

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию на соискание ученой степени

кандидата биологических наук **Зайцевой Александры Сергеевны**

«Особенности вокального онтогенеза двух видов мелких пустынных

млекопитающих: пегого поторака и жирнохвостой песчанки»

по специальности 03.02.04 – зоология

Диссертация Зайцевой А. С. посвящена описанию онтогенеза акустической коммуникации у детенышей пегого поторака и жирнохвостой песчанки и сравнению звуковых и ультразвуковых сигналов детенышей и взрослых особей. Детеныши у мышевидных грызунов рождаются слаборазвитыми: голыми, слепыми и неспособными поддерживать постоянную температуру тела. Поэтому они не могут обходиться без родительской заботы: кормления, обогрева, защиты и вылизывания родителями (Громов, 2013). Это подразумевает постоянный контакт между выводками и родителями, который поддерживается, в том числе и акустическими сигналами. У всех изученных видов мышевидных грызунов детеныши в первый месяц жизни активно издают звуковые и ультразвуковые сигналы, что важно для выживания выводка (D'Amato et al., 2005; Ehret, 2005; Hahn, Lavooy, 2005; Thornton et al., 2005). Несмотря на довольно обширную литературу по данной теме изменения структуры и встречаемости вокализаций в процессе роста и развития изучены лишь для очень небольшого числа видов (Campbell et al., 2014; Schneiderová, 2014). Физический рост тела и формирование источников звука должен приводить к количественным изменениям их параметров, в частности к снижению основной частоты (Никольский, 1984). Развитие моторных и поведенческих навыков может приводить к качественным изменениям в использовании разных типов звуков и ультразвуков (некоторые типы исчезают, другие появляются, третьи меняют свою функцию) (Schneiderová, 2014). Одновременное исследование физического роста и развития, а также вокального онтогенеза на продолжительном отрезке времени позволило диссертанту детально изучить изменения количественных и

качественных признаков в различных типах криков у двух видов мелких млекопитающих, что вносит существенный вклад в понимание тонких механизмов коммуникации и этим определяется актуальность рассматриваемой диссертации.

Основная цель исследования, сформулированная автором, **сопоставить онтогенез звуковых и ультразвуковых криков с развитием морфометрических признаков у пегого путорака и жирнохвостой песчанки в неволе**. Объектами исследования были выбраны два вида мелких млекопитающих: пегий путорак *Diplomesodon pulchellum* (отряд Насекомоядные, Insectivora) и жирнохвостая песчанка (отряд Грызуны, Rodentia).

Диссертация изложена на 229 страницах, состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, списка публикаций по теме диссертации, списка литературы и двух приложений, включающих 10 таблиц. Работа оформлена 26 рисунками и включает 24 таблицы в тексте. Автор показывает хорошее знание тематики, список процитированной литературы включает 367 источника, из них 336 на иностранном языке.

В коротком **введении** приведено обоснование выбора темы и объектов исследования, сформулированы цели и задачи, дана формальная характеристика диссертации.

Первая глава посвящена обзору литературы и подразделяется на 6 подглав, освещающих разные стороны исследуемой проблемы: продукция звука и ультразвука у млекопитающих, изменение структуры звуков у млекопитающих в течение онтогенеза, вокальные корреляты эмоций в криках млекопитающих, функции ультразвуковых криков, вокальное поведение и диапазоны слуховой чувствительности у землероек и песчанок, биология изучаемых видов. Обзор занимает 43 страницы.

Вторая глава посвящена методам исследования и касается только описанию условий содержания и экспериментальной процедуре для каждого вида. Объем материала очень большой – было получено 18 выводов пегого

путорака, проведены измерения 69 детенышей и записаны от них звуки, и 19 выводков жирнохвостой песчанки, проведены измерения 66 детенышей и записаны от них звуки, кроме того проведены измерения и записаны звуки от 20 взрослых животных каждого вида.

Формирование выборок морфометрических измерений и акустических параметров звуков разных типов для статистического анализа значительно различалось в зависимости от поставленных задач, поэтому каждая последующая глава начинается с раздела о формировании выборки.

Каждая последующая глава (а их еще 6) соответствует поставленным 6 задачам исследования. Они имеют сходную структуру из 3х подпунктов: методическая часть – сбор и анализ данных, изложение результатов и обсуждение для каждого вида отдельно.

Третья глава посвящена постнатальному росту и развитию отдельно детенышей пегого путорака, отдельно детенышей жирнохвостой песчанки и затем сравнению этих двух видов. Было отмечено, что детеныши пегого путорака развивались быстрее детенышей жирнохвостой песчанки по всем показателям.

