

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию

Севастьянова Никиты Сергеевича «Эволюция брачных сигналов и видообразование саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae)», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.8 –

«Математическая биология, биоинформатика»

Исследование Н.С. Севастьянова посвящено моделированию направлений эволюции двух типов сигналов у саранчовых подсемейства Gomphocerinae. Выбранные сигналы – призывной сигнал и сигнал ухаживания – критически важны в организации межполовых взаимодействий и потому играют важнейшую роль в жизни этих насекомых. Кроме того, выбранные объекты могут выступать удобной модельной группой для выявления общебиологических закономерностей, касающихся коммуникации животных и эволюции коммуникативного поведения. Ранее изучению этих вопросов у Gomphocerinae было уделено недостаточно внимания. Все сказанное определяет **актуальность и научную новизну исследования.**

Диссертация изложена на 196 страницах и включает следующие разделы: «Введение», «Обзор литературы», «Материалы и методы исследования», «Результаты и обсуждение», «Выводы», «Заключение», «Благодарности», «Список литературы», «Приложения». Раздел «Результаты и обсуждение» разделен на пять глав. Таким образом, структура текста не вполне типична для кандидатских диссертаций и вообще научных работ в том отношении, что Результаты не всегда явно отделены от их обсуждения. Несмотря на отступление от устоявшихся правил, рукопись построена удачно: с точки зрения восприятия информации она хорошо структурирована, написано компактно и легко читается. Список литературы включает 199 источников, большинство из которых (174) – на иностранных языках. В диссертации имеется 11 таблиц, 35 рисунков и 34 приложения. Опечатки попадают регулярно, но впечатление от рукописи сильно не портят.

В разделе «Введение» формулируются цель и задачи. Задачи сформулированы очень конкретно, что производит хорошее впечатление. А вот вторая часть Цели, на мой взгляд, дезориентирует читателя: «...описать возможные механизмы и факторы эволюции коммуникации в ходе видообразования». Дело в том, что автор, по сути, не занимался описанием таких механизмов и факторов. Его данные, безусловно, подходят для того, чтобы оценить (обсудить) их соответствие тем или иным эволюционным сценариям, но едва ли для того – чтобы описать факторы и тем более механизмы эволюции.

Далее, во Введение настойчиво проводится идея о том, что эволюция сигналов саранчовых концептуально может происходить лишь двумя не исключающими друг друга способами: под действием полового отбора и под влиянием вокализации других видов симпатричных саранчовых для минимизации ошибок распознавания (концепция «акустической ниши»). Некоторые другие гипотезы на этот счет лишь очень кратко упоминаются на с. 22 в разделе «Обзор литературы». Кроме того, предполагается что эволюция акустических сигналов скорее является «атомизированной» – т.е. отдельные признаки либо группы связанных признаков эволюционируют независимо друг от друга. Таким образом, Н.С. Севастьянов изначально загоняет себя в некие рамки при интерпретации данных. Эти рамки далее отчетливо прослеживаются в разделе «Результаты и обсуждение».

Во Введении обоснована научная новизна и теоретическая значимость работы, раскрыта методология исследования, приведены Положения, выносимые на защиту, информация о степени достоверности результатов, апробации работы и личном вкладе автора. За исключением Положений, эти разделы не вызывают вопросов. Что же касается Положений, выносимых на защиту, то некоторые приведенные там обобщения я рассмотрю в заключительной части отзыва (см. комментарии а–г к главе 5 раздела «Результаты и обсуждение»).

Раздел «Обзор литературы» производит очень благоприятное впечатление. Его интересно читать, он формирует вполне полную картину состояния дел в интересующей диссертанта отрасли науки. Однако, имеется ряд частных замечаний и комментариев:

а) На с. 14. автор пишет: «Показано, что некоторые мышцы, осуществляющие стридуляционные движения, являются бифункциональными, приводящими в движение как крылья, так и ноги. Это послужило основанием гипотезы о происхождении стридуляции из полета.». Полагаю, это требует пояснения: не ясно, как из этого следует происхождение стридуляции именно из полета, а не из движения ног.

б) При обсуждении терминологии на с. 14–15 автор справедливо отмечает отсутствие устоявшихся определений применительно к акустической сигнализации саранчовых. Однако, с моей точки зрения, при обсуждении терминологических проблем автор допустил свои собственные дополнительные неточности. Так, Н.С. Севастьянов не вполне корректно переводит термин «syllable» как «серия»: ведь дословным переводом этого слова с английского является «слог». При этом «syllable» может быть базовым структурным компонентом серии: например, «АААААА» – это серия, а «А» – «syllable», который может состоять из одного или нескольких разных звуков. Сигнал (с. 15) едва ли может быть эквивалентен термину “acoustic output”, поскольку сигнал подразумевает

наличие значения («сигнал тревоги», например). Полагаю, что обозначенные неточности (особенно – syllable) могут мешать диссертанту корректно обсуждать терминологические системы более ранних авторов.

