниже подвидового уровня. По мнению соискателя, имеющиеся географические различия отражают не генетические, а экологические особенности географической популяции.

В главе 7 «Анализ межвидовых различий и факторов, которые могли повлиять на формирование внутривидовой структуры у исследуемых чистиковых» соискатель проводит сравнительную характеристику полиморфизма молекулярно-генетических маркеров и полученных данных по внутривидовой структуре у четырех видов и пытается выявить императивные факторы, которые могли оказать влияние на формирование этой структуры. Соискателем высказано мнение о том, что фрагментация ареала планктоноядных чистиковых птиц Северной Пацифики, вероятно, произошла в позднем Плейстоцене. При этом для сравнительно малочисленных видов, в отличие от многочисленных, этого промежутка времени могло оказаться достаточно для формирования видимых различий между гнездовыми группировками, оказавшимися в разных рефугиумах. Основные факторы внутривидовой дифференциации – широта перемещений во время миграций и кормовых кочевой относительно гнездовых колоний и степень филопатрии.

Выводы, в диссертационном исследовании обоснованы анализом молекулярно-генетических, морфологических и акустических данных, глубоким знанием современной литературы, адекватным применением методов, принятых в зоологии.

Исследование имеет теоретическое и практическое значение для зоологии, эволюционной биологии, охраны морских птиц, рационального управления ресурсами морских экосистем. Несомненно, что различные аспекты данного исследования могут быть использованы в образовательных программах при подготовке биологов, в частности зоологов. Диссертация написана понятным языком, имеет четкую логику представления материала. Автор указал во всех разделах работы долю собственного участия в коллективных исследованиях. Исследование выполнено на современном научно-методическом уровне.

Кроме высказанных выше, к диссертации есть другие замечания и пожелания.

1. Работа имеет удачную структуру, однако *считаю, что несколько превышен объем за счет обширного литературного обзора, который можно было бы сократить, опустив описание внешнего облика видов. Соискатель мог бы обойтись лишь собственным иллюстративным материалом и не использовать чужие иллюстрации (я имею в виду фотографии видов 1.2–1.5 и др.).*

2. *Использование в географическом анализе такого морфологического показателя как масса тела вызывает определенные опасения: масса тела птиц одного вида и пола – показатель с высоким уровнем изменчивости, зависящий от множества факторов внешней среды.*

3. *Вывод 5 об отсутствии генетической дифференциации между большими конюгами из изолированных колоний одного острова кажется тривиальным и избыточным, поскольку автором показано отсутствие популяционной дифференциации на большем географическом выделе, чем один остров.*

4. В ходе обсуждения результатов соискатель часто использует понятие «гнездовая группировка», исходя из анализа материала, собранного в разных колониях. Но все же в дискуссии следует употреблять понятие «географический фактор», уходя от условного обозначения фактора в дисперсионном анализе.

5. Применение некоторых «калек» англоязычных терминов можно было бы избежать. Например, автор довольно часто использует слово «конспецифики» (с. 30, 31, 37, 38, 95) вместо «особи того же вида» и т.п. Если термин «конспецифический» устоялся, то слово «конспецифик», на мой взгляд, выглядит чужеродно.

6. В цитировании публикаций имеются погрешности. Например, соискатель ссылается на публикацию [Vásquez-Carrillo et al., 2013] (с. 107, 119), а в списке источников указана работа Vásquez-Carrillo et al. (2014) и др.

Некоторые мелкие погрешности не стоят того, чтобы заострять на них внимание. Другие упомянутые выше замечания можно рассматривать в качестве пожеланий, они носят непринципиальный характер и не влияют на общую оценку диссертационной работы О.С. Пшеничниковой.

Заключение

Диссертационное исследование Пшеничниковой Олеси Сергеевны посвящено актуальной научной проблеме и решает научную задачу в области зоологии и эволюционной биологии. Достаточный объем собственных данных, проанализированных в диссертации, разнообразие примененных методов, признанных в зоологии, подтверждают обоснованность и достоверность всех результатов и выводов, изложенных в работе. Результаты диссертационной работы апробированы на научных конференциях в России и за рубежом: на 8 авторитетных международных совещаниях, конференциях, Международном орнитологическом конгрессе, молодежных конференциях; полно представлены в 13 публикациях. Из них 4 статьи опубликованы в журналах, рекомендованных ВАК РФ для соискателей ученой степени кандидата биологических наук, в том числе в двух зарубежных журналах *J. Marine biology* (IF=2.136) и *Avian biology* (IF=2.228). Автореферат в целом соответствует содержанию диссертации. Сделанные замечания и пожелания не умаляют достоинств оппонируемой диссертационной работы. Представленная работа по актуальности, методическому уровню проведенных исследований, научному и практическому значению соответствует критериям, изложенным в п.п. 9-14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней» в редакции Постановления Правительства РФ от 24. 09. 2013 г. № 842, с изменениями Постановления Правительства РФ от 21. 04. 2016 г. № 335 «О внесении изменений в Положение о присуждении ученых степеней», предъявляемым к кандидатским диссертациям, а ее автор Пшеничникова Олеся Сергеевна заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности «зоология» – 03.02.04.

29.11.2017

Официальный оппонент

Лебедева Наталья Викторовна,
доктор биологических наук, профессор,
главный научный сотрудник

Азовского филиала Мурманского морского
биологического института КНЦ РАН
344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Чехова, 41.

Тел.: (863)2509812; E-mail: lebedeva@ssc-ras.ru

<http://www.ssc-ras.ru/page1097.html>

https://www.researchgate.net/profile/Natalia_Lebedeva2



ЛИЧНУЮ ПОДПИСЬ *Н.В. Лебедева*

УДОСТОВЕРЯЮ

УЧЕНЫЙ СЕКРЕТАРЬ ММБИ КНЦ РАН

К. Х. Н.

Н.Е. КАСАТКИНА