Четвертая глава посвящена описанию вокальных репертуаров путорака и жирнохвостой песчанки. У пегого путорака было выделено 8 типов звуков 4-х структурных классов: пiski, джики, щелчки и хныканье детенышей. Все типы звуков, кроме хныканья регистрировали и у взрослых животных. Во всех типах криков, кроме плоских высокочастотных писков, энергия крика с возрастом поднималась в область более высоких частот у взрослых по сравнению с детенышами. Во всех типах писков основная частота криков детенышей не отличалась от основной частоты криков взрослых, в джиках и щелчках, она была более низкой у детенышей, а не у взрослых особей. Таким образом, вокальный онтогенез пегого путорака отличается от ожидаемого для млекопитающих, в течение которого обычно происходит снижение основной частоты по мере взросления. У пегих путораков не было обнаружено ультразвуковых криков.

У жирнохвостой песчанки было выделено 4 типа звуков 2-х структурных классов в звуковом диапазоне: пiski и щелчки, из которых у взрослых особей сохраняются в вокальном репертуаре только 2 типа звуков. Значения основной частоты высокочастотных писков детенышей были ниже таковых у взрослых, а длительность писков больше, что также отличается от ожидаемых изменений частоты при увеличении размеров тела у млекопитающих (Никольский, 2007; Matrosova et al., 2007).

У жирнохвостой песчанки были описаны 18 типов ультразвуковых сигналов у детенышей и 24 типа у взрослых особей в диапазоне 18-120 кГц. Общими для детенышей и взрослых были 16 ультразвуковых криков, причем у детенышей длительность ультразвуковых криков выше, чем у взрослых, тогда как пиковая частота и все значения основной частоты были выше у взрослых песчанок.

Пятая глава посвящена анализу влиянию возраста на использование разных типов звуков детенышами по мере взросления. Было показано, что использование различных типов криков детенышами пегого поторака меняется в течение развития. Встречаемость длинных низкочастотных писков была максимальной с 5-6 по 15-16 день жизни, что примерно соответствует времени открытию ушей и глаз, а также развитию поведения караваннинга – следованию за матерью.

Как и у пегого поторака, использование различных типов криков детенышами жирнохвостой песчанки меняется в онтогенезе. Наиболее часто и детеныши, и взрослые особи издают щелчки. Писки трех разных типов с одинаковой вероятностью встречаются у детенышей от рождения до 13-14 дневного возраста. Однако у взрослых песчанок остаются только высокочастотные писки. Необычным по сравнению с другими видами грызунов является появление ультразвуковых криков у детенышей жирнохвостой песчанки не с рождения, а только с 5-6 дня жизни.

Шестая глава посвящена влиянию возраста, веса и размеров тела на структуру типов звуков детенышей пегого поторака по мере взросления. Ни для

одного из типов криков детенышей пегого путорака не было показано снижения основной частоты с возрастом, характерного для большинства млекопитающих (Fitch, Hauser, 2002; Никольский, 2007). Лишь частота пульсации джиков непрерывно увеличивалась с возрастом.

Почему-то автор не проводит аналогичный анализ для жирнохвостой песчанки.

Седьмая глава посвящена описанию поведения вибрации пегого путорака. Такое поведение впервые описано для насекомоядных. Автор предполагает, что вибрация тела служит для сейсмического исследования плотности субстрата. Надо отметить, что автор обнаружил не только крайне интересный феномен, но и очень креативно подошел к решению вопроса, как его зафиксировать. Поскольку чувствительности записывающей аппаратуры не хватает, чтобы регистрировать вибрацию такого крохотного животного, в качестве усилителя был использован барабан, на который помещали животное во время эксперимента.

Восьмая глава посвящена анализу влиянию дискомфорта на ультразвуковые крики жирнохвостых песчанок. Поскольку запись акустических сигналов детенышей жирнохвостой песчанки проводили в трех стандартных ситуациях: изоляция от выводка и родителей, измерения и удержания в руках в положении на спине, то у автора была возможность сравнить характеристики записанных сигналов в разном возрасте при разных экспериментальных ситуациях. Сравнивали две ситуации – изоляцию и удержание, причем вторую ситуацию считали более стрессовой для детеныша. Зайцева А.С. обнаружила, что частота следования криков была выше на стадии Изоляции (с меньшим уровнем дискомфорта по мнению автора), в то время как пиковая частота и три четверти слитых криков были выше на стадии Удержания (с большим уровнем дискомфорта по мнению автора). Кроме того, возраст оказывал достоверное влияние на значения акустических параметров на разных стадиях опыта. Так частота следования отличалась в разных ситуациях только с 10 по 18 сутки, а пиковая частота и четверти ультразвуков различались между ситуациями только с 14 по 36 сутки.