в) На с. 19 сказано, что «в случае аллопатрического видообразования высокая сложность полового поведения может также привести к высокой скорости эволюции прекопуляционных барьеров в процессе усиления изоляционных барьеров». Непонятно, при чем тут сложность?

г) На с. 19. читаем: «У саранчовых, напротив, не частотные, а амплитудно-временные параметры сигнала определяют акустическую нишу вида». Я не вполне согласен с понимаем автором «акустической ниши». Виды занимают разные ниши, если их акустические сигналы не перекрываются по той или иной оси – например, по частоте или времени (вокализируют в разное время). В этом смысле различие между симпатрическими видами саранчовых в амплитудно-временных параметрах сигналов не говорит о том, что они занимают разные акустические ниши: они просто имеют разные по структуре звуки. Иными словами, концепция «акустической ниши» – это не столько про отличия, сколько про отсутствие перекрывания по той или иной оси. Отсутствие или минимизация перекрывания, в свою очередь, уменьшает «маскирующий эффект» (помехи) одного сигнала другим.

д) Рассматривая роль полового отбора в эволюции акустических сигналов саранчовых автор фактически не касается основополагающих вопросов: (1) как часто во время ухаживания самка «отвергает» самца и (2) насколько это связано с параметрами его сигнала ухаживания? Иными словами, есть ли данные о дифференцированном успехе самцов у самок в зависимости от структуры вокализации? Между кажется, этот вопрос важен для понимания того, можем ли мы в принципе говорить о половом отборе в данном случае. При этом Н.С. Севастьянов указывает, что «многие виды-двойники у гомфоцерин могут относительно легко скрещиваться в лабораторных условиях в отсутствие выбора». Т.е. даже различия в сигналах ухаживания между разными видами оказывается не так уж и существенны – что тогда говорить о меж-индивидуальных различиях?

Раздел «Материалы и методы исследования» показывает, что Н.С. Севастьянов успешно освоил основные современные методы, приложимые к его данным. В целом, уровень методической подготовки диссертанта полностью соответствует, а скорее даже превышает тот, который следует ожидать от кандидата биологических наук. Автор участвовал в сбор материала в полевых условиях и получении первичных данных (записей) в поле и лаборатории, он освоил и успешно провёл акустический анализ и анализ поведения разных видов саранчовых при стридуляции, молекулярно-генетический и статистический

анализы сделаны на высоком уровне. Отмечу, лишь, что некоторые части этого раздела чересчур кратки. Особенно это касается анализа вокализации и поведения насекомых: не понятно, какие именно параметры автор измерял либо оценивал. Далее, эта информация появляется в главе 2 раздела «Результаты и обсуждение», однако мне кажется более уместным ее размещение в обсуждаемом разделе.

Кроме того, полезно было бы привести данные о длине фрагментов COI, *cyt b*, ITS1 и ITS2, используемых в филогенетических построениях.

Раздел «Результаты и обсуждение» – центральный в рукописи. Он состоит из пяти глав. Структура этих глав не совсем типична. Глава 2 – методическая. Главы 1, 3 и 4 посвящены как описанию результатов, так и их обсуждению. Наконец, глава 5 полностью посвящена обсуждению результатов.

В **Глава 1** описывается, а затем сопоставляется с данными более ранних авторов полученное автором филогенетическое древо 85 видов Gomphocerinae. Возможно, при обсуждении этих результатов в разделе 1.2 уместно было бы привлечь данные по биогеографии, экологии и т.п. для формирования целостного представления о филогенезе изучаемой группы в контексте цели работы.

Глава 2 посвящена параметризации акустических сигналов. Она начинается разделом 2.1, в значительной степени посвященном описанию материала. В разделе 2.2 приведена разработанная автором система описания сигналов саранчовых. Однако, к сожалению, до конца осознать эту систему мне не удалось. Дело в том, что методология описания содержит если не противоречия, то во всяком случае нестыковки. Так, «серия» – это звук, «начинающийся при начале движения ног из исходного положения и заканчивающийся при возвращении ног в это положение». Само по себе такое определение выглядит не очень операциональным для использования другими авторами, поскольку подразумевает непременно фиксацию движения ног по оригинальной методике. Но дело осложняется еще и тем, что, оказывается, серия может генерироваться и в «результате нескольких движений ног вверх и вниз», причем эта особенность серии вынесена в отдельный акустический параметр №11 в Таблице 2. Далее, не вполне понятно, чем отличается «элемент» от «фразы». На с. 51 читаем: «Элемент... – это последовательность серий одинаковой структуры», а «Фраза... представляет собой ряд серий, обычно разделенных паузами.». Поскольку фраза, судя по всему может состоять из одинаковых серий, различие между «элементом» и «фразой» не очевидно. Я, в принципе, полагаю, что автор, используя свою методологию, вполне корректно описал межвидовые различия в пределах изученной группы. Однако, разобраться в используемой системе описания не всегда просто. Полагаю, описание Н.С. Севастьянова было бы более ясным, если бы автор

привел на рис. 6 для каждого сигнала все имеющиеся из выделенных им структурных единиц. С другой стороны, я прекрасно понимаю, с какими сложностями столкнулся диссертант при разработки унифицированной системы описания для существенно различных по структуре вокализаций. Поэтому найденное им решение в целом следует считать подходящим: мое замечание, таким образом, относится не к параметризации как таковой, а к описанию предложенной методологии.

