

**ОТЗЫВ официального оппонента**  
**на диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических**  
**наук Марченко Александры Александровны на тему**  
**«Вокальное и репродуктивное поведение у представителей отрядов**  
**Falconiformes и Accipitriformes»,**  
**по специальности 1.5.12 – «зоология»**

Работа посвящена сравнительному изучению вокализации 4-х видов дневных хищных птиц, представляющих два неродственных другу друга отряда – Соколообразные (3 вида крупных соколов) и Ястребообразные (ястреб-перепелятник). В исследовании основное внимание уделено структуре дефинитивного и птенцового репертуаров и развитию вокализации в онтогенезе. В целом, изучение разных аспектов вокализации птиц – довольно популярная тема у орнитологов. Однако, большинство работ посвящено представителям отряда Воробьинообразные. Это примерно половина всех птиц, характеризующиеся рядом особенностей – в частности, вокальным обучением (для полноценного развития некоторых вокализаций молодой птице необходимо слышать звуки взрослых). Все прочие птиц (т.н. Неворобьиные) распределены по 35 отрядам; большинству из них вокальное обучение не свойственно. Удивительно, но вокализация всесторонне, с рассмотрением онтогенеза, изучена лишь у примерно трех десятков видов Неворобьиных (из около 5000). При этом интересующие диссертанта виды в эту выборку не входят. Это определяет актуальность рассматриваемого исследования в области изучения вокализации Неворобьиных птиц – именно, принципов ее структуры и организации, а также эволюции. И позволяет надеются на получение новых интересных результатов и обобщений. К слову, именно так в итоге и вышло. По результатам своего исследования А.А. Марченко удалось сделать заключения в том числе и общего характера. Они нашли отражение не только в тексте диссертации, но и в опубликованной в

2021 г. в Зоологическом журнале ее обзорной статье «Вокальный онтогенез неворобьиных птиц».

Текст диссертации изложен в рукописи объемом 149 страниц и содержит: введение, 7 глав, заключение, выводы, раздел «Апробация работы» (представляющий собой список работ, опубликованных по теме диссертации), список использованной литературы и приложение. В списке использованной литературы – 151 название, из которых большинство (129) на иностранных языках.

Во Введении автор обосновывает актуальность своего исследования, формулирует цели и задачи, раскрывает «Основные положения, выносимые на защиту», а также, в нескольких подразделах, показывает формальное соответствие своей работы полноценному научному исследованию. Уже с первых страниц раздела диссертант указывает на две логические части своей работы. Первая, основная, посвящена вокализации и базируется на изучении всех 4-х модельных видов. Вторая направлена на выяснение сезонной динамики двух гормонов (тестостерона и кортикостерона) у одного вида – ястреба-перепелятника. Несмотря на то, что уровень гормонов безусловно влияет на вокализацию, логическая необходимость включать в диссертацию (посвященную главным образом вокализации) гормональный анализ мне осталось до конца не понятной. Отмечу, что и без этого «гормонального» раздела (к тому же, выполненного всего на одном виде) диссертация была бы гармоничным законченным исследованием. Вероятно, именно включение в диссертацию гормонов привело к очень уж общей, на мой взгляд, формулировке цели: «...изучение вокального и репродуктивного поведения...».

Особо отмечу, что во Введение мне очень понравилась формулировка «Основных положений, выносимых на защиту». Они лаконичные и понятные – и, что также важно, ясно показывают, в том числе для неспециалиста, значимость достижений диссертанта в области изучения вокализации птиц, а также их гормонального статуса.

Глава 1 посвящена обзору литературы. Она состоит из трех разделов. Первый посвящен вокализации. Здесь, во-первых, подробно рассматривается структура звуко-производящего органа птиц (сиринкса) и механизмы звуко-продукции, в том числе – у модельных групп. Далее, анализу подвергаются имеющиеся данные о развитии вокализации Неворобьиных птиц. Этот раздел в определенной степени выходит за рамки обзора литературы, поскольку содержит также аналитическую компоненту. Это оставляет очень хорошее впечатление. Автор пишет, что «закономерности развития сигналов следует искать скорее в связи с типом онтогенеза птенцов, а не систематическим положением вида.». И далее последовательно рассматривает сначала имеющиеся представления о типологизации онтогенеза разных видов птиц, а затем – литературные данные о развитии вокализации в связи с типом онтогенеза того или иного вида. Показано, что простой причинно-следственной связи, как можно было бы думать, здесь нет.

К недостатку этой части главы 1 следует отнести отсутствие сведений о структуре и организации дефинитивных репертуаров разных видов Неворобьиных птиц, в том числе – Сокообразных и Ястребообразных. Между тем, этому вопросу уделено значительное внимание в тексте диссертации. А результаты отражены в Положениях 1 и 2 и в Выводах 2–5. При этом особенности развития вокализации отражены только в одном Положении (№3) и в одном Выводе (№1). Дефинитивная вокализация модельных видов – по литературным данным – кратко рассматривается в заключительной, третьей, части главы 1. Однако, на мой взгляд, этого недостаточно, и данные о других видах Неворобьиных были бы уместны.