Тем не менее, автор заключает, что удалось показать универсальность в изменении акустических параметров криков при дискомфорте, в том числе и ультразвуковых сигналах.

На мой взгляд эта глава очень слабая и по аргументации исходных посылов и по полученным данным. Автор предполагает, что для детеныша уровень дискомфорта выше при удержании его в руке в положении на спине, а не при изоляции его от выводка и матери. На самом деле это утверждение спорное. Частота следования сигналов обычно увеличивается при увеличении уровня дискомфорта, у автора она была меньше в ситуации, которую автор оценивал, как более высокий уровень дискомфорта. Думается, что в разных возрастах детеныша описанные ситуации, при котором записывали звуки, могла иметь разное значение: в более раннем возрасте Изоляция – ситуация более стрессорная для детеныша, чем положение на спине, но в контакте с теплыми пальцами исследователя. Напротив, в старшем возрасте, когда у детенышей уже сформировывается терморегуляция и они активно начинают передвигаться – удержание на спине может вызывать больший дискомфорт. Таким образом вывод, что были получены подтверждения об универсальных акустических признаках эмоционального возбуждения как в звуковых, так и в ультразвуковых криках у млекопитающих, требует более четкой аргументации, хотя скорее всего он верен.

Заключение изложено всего на 3 страницах и повторяет основные находки автора, изложенные в каждой главе.

Выводы отвечают на все вопросы, поставленные в задачах исследования. Диссертационная работа очень полно представлена в публикациях: 8 статей в рецензируемых журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова, одна научно-популярная статья и 13 тезисов конференций, из которых 9 иностранных.

Автореферат отражает содержание диссертации.

Общее впечатление от работы положительное, видна большая работа автора, глубокое знание материала и тщательный анализ полученных данных. Однако работа не производит целостного впечатления. Она состоит как бы из двух отдельных хорошо выполненных диссертаций, слабо связанных между собой, но выполненных по сходной методике на двух видах. На мой взгляд одной из них хватило бы, чтобы блестяще защититься. Но когда они сведены вместе, то очень не хватает общего обсуждения, которое бы отвечало на заявленный в введении вопрос: «есть ли какое-либо сходство в вокальном поведении у представителей систематически отдаленных таксонов», связанное с «распространением выбранных видов в аридных песчаных местообитаниях и, которые специализируются на ловле животной пищи».

Также я бы опустила 8 главу, о которой я писала выше. Вместо нее надо было бы дать анализ влияние возраста, веса и размеров тела на структуру типов звуков детенышей жирнохвостой песчанки, как это было сделано в 6 главе для пегого поторака.

Кроме этого есть целый ряд мелких замечаний по тексту диссертации. Хотя работа изложена хорошим языком, в тексте встречаются нелогичные или не удачные выражения. Например, на С 13. «Таким образом, хотя нельзя отрицать важность ларинкса для вокализации, следует помнить, что изначально эта была структура, обеспечивающая газообмен и защищающая трахею от попадания частиц пищи (Fitch, Hauser, 2002).» - нелогичное утверждение. С.100 «Сдвиг энергии в область высоких частот в криках взрослых **результативался** в достоверно больших значениях пиковой частоты и всех трех квартилей». - неудачное выражение.

Есть целый ряд неточных высказываний:

С. 7. Отряд Насекомоядные, **Insectivora**. - название устаревшее, сейчас отряд называется **Eulipotyphla**, а в международном справочнике Mammal Species of the World (2005) поторак относится к отряду **Soricomorpha**.

С. 8. Автор пишет: «Впервые были получены подтверждения об универсальных вокальных ключах кодирования дискомфорта в звуковых и ультразвуковых

криках млекопитающих». Это не совсем так - универсальные вокальные ключи кодирования дискомфорта в звуковых криках были описаны ранее (например, обзор Briefer, 2012)

С. 9. Автор пишет: «Хотя насекомоядные до последнего времени считались предшественниками появления эхолокационных криков у летучих мышей, ни взрослые, ни детеныши пегого путорака не издают ультразвуковые крики в ситуациях, потенциально способствующих эхолокации». Это фраза из положений, выносимых на защиту, но не понятно причем здесь эхолокация, если цель работы «онтогенез звуковых и ультразвуковых криков» и дизайн эксперимента с детенышами не предполагал ситуации «потенциально способствующих эхолокации».

С. 178. В Выводе 1 автор пишет: «Физический рост и **развитие сенсорных систем** детенышей пегого путорака происходило быстрее, чем у бурозубок, но медленнее, чем у белозубок, тогда как детеныши жирнохвостой песчанки развивались несколько медленнее детенышей других видов песчанок. Рост тела и **развитие сенсорных систем** только в незначительной степени определяло онтогенез вокализаций у обоих видов». В тексте диссертации упоминание развития сенсорных систем нет и впервые эта формулировка появляется в выводах. Развитие сенсорных систем в работе не изучали, возможно автор имел ввиду сроки открывания глаз и слуховых проходов.