При параметризации сигнала ухаживания введено понятие «визуальный элемент» (параметр 5 в Табл. 4). Однако, в отличие от «акустического элемента», детально не описано, что это такое и как его выделять. Вообще, методологические подходы к анализу данных видеосъемки в работе описаны скупо, в отличие от акустического анализа.

Главы 3 и 4 посвящены описанию центральных результатов работы: закономерностям распределения выбранных признаков призывного сигнала (глава 3) и сигнала ухаживания (глава 4) по филогенетическому древу Gomphocerinae. Для этого оценен филогенетический сигнал, а там, где это возможно, реконструировано предковое состояние (в том числе для разных узлов дерева) для 21 признака призывного сигнала и пяти признаков сигнала ухаживания. Каждая из рассматриваемых глав начинается с описания результатов, за которым следует их обсуждение и, наконец, короткое заключение (Выводы). Такую структуру следует признать удачной: это своего рода небольшая законченная статья, только без разделов Введение и Материалы и Методы.

В главе 3 показано, что в эволюции происходило как усложнение, так и вторичное упрощение призывного сигнала. Это иллюстрировано на рис. 21: однако, этот рисунок лишен обозначений (легенды), что затрудняет его понимание. Выдвинута логичная гипотеза (с. 82), объясняющая выявленные эволюционные тренды. Она показывает, как структура сигнала могла меняться в зависимости от стратегии поиска самки, которая в свою очередь может быть связана с экологией вида.

В главе 4 рассматривается сигнал ухаживания. Показано, что в наиболее простом случае сигнал ухаживания не отличается либо отличается слабо от призывного сигнала. Такое положение дел является, судя по всему, примитивным признаком, поскольку характерно в том числе для видов, занимающих базальное положение на филогенетическом древе. Далее в эволюции несколько раз независимо, по данным диссертанта, происходила диверсификация сигналов ухаживания и призывного – так, что они оказывались отличными друг от друга, хотя и могли включать сходные либо идентичные компоненты. Наличие различных по структуре сигналов ухаживания и призывного – это, по данным автора, довольно консервативный признак. Появившись у некой предковой формы, далее в эволюции он сохраняется у всех или большинства ее потомков – группы родственных видов

вплоть до уровня рода или трибы. Далее, рассматривая демонстративное поведение, автор показывает, что оно также возникало в эволюции группы независимо несколько раз – но при этом чаще всего у видов/групп видов, обладающих сложным отличным от призывного сигналом ухаживания.

В целом, обе главы написаны понятно и корректно. По моему мнению, эти части рукописи хорошо характеризуют автора как сложившегося ученого в данной области науки и интегрально показывают компетенции и навыки Н.С. Севастьянова. Отмечу, что применительно к обоим типам сигналов диссертант не только описал полученные результаты, но также обобщил их, показав общую картину эволюции акустических сигналов в избранной группе: на мой взгляд, этот момент очень хорошо характеризует Н.С. Севастьянова как аналитика.

Глава 5 является, по сути, некой квинтэссенцией обсуждения. Здесь максимально интегрально описываются полученные данные и дается их грамотная эволюционная трактовка. Глава написана логично, чувствуется глубокое понимание автором собственного материала. С моей точки зрения, это последнее – крайне важная характеристика диссертанта.

К Главе 5, а вместе с ней и ко всей работе, у меня есть одно важное соображение. Об этом уже говорилось при обсуждении раздела «Введение» – я имею в виду убежденность Н.С. Севастьянова в том, что эволюционные преобразования сигналов саранчовых, во-первых, всегда адаптивны, а во-вторых – происходят под действием полового отбора либо описываются концепцией «акустических ниш». Ниже я обозначу некоторые возникшие из-за этого проблемы – тем более, что многие из них находят отражение в Положениях, выносимые на защиту:

а) в начале главы 5 автор пишет, что «признаки, описывающие верхний иерархический уровень строения сигнала, отличаются большей консервативностью... Однако картина ... меняется при переходе ... на внутривидовой уровень рассмотрения..., при сравнении количественных параметров фраз и серий именно параметры третьего (верхнего) уровня оказываются наименее стабильными.». По мнению автора, такая изменчивость говорит в том числе о половом отборе. Однако, с моей точки зрения, ее наличие поднимает вопрос: правомерны ли филогенетические реконструкции таких изменчивых признаков, учитывая, что было изучено всего от 1 до 7 самцов каждого вида?