Следующий раздел главы 1 довольно краткий и посвящен влиянию двух гормонов на поведение птиц. Тем менее, основные влияния здесь упомянуты. Указанная краткость контрастирует с тем, как подробно А.А. Марченко рассмотрела литературные данные по развитию вокализации в онтогенезе. Это, на мой взгляд, дополнительно свидетельствует о некоторой искусственности включения в работу данных по гормонам.

Наконец, заключительный раздел посвящен биологии изученных видов. Этот раздел оставляет очень хорошее впечатление – в нем полно, хотя и лаконично, изложены основные литературные данные. Наличие такого раздела следует отнести к достоинствам рукописи, поскольку позволяет читателю лучше понять полученные результаты.

Глава 2 называется «Материалы и методика». Это часть диссертация написано достаточно подробно, что является несомненным плюсом работы. Здесь детально расписано, как именно работали с птицами, как записывали звуки, каким образом их измеряли, и составляли затем выборку для статистического анализа. Также четко расписаны процедуры, применявшиеся для взятия проб в рамках гормонального анализа. Для решения большинства задач использована репрезентативная выборка, а методика в целом соответствует мировому уровню. Таким образом, в корректности полученных результатов сомневаться не приходится. Небольшим минусом является использованием автором только одномерной статистики, на фоне полного игнорирования многомерных подходов. Однако, в данном конкретном случае, использование лишь одномерных статистик может быть вполне достаточно. То есть отсутствие многомерных моделей не является критичным – хотя и несколько умалывает достоинства диссертанта как аналитика.

Главы 3 и 4 – описательные, они посвящены вокализации взрослых птиц (глава 3) и птенцов (глава 4). Фактически, это первое в мировой науке достаточно строгое описание вокальных репертуаров четырёх видов дневных хищных птиц. А возможно, и дневных хищных птиц вообще – на примере изученных модельных видов. Хотя объем акустических данных заметно различается для разных видов, А.А. Марченко тем не менее удалось подметить особенности вокального репертуара каждого вида, как дефинитивного, так и птенцового, а также – выявить преемственность между одним и другим.

Описание репертуаров выполнено очень качественно. Это касается, во-первых, текста, где исчерпывающие описаны спектральные характеристики и приведены частотно-временные параметры каждого из выделенных типов

звуков, а также проведены межполовые и межвидовые сравнения, и сравнения звуков птенцов разного возраста между собой и с дефинитивным репертуаром данного вида. Проанализированы, пусть только на качественном уровне, нелинейные феномены в звуках. Указаны особенности использования разных типов звуков, что позволяет судить о функции. Правда – только в условиях питомника. Однако, эти данные представляют немалый интерес, так как собрать аналогичный материал в природе сложно. Во-вторых, отмечу прекрасно выполненные рисунки – как самих звуков, так и распределений значений тех или иных частотно-временных параметров. Каждый рисунок сопровождается видовой «иконкой», позволяющей быстро понять о каком виде идет речь – а также украшающих иллюстрацию. В этой главе, при проведении различных сравнений, не лишней, строго говоря, была бы многомерная статистика, о чем уже говорилось выше. Тем не менее, основные выводы от ее использования скорее всего не изменились бы.

Глава 5 посвящена изучению уровней тестостерона и кортикостерона у ястреба-перепелятника в течение года. Показано, что уровни этих гормонов меняются, причем по-разному у размножающихся и не-размножающихся птиц. Кроме того, не-размножающиеся птицы имеют ожидаемо более низкий уровень кортикостерона. Наконец, экспериментальным путем выяснено, что удержание птицы в руках в течение 15 мин не приводит к достоверному повышению уровня кортикостерона. Последний результат получен в условиях вольерного содержания на птицах, которых неоднократно брали в руки. Таким образом, распространять его на другие виды и/или на дикую природу следует с осторожностью. Однако, практическое значение для вольерного разведения хищных птиц здесь несомненно.

Как уже говорилось, связь этой гормональной части работы с предыдущей, акустической, не очевидна. Хотя, в принципе, А.А. Марченко могла бы здесь «перекинуть мост» к акустике. Я имею ввиду, что, судя по разделу III.2 главы 3, автор располагает материалом, позволяющим сравнить уровни тестостерона и кортикостерона у разных пар ястребов-перепелятников

с их вокальной активностью и частотой использования тех или иных звуков в разные сезоны года. Однако, такой попытки почему-то сделано не было.

Обсуждение (глава 6) четко структурировано – здесь выделено по 1–2 раздела для каждой из трех глав результатов (главы 3–5). Такой подход имеет как достоинства, так и недостатки. К достоинствам можно отнести последовательное и четкое обсуждение каждого результата, а к недостатку – отсутствие обобщения всех результатов в их совокупности. Таково мое общее замечание к обсуждению, носящее, впрочем, дискуссионный характер.