В методике на С. 56 написано, что у пегих путораков были «исследованные животные **3-6** поколения», а на С. 57 «три **самки природные** и остальные **1-5** поколения».

Есть ряд высказываний, которые я восприняла как спорные утверждения.

С. 166. Автор пишет: «Мы полагали, что животное воспринимает Изоляцию как менее дискомфортное состояние по сравнению Удержанием» - спорное утверждение

С. 173. Автор пишет: «В заключении можно сказать, что нам впервые удалось показать универсальность в изменении акустических параметров криков при дискомфорте, в том числе и ультразвуковых». В работе было показано, что

только частотные параметры ультразвуков отвечали общим закономерностям и то не во всех возрастах.

Вызывает вопрос почему в некоторых таблицах автор выделяет жирным шрифтом достоверные значения не $p < 0.05$, как заявлено в методике, а в табл. 8 – $p < 0.0071$, в табл.13 – $p < 0.025$, а в табл 21 и 22 – $p < 0.016$.

В тексте много опечаток, в том числе в списке литературы.

Например, перепутан год издания: в тексте Hauser, 1998 - в списке 1989; в тексте Darwin, 1878 – в списке 1872; в тексте Poduschka, 1977 – в списке 1997; в тексте Мовчан, Шибков, 1983 – в списке 1984; в тексте Dryden, 1968 – в списке 1970; в тексте Nakano et al., 2012 – в списке 2013; в тексте Barros et al., 2010 – в списке 2011; в тексте Klauer et al., 1987– в списке 1997; в тексте Smith, 1972– в списке 1982.

Разное написание фамилий, например: de Fanis и De Fanis; Pollerman и Pollermann; Paniytina и Panyutina; Blumstien и Blumstien

На ряд представленных в списке литературы источников нет ссылки в тексте, например:

Brudzynski S.M. Communication of emotions in animals // In Encyclopedia of Behavioral Neuroscience. Edited by Koob G.F., Le Moal M., Thompson R.F. Oxford: Academic Press/Elsevier. 2010a, V.1. P. 1302-307.

Blumstein D.T., Daniel J.C. Yellow-bellied marmots discriminate between the alarm calls of individuals and are more responsive to calls from juveniles // Animal Behaviour. 2004. V. 68. P. 1257-1265.

Blumstein, D.T., Munos, O., 2005. Individual, age and sex-specific information is contained in yellow-bellied marmot alarm calls // Anim. Behav. 2005. V. 69. P. 353-361.

Lieblisch A., Symmes D., Newman J.D., Shapiro M. Development of the isolation peep in laboratory-bred squirrel monkeys // Anim. Behav. 1980. V. 28. P. 1-9.

Seaforth R.M., Cheney D.L. Production, usage, and comprehension in animal vocalizations // Brain Lang. 2010. V. 115. P. 92-100.

Barrionuevo F.J., Jimenez R. Developmental stages and growth rate of the mole *Talpa occidentalis* (Insectivora, Mammalia) // J. Mammal. 2004. V. 85. P. 120–125.

Нет в списке литературы ряд источников, на которые есть ссылки в тексте, например: С.35 Elwood, 1977; С.165. Вахрушева и Ильченко, 1995; С 143 Константинов и др., 1987; Barrionuevo et al., 2004.

Однако, все замечания носят частный характер, и не снижают ценности исследования. Полученные результаты вносят существенный вклад в изучение тонких механизмов коммуникации и его развития в онтогенезе.

Настоящая диссертация отвечает требованиям, установленным Московским государственным университетом имени М.В. Ломоносова к работам подобного рода. Содержание диссертации соответствует паспорту специальности 03.02.04 – зоология (по биологическим наукам), а также критериям, определенным п.п. 2.1-2.5 Положения о присуждении 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 Зайцева Александра Сергеевна заслуживает присуждения искомой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.04 – «зоология».

Доктор биологических наук, доцент
старший научный сотрудник лаборатории
поведения и поведенческой экологии
млекопитающих

Рутовская Марина Владимировна

Специальность, по которой официальным оппонентом защищена диссертация:
03.02.04 – «зоология»

Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт проблем
экологии и эволюции им. А.Н.Северцова
Российской академии наук

Россия, 119071, Москва, Ленинский пр., д. 33

<http://www.sevin.ru>

факс 8(495)954-55-34

e-mail: sevin@sevin.ru

17 августа 2021 г.