б) Выше, рассматривая результаты главы 4, я довольно подробно остановился на выявленных автором трендах. Н.С. Севастьянов толкует эти паттерны как результат полового отбора (**Положение 4**): появление дополнительных элементов превращает сигнал в «сверхстимул» для самок, которые, выбирая для спаривания соответствующих

исполнителей, способствуют становлению в эволюции сложного многокомпонентного сигнала ухаживания. Однако, наблюдаемые паттерны можно, теоретически, объяснить и иначе. Допустим, что у некоего предкового вида сигнал ухаживания становится отличным от призывного сигнала. Это приводит к тому, что сигнал ухаживания перестает играть ключевую роль в процессе распознавания вида, т.е. освобождается от действия стабилизирующего отбора. Благодаря этому увеличивается его изменчивость и происходит быстрое усложнение – и иногда и упрощение, о чем автор сообщает как об «исключениях». «Упрощений», конечно, меньше, чем «усложнений», но и количество эволюционных событий (узлов дерева) в выборке диссертанта не очень велико. Подчеркну, что этим соображением я не хочу сказать, что предложенный Н.С. Севастьяновым сценарий на основе полового отбора не верен. Я лишь хочу сказать, что возможны, в принципе, и иные объяснения. Важно лишь иметь ввиду, что как предложенное мною «объяснение», так и половой отбор в данном случае не являются полностью обоснованными гипотезами – ведь не доказаны их базовые постулаты (см. комментарий δ к разделу «Обзор литературы»).

в) Автор часто использует термин «стратегия поиска полового партнера» (**Положение 2**). При этом не исключено, что речь в значительной степени идет о повседневном поведении: самцы одних видов активно перемещаются и вследствие этого выпускают короткие фразы, а другие сидят на одном месте и потому имеют возможность издавать более длительные последовательности. Если эти особенности поведения действительно связано с поиском самки (а не корма!) и ни с чем иным, то требуется дополнительное доказательство этого.

г) Говоря об «акустических нишах», Н.С. Севастьянов полагает, что наблюдаемое как упрощение, так и усложнение призывного сигнала в эволюции наилучшим образом описывается указанной концепцией (**Положение 3**). Не могу с этим полностью согласиться. Для того, чтобы подтвердить либо опровергнуть такое объяснение, необходимо провести специальный анализ, изучив различные конкретные сообщества саранчовых. В противном случае заключение диссертанта о роли «акустических ниш» в эволюции выглядит лишь дежурным реверансом в сторону этой популярной теории.

Подведу итог обзору исследования Н.С. Севастьянова. Собран обширный материал по вокализации и поведению 85 видов саранчовых подсемейства Gomphocerinae. Эти данные грамотно обработаны с применением разнообразных современных методик, в том числе разработанных автором (акустических анализ). В процессе выполнения исследования Н.С. Севастьянов овладел целым арсеналом современных методов: молекулярно-генетический, филогенетический, акустический, статистический анализы, и некоторые другие. Важно, что данные не только корректно обработаны, но полученные результаты

грамотно обсуждены. Автору удалось построить непротиворечивую картину того, как протекала эволюция брачных сигналов в избранной группе насекомых. Этого, на мой взгляд, достаточно для выполнения квалификационных требований. Мое общее замечание состоит в некотором догматизме автора при трактовке результатов в свете всего двух главных теорий, причем выявленные несоответствия в построениях игнорируются и объявляются «исключениями». Однако, автор, по большому счету, имеет полное право отдавать предпочтение тем или иным интерпретациям, и не вполне корректно с моей стороны упрекать его за это. Хотя, конечно, от ученого хотелось бы более широкого взгляда. Таким образом, мое главное замечание к работе является дискуссионным и ни в коей мере не перечеркивает общую высокую оценку работы.

В свете всего сказанного считаю, что диссертационная работа Севастьянова Никиты Сергеевича «Эволюция брачных сигналов и видообразование саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Orthoptera, Acrididae)» отвечает требованиям, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата биологических наук и соответствует требованиям пунктов 9–14 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. № 842, предъявляемым к кандидатским диссертациям. Считаю, что Севастьянов Никита Сергеевич заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.8 – «Математическая биология, биоинформатика».

Официальный оппонент:

ведущий научный сотрудник

лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации

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

доктор биологических наук по специальности 03.02.04 – Зоология



Опаев Алексей Сергеевич

Контактные данные:

Россия, 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,

Телефон: 8 (916) 9787659, e-mail: aleksei.opaev@sev-in.ru

5 ноября 2025 года