В первой части Обсуждения сравниваются дефинитивные репертуары изученных видов, а также обсуждается функциональное значение разных звуков. В целом, текст этой части изложен логично, но есть два комментария. (1) Рассматривая вокализацию изученных видов, особенно соколов, А.А. Марченко настойчиво пытается объяснить межполовые и межвидовые различия зависимостью от размера тела – и, соответственно, звукопроизводящего органа. Более того, диссертант выносит эту мысль в вывод 4. Между тем, собственные данные автора сплошь и рядом противоречат четкой связи частотных параметров криков с размером тела. А включение этого тезиса в выводы вообще кажется мне некорректным, поскольку диссертант прямого сопоставления частотных параметров и размеров тела конкретных особей не проводила. (2) Далее, мне остался не до конца понятным тезис о том, что «репертуар ястреба-тетеревятника менее разнообразен, а сигналы менее изменчивы, чем у соколов» (это заключение вынесено в Положение 2). Анализ собственно изменчивости сигналов у разных видов мне не удалось найти в тексте диссертации – хотя сделать его было бы не очень сложно. Что касается разнообразия репертуара, то этот тезис основан на том, что «репертуар соколов (в отличии от ястреба-тетеревятника) включает разные по структуре токовые сигналы самцов и самок (у балобана и кречета), а также несколько разных тревожных сигналов, употребление которых зависит от контекста» (Положения 2). Между тем, общий репертуар ястреба-тетеревятника лишь незначительно меньше, чем у соколов – 5 против 6 типов сигналов. Кроме

того, в репертуаре этого вида присутствует специальная вокализация, используемая при копуляции. Таким образом, тезис о разной глубине дифференциации видовых репертуаров в отрядах Соколообразные и Ястребообразные кажется мне недостаточно обоснованным.

Далее, А.А. Марченко последовательно рассматривает птенцовые репертуары, сравнивает вокализацию взрослых птиц и птенцов, отдельно останавливается на вокализации балобана при кормлении птенцов, а также обсуждает результаты гормонального анализа. Эти разделы диссертации написаны компактно и лаконично, логика изложения не вызывает вопросов.

Смысловую часть диссертации завершают Заключение и Выводы. Выводы написаны хорошо, они краткие и логичные. Вопрос вызывает лишь вывод 2, о чем сказано выше.

Говоря о работе в целом, отмечу, что она производит очень хорошее впечатление. В тексте довольно мало опечаток, а рисунки качественные и наглядные. Диссертация хорошо структурирована, что положительно характеризует А.А. Марченко как аналитика. Наконец, собран и грамотно обработан представительный оригинальный материал. Это позволило диссертанту сделать ряд обобщений общего характера. Я говорю, прежде всего, о выводе 1 («Развитие вокализации у птенцов дневных хищных птиц имеет больше сходства с вокальным онтогенезом выводковых, чем птенцовых...»), который, по сути, ставит под серьезные сомнения существующие представления о связи развитии вокализации с типом онтогенеза птенцов. Большой интерес в рамках изучения эволюции вокализации птиц представляет положение 2 («Репертуар у соколов более разнообразен и сложен, чем у ястреба-тетеревятника») – в случае, если оно будет лучше обосновано (см. комментарий выше). Если положение 2 верно, то получается, что более молодая группа (сокола) обладает и более дифференцированным и разнообразным репертуаром – несмотря на принципиальное сходство поведения и жизненных стратегий соколов и ястребов. На мой взгляд, важным дополнением и уточнением наших знаний о

гормонах птиц является вывод 6 («У дневных хищных птиц сезонная динамика уровня тестостерона выражена слабее и концентрация тестостерона на порядок ниже, чем у воробьинообразных...»). Значимость всех этих обобщений выходит далеко за рамки только лишь изучения дневных хищных птиц. Поэтому рассматриваемая работа вносит свой заметный вклад в орнитологию в целом.

### 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 присуждения ученых степеней в Московском государственном университете имени М. В. Ломоносова. Диссертационная работа оформлена согласно приложениям № 5, 6 Положения о диссертационных советах Московского государственного университета.

Таким образом, соискатель Марченко Александра Александровна заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.12 – «зоология».

**Официальный оппонент:**

**Опаев Алексей Сергеевич**

доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник

лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации

ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,

119071, г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33



Контактные данные:

Телефон: 8 (91

Электронная п

7 ноября 2022 года

Специальность, по которой официальным оппонентом защищена диссертация:  
03.02.04 – «зоология» (докторская) и 03.00.08 – «зоология» (кандидатская).

Подпись старшего научного сотрудника ФГБУН Институт проблем экологии  
и эволюции им. А.Н. Северцова РАН Опаева Алексея Сергеевича  
удостоверяю: