

Отзыв официального оппонента

на диссертацию **Ильиной Ирины Юрьевны**

на тему **«Популяционно-географическая дифференциация**

близкородственных видов птиц на примере пеночки-веснички

(*Phylloscopus trochilus*) и пеночки-теньковки (*Ph.collybita*)»

представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук

по специальности 1.5.12 – Зоология

Работа посвящена исследованию популяционно-географической изменчивости морфологических, акустических и генетических признаков двух близкородственных видов пеночек, веснички и теньковки, на пространстве их ареалов. **Актуальность избранной темы** заключается, во-первых, в выборе объекта. Два близкородственных вида пеночек представляют собой криптические виды, плохо различающиеся по морфологии, но с резкими различиями по акустическим сигналам. Известно, что поведенческие признаки часто эволюционируют быстрее, чем морфологические, а прекопуляционные барьеры могут устанавливаться раньше посткопуляционных. Тот факт, что данные виды пеночек в части своих больших ареалов могут обитать симпатрично и даже образовывать гибридные зоны, делает их очень привлекательным объектом для изучения механизмов внутривидовой дифференциации и видообразования. Кроме того, актуальность заключается и в комплексном подходе исследования, который включает сравнительный анализ морфологических, генетических и биоакустических признаков. Генетический анализ необходим еще и потому, что степень дифференциации веснички и теньковки существенно различается: у веснички выделяют три слабо дифференцированных подвида, тогда как у теньковки – 12 подвидов, среди которых есть хорошо морфологически дифференцированных и относимых некоторыми авторами к отдельным

видам. Степень обоснованности **новизны и достоверности результатов, положений, выносимых на защиту, и научных выводов** не вызывает сомнений.

Работа состоит из следующих глав: Введение, Обзор литературы, Материалы и Методы, Результаты, Обсуждение, Выводы, Список литературы и Приложение. Ее общий объем 177 страниц.

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

В **Обзоре литературы** проводится анализ структуры ареалов и систематики двух видов пеночек, их филогенетических отношений, морфологии и вокализации. Также дается информация о зимовке и путях миграции видов и их экологической специализации. Список литературы включает 191 источник, из которых 148 – на английском языке.

Методы, использованные в работе, представляются мне адекватными и современными. В 12 точках материал собран лично автором, из 21 точки материал предоставлен коллегами. После обнаружения поющего самца на гнездовом участке, его пение записывали на магнитофон; затем самца отлавливали в паутинную сеть, пойманных особей кольцевали, измеряли, фотографировали, брали пробу крови из плечевой вены для генетического анализа. Генотипированию было подвержено 103 образца теньковки и 94 образца веснички. В качестве генетических маркёров для разделения форм исследуемых видов использовали митохондриальный ген цитохрома b (*cyt b*) и 8 ядерных микросателлитных локусов. Анализ морфологических признаков проведен в основном на образцах Зоологического музея МГУ, но также на образцах зоомузеев Санкт-Петербурга, Киева и Новосибирска. Проведены морфологические измерения шести признаков у 378 экземпляров, а также проведен анализ окраски оперения 744 экземпляров. Автором получены фонограммы 230 самцов теньковок из 29 локаций и 146 самцов весничек из

26 популяций, что составило около 30 часов звукозаписи. Для каждого самца измеряли до 10 различных параметров песни.

В **Результатах** первая подглава посвящена молекулярно-генетическому анализу. Анализ микросателлитных локусов веснички не выявил кластеризации образцов. Обнаружено 10 гаплотипов по *сyt b*, но сеть гаплотипов не показала четкого разделения между подвидами веснички. Анализ этого митохондриального маркера у теньковки, напротив, выявил кластеризацию на 9 клад, причем все основные клады соответствуют четырём хорошо разделенным видам, признанным в настоящее время. У теньковки обнаружен 61 гаплотип. Во второй подглаве даны результаты по анализу морфологии. Описана окраска четырех подвидов веснички. Сравнение размеров шести морфологических признаков выявило некоторую кластеризацию выборок по подвидам *trochilus* и *yakutensis*, то есть по самому северному и самому восточному подвидам. Анализ окраски оперения и размеров теньковки приводится для отдельных малоизученных подвидов, т.к. эти параметры у большинства подвидов хорошо изучены. Найдены достоверные различия между подвидами в длине крыльев и хвоста. Проанализирована также формула крыла. Третья подглава посвящена акустическому анализу. У веснички обнаружены достоверные различия между подвидами по некоторым параметрам, но анализ главных компонент отделил лишь номинативный подвид от других подвидов. Из теньковок северной ветви ареала проанализированы вариации песни из 15 популяций. Для кластеризации популяций использовано три независимых подхода. Результаты кластеризации, а также метода главных компонент выявили разделение популяций на две группы: 1) европейские подвиды *collybita* и *abietinus*, 2) гибридные популяции с сибирскими *tristis*. Из теньковок южной ветви ареала проанализированы четыре подвида из Кавказа и Турции. Выявлены интересные закономерности, в частности, сходство подвидов *menzbieri* и *caucasicus*. Поскольку песни азиатских («коричневых») форм

теньковки изучены хуже, чем европейских («зеленых») форм, проведен отдельный сравнительный анализ песен азиатских форм. Показано, что четыре подвида «коричневых» теньковок надежно различаются по двум признакам песни: ее максимальной частоте и скорости исполнения. Проведен отдельный анализ так называемых «вставочных элементов» песни теньковки – тихих звуков, содержащих гармоника, и издаваемых в промежутках между строфами песни. Показано, что структура вставочных элементов относительно однородна у всех самцов, принадлежащих к одному таксону, но разнообразие этих звуков между таксонами относительно высокое. Примечательно, что в зоне контакта и гибридизации *abietinus* и *tristis* вставочные элементы больше напоминают таковые *tristis*, что совпадает с результатами по основной песне. Последний параграф акустического анализа посвящен зоне контакта подвидов теньковки *caucasicus* и *abietinus* в Предкавказье. Показано, что песня теньковки из Предкавказья занимает промежуточное положение между песнями *abietinus* и *caucasicus* также по всем параметрам.

В Обсуждении автор подчеркивает наличие значительно более масштабной биоакустической дифференциации подвидов и географических популяций теньковки по сравнению с весничкой. Автор высказывает предположение, что это различие может объясняться разной историей происхождения видов. Предполагается, что весничка расселялась из одного европейского рефугиума и стремительно двигалась на восток. Напротив, южные обособленные популяции теньковки, возможно, являются древними очагами этого вида, а Западная Европа стала вторичным очагом распространения. В первой подглаве проводится сравнительный анализ морфологии, биоакустики и филогеографии веснички. Автор отмечает интересную закономерность к увеличению общего количества нот в песне и уменьшению уровня разнообразия нот песни с запада на восток. Также обсуждаются две конкурирующие гипотезы истории расселения веснички. В отдельной подглаве обсуждается таксономический статус *evesmanni*; автор

считает необоснованным придания этому таксону статуса подвида. Отдельно обсуждаются особенности южных подвидов теньковки. В частности, высказано предположение, что *caucasicus* возник в результате древней гибридизации *brevirostris* и *menzbieri*. Новый гаплотип с юга Турции автор относит к предковому, близкому к сибирскому *tristis*. Обсуждается также зона контакта в Предкавказье. На основании сравнительного анализа автор предполагает, что в зоне контакта происходит гибридизация *abietinus* и *caucasicus*. Эта зона контакта по ряду характеристик напоминает зону контакта между *collybita* и *abietinus* в Швеции. Обсуждаются отличия киевской популяции теньковки от других популяций *collybita* и *abietinus*. Наконец, обсуждаются «вставочные элементы» у разных форм теньковки. Автор делает вывод, что «вставочные элементы» могут быть использованы в качестве надежного акустического признака в исследованиях таксономии и филогении надвидов *Phylloscopus collybita*. Эти элементы сравниваются с похожими элементами у других видов пеночек, бурой и корольковой. Предполагается, что песни с «вставочными элементами» и без них могут выполнять разные функции, например, привлечения партнера и охраны территории.

В целом хочется отметить, что автор провела огромную и скрупулёзную работу, овладев разными методами, включающие анализ морфологических и акустических признаков и молекулярно-генетический анализ. Автор продемонстрировала знание статистического анализа, умение работать с разными компьютерными программами и литературой. В то же время, у меня имеется несколько вопросов и замечаний, перечисленных ниже.

1. Терминология описания песни. Еще в Обзоре литературы описание песен веснички и теньковки сопровождается сонограммами, на которых, однако не отмечены ноты, мотивы или фразы. Только по ходу чтения работы приходит понимание, что такое элементарная единица песни (нота). Но четко нигде, даже в Методах, это не показано. В Методах показаны некоторые параметры элементов

песни (кстати, элемент – это синоним ноты?), но все равно не все понятно. Например, что такое пиковая частота? Если несколько пиков, то и несколько пиковых частот? И что такое пиковая частота для вставочного элемента, в котором обычно несколько гармоник?

2. Анализ акустических сигналов показал, что в зоне контакта и гибридизации *abietinus* и *tristis* песня и вставочные элементы больше напоминают таковые *tristis*, чем *abietinus*. Это интересный результат, который, впрочем, не обсуждается автором. В обсуждении обращается внимание на другие зоны контакта, в первую очередь, в Предкавказье, в которой записаны промежуточные акустические сигналы. В то же время, уральская зона контакта интересна тем, что в ней доминирует один родительский тип песни. Было бы интересно сравнить митохондриальные гаплотипы из зоны контакта с таковыми из зоны аллопатрии. Проводилось ли генотипирование из зоны контакта *abietinus* и *tristis*?
3. По поводу формирования подвидовой структуры веснички в Обсуждении автор пишет, что эта структура формировалась в Плейстоцене в течение не менее четырех ледниковых периодов. Откуда такое предположение? Филогенетические деревья не датированы, а гипотезы истории расселения веснички не дают четких подсказок, сколько ледниковых периодов эти расселения могли пережить.
4. Из мелких замечаний: в тексте диссертации встречаются некоторые стилистические ошибки и пропуски букв, которые, скорее всего, допущены по небрежности. Автор также часто путает слова «отличия» и «различия».

Тем не менее, считаю, что вышеуказанные замечания никоим образом не умаляют достоинств данной работы. По материалам диссертации автор опубликовала 3 статьи в иностранных журналах и 2 статьи в отечественных журналах. Считаю, что диссертационная работа И.Ю. Ильиной является

прекрасной, законченной научно-квалификационной работой. Актуальность избранной темы, степень обоснованности выводов, сформулированных в диссертации, их достоверность и новизна не вызывают сомнений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диссертация отвечает требованиям, установленным Московским государственным университетом имени М.В.Ломоносова к работам подобного рода. Содержание диссертации соответствует специальности 1.5.12 – Зоология (по биологическим наукам), а также критериям, определенным п.п. 2.1-2.5 «Положения присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М. В. Ломоносова». Диссертационная работа оформлена согласно требованиям «Положения о совете по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова».

Таким образом, соискатель Ирина Юрьевна Ильина заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.12 – Зоология.

Официальный оппонент:

Веденина Варвара Юрьевна

Доктор биологических наук

Главный научный сотрудник с исполнением функций заведующего лаборатории 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.

Контактные данные:

Телефон +7-495-6504225

E-mail: vedenin@iitp.ru

Дата отзыва:

25.03.2024

Специальность, по которой официальным оппонентом защищена
диссертация:

03.02.07 – Генетика (докторская), 03.00.13 – Физиология человека и
животных (кандидатская)