

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию Русиной Лидии Юрьевны «Структурно-функциональная организация популяций ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae)», представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология

Подсемейство общественных ос *Polistinae*, представители которого стали объектами исследований автора, представляет интерес, как группа, в которой одни виды ведут сугубо семейный образ жизни, тогда как в жизненном цикле других проходит чередование одиночной и семейной фаз, так что с выходом нового репродуктивного поколения семья распадается. Изучение своеобразия последних, ресоциальных форм – принципиально для четкого понимания ключевых моментов в эволюции общественного образа жизни. Между тем, многие стороны биологии ресоциальных насекомых, включая ос-полистин: от внутривидовой изменчивости особей до структуры популяций и динамики численности слабо изучены, оставляя открытым вопрос о причинах циклического распада семей. Поэтому актуальность исследования, предпринятого Лидией Юрьевной Русиной несомненна.

В диссертации в соответствии с целью и задачами исследования прослеживаются два направления. Первое – поиск внешних признаков, маркирующих различные по масштабу группировки особей – от географических популяций до стациальных объединений и семей; и второе – выявление фенетических маркеров, отражающих физиологические и поведенческие качества фенотипов: продуктивность, статус в семейной иерархии, чувствительность к интенсивности социальных взаимодействий, склонность к миграциям.

Автором освоено поистине впечатляющий объем литературы, куда помимо работ по избранной группе вошли частные публикации и монографии по организации сообществ, морфологии и поведению иных перепончатокрылых. Потребовалось обратиться к общим вопросам структуры популяций, динамики численности, фенотипической изменчивости насекомых, а также - современным представлениям о биологических системах в целом.

Литературный обзор включает множество аспектов биологии ос-полистин и построен на сопоставлении ре- и номосоциальных видов подсемейства. Неслучайно он начинается с раздела «Жизненный цикл и способ основания семьи». Однако последующее сравнение обеих групп выполнено несколько непоследовательно: в одних разделах подробно описаны ресоциальные виды без адекватного сравнения с номосоциальными, в других - наоборот, а в разделе «Размеры семьи» ресоциальные

полистины не упомянуты вовсе. Закономерен вопрос, что же в биологии обеих групп общее, а что кардинально отличает их друг от друга, и главное какие из упоминаемых различий обусловлены жизненным циклом?

В соответствии с направлениями изучения биологии полистин были использованы разноплановые методы исследования. Традиционные маршрутные и площадочные учеты гнезд в разнообразных биотопах и стациях на Украине и в России дополнены учетами в искусственно созданных местах поселения. В совокупности это позволило получить данные по пространственному размещению семей и колебаниям численности, а также уточнить предпочтения в выборе мест гнездования у самок-основательниц с разными фенотипами. Благодаря серии внутрисезонных учетов размеров и повреждений гнезд, численности и состава их населения, заражения паразитическим клещом и двумя видами паразитоидов собран массив сведений по демографии, а также - срокам основания семей, выведения 1-й генерации рабочих и распада социума, установлены опасные фенологические сроки заражения энтомофагами. Несомненной заслугой автора стала разработка единой схемы описания фенотипов окраски 13 признаков головы, грудного отдела и метасомы обоих полов трех видов: *Polistes dominula*, *P.gallicus* и *P.nimpha*, которая использовалась для прижизненных регистраций фенотипов у самок-основательниц, рабочих и полового поколения. Она нашла применение не только в сборе материала о распространении и частотных флуктуациях фенотипов в популяциях и локалитетах видов, но и при изучении различных форм поведения. В свою очередь, метод маркировки осцетными кольцами дал возможность провести наблюдения за индивидуальными действиями особей и проверить предположение о возможной связи окраски с поведенческими реакциями.

Определенным недостатком методической части первой главы диссертации является отсутствие таблицы, в которой были бы представлены наряду с таксономическим положением объектов исследования их характеристики: тип жизненного цикла; климатические зоны распространения, предельные размеры семей. К упущениям следует отнести отсутствие карты с географией точек, где исследована изменчивость популяций модельных видов, а также – раздела с характеристиками биотопов и стаций. Не сформулированы принципы подготовки выборок к анализу.

В двух последующих главах, взаимосвязанных вопросами структурной организации популяций, продемонстрирована динамичность локальных поселений ресоциальных видов по разнообразию составляющих. Межсемейная дифференциация здесь несводима к численности населения и количеству производимого расплода. Существенную роль в судьбе семьи играют: конкуренция самок-основательниц за место гнездования,

воздействие энтомофагов, паразитов и внутрисемейные отношения. И если на начальном этапе становления, различия между семьями проявляются в межгнездовых дистанциях, количестве самок-основательниц (гапло-/плеометрозные семьи) и их зараженности клещом *Sphexicozela connivens*, то в дальнейшем структура поселения усложняется. Появляются семьи «узурпированные» – захваченные новой самкой, «сиротские» – лишившиеся основательниц, вторичные – созданные самкой после своего изгнания с прежнего места гнездования либо после гибели первоначальной семьи. В итоге, к концу сезона лишь часть семей поселения оказываются «успешными», т.е. выводят новое репродуктивное поколение. Одним из наиболее опасных периодов в существовании молодой общины признан период, предшествующий выходу первых рабочих. Показано, в частности, что самки-основательницы *Polistes dominula* бросают свои гнезда, если на данном этапе развития семьи прошло массовое заражение личинок старших возрастов паразитоидом *Latibulus argiolus*. Стоит отдельно отметить, что предельное сокращение дистанций между гнездами, характерное для семей, гнездящихся в укрытиях, сопровождается почти трехкратным увеличением доли зараженных этим паразитоидом семей.

В анализе данных по динамике численности *Polistes dominula* в 1992-2008 гг. в Черноморском биосферном заповеднике выявлена тесная зависимость между условиями зимовки будущих основательниц и весенней численностью гнезд вида. Вслед за увеличением суммы отрицательных температур в период зимовки, проходило сокращение численности гнезд. Вместе с тем, у выживших после суровых зим основательниц отмечался заметный рост суточной яйцевой продукции, удлинялся и период их активной жизни в составе семей. Автором найдено вполне логичное объяснение этому положительному для восстановления численности популяции эффекту. Свойственные теплым зимам оттепели, активизируют физиологическую активность зимующих самок, что в последующий весенне-летний период приводит к пониженной яйцепродукции по сравнению с ее значениями в сезоны, следующие за суровыми зимами. У *P.gallicus* и *P.nimpha* взаимосвязь между динамикой численности и условиями зимовки подобная связь не выражена.

Много внимания уделено характерным чертам в организации деятельности семей ресоциальных полистин, которые отличают их от номосоциальных и, по мнению автора, ограничивают устойчивость ресоциальной общины. В сравнении гнездостроительного поведения рабочих самок, изученного Лидией Юрьевной у ресоциальных видов *Polistes* на Украине и двух номосоциальных на о. Тринидад (*Metapolibia cingulata* и *Protopolibia exigua*) проявились слабая функциональная специализация первых и выраженное

разделение труда - у вторых. Как ясно из содержания соответствующего раздела, самка-основательница у ресоциальных видов активно стимулирует определенные формы активности рабочих. При этом незначительное вмешательство, например, экспериментальное сокращение межгнездовых дистанций, способно внести дезорганизацию в деятельность семьи *Polistes*, вызывая изменения в соотношении функциональных групп и даже фертилизацию отдельных рабочих. Напротив, крупные семьи *M. cingulata* успешно восстанавливают даже полностью удаленную оболочку гнезда.

Наиболее объемными и детально разработанными являются четвертая и пятая главы диссертации, посвященные изменчивости морфологических признаков в популяциях *Polistinae*. Анализ окраски выполнен в общей сложности на 14838 и 2209 экземплярах самок и самцов, соответственно. В четвертой главе дается детальный сравнительный анализ фенотипической окраски самок и самцов трех видов: *Polistes dominula*, *P. gallicus* и *P. nimpha*. В целом, как отмечает автор, самцы у всех трех видов отличаются от противоположного пола более широкими спектрами вариаций. Как следует из таблицы Г1 Приложения, между полами по вариативности отдельных признаков все же есть и определенные отличия. Так, самцы всех трех видов мономорфны по окраске двух признаков - клипеуса и мандибул, а самки – по окраске пяти (тазиков ног, мезоплевр и 2-го метасомального стернита). Все фены 13 признаков ос качественно проиллюстрированы, понятен подход к их индексации. Столь сложная и трудоемкая работа выполнена впервые на представителях данной группы и является существенным вкладом автора в популяционную биологию *Polistinae*.

Вместе с тем, удовлетворения не вызывает выбранный способ сравнения изменчивости окраски трех видов, повлекший за собой расхождения между текстом, рисунками, а также таблицей Г1 Приложения, где представлены частоты вариаций признаков. В подразделе 4.1.1 сопоставлены самки, в подразделе 4.2.2 - самцы, но в каждом из них отчетливо не хватает общего рисунка, с полными спектрами вариантов признаков и пояснений принципов кодирования. Напротив, автор сразу переходит к межвидовым различиям самок (самцов), кодируя фены попутно. В результате на изображениях видов окрасочные спектры представлены неоднородно, подчас противоречат тексту и/или таблице. Так, у самок *P. dominula* (рис. 4.2) не показаны фены стернитов, а спектр фенотипической окраски клипеуса не совпадает с текстом. Там же не указаны вариации окраски мандибул, тогда как в тексте находим, что жвалы самок «у *P. dominula* - в основном черные (M2), но иногда у рабочих первой когорты частично меланизированы (M1)» (с.198-199). Не проясняет вопрос и таблица Г1, где, судя по частотам, у *P. dominula*

преобладает как раз вариант жвал М1 (97%), хотя на рисунке 4.2 изображен М2. Окончательно запутывает ситуацию окраска жвал *P. gallicus* (рис. 4.3), для которого в тексте фен М1 указан в качестве частично меланизированного, а М2 - полностью пигментированного, но на рисунке для тех же вариаций поставлены противоположные коды. К счастью, такие недоразумения встречаются не везде. И все же, отсутствие в таблице частот фенотипов сведений об объемах выборок может создать неверное впечатление о полноте изученности каждого вида.

Автору стоит обратить внимание на ошибочность принятого в работе наименования «мезоскутум». Его изображение на рисунках 4.2-4.5, 4.7-4.9 и 5.7 в точности соответствует сочетанию частей передне- и среднегруди: пронотума (тергита переднегруди) и мезоскутума (передней части тергита среднегруди), причем продольные полосы просветов, обозначенные в комбинативном коде как Ms1-Ms4, находятся на пронотуме, а вариации элементов, обозначенные как: .1-.5 – на мезоскутуме. Следовательно, любая вариация окраски «мезоскутума» - не один фен (нерасчленимый признак), а сочетание фенотипов пронотума и настоящего мезоскутума. Заметного влияния на выводы автора в отношении изменчивости окраски трех изученных видов это не оказало, но создаст проблемы при ее описании у других видов рода. По-видимому, неслучайно кодирование вариаций окраски «мезоскутума» у еще одного изученного вида *Polistes - P. lanio* - выполнено иначе, чем у прочих. Кроме того, осталось неясным, почему в подраздел 4.1.1, посвященный описаниям самок, вошли две схемы, демонстрирующие возможные пути преобразования окраски «мезоскутума» и 2-го тергита метасомы (рис. 4.5 и 4.6, соответственно), если каждая из них включает фены, встречающиеся исключительно у самцов. Поскольку геном самцов ос гаплоидный, а у самок диплоидный, неизбежен вопрос, какие имеются основания для объединения фенотипов их окраски в общей схеме преобразования?

В экспериментах Лидия Юрьевна, попыталась выявить возможную связь изменчивости окраски будущих самок-основательниц *Polistes dominula* с режимом их питания на личиночной стадии, что можно только приветствовать. Но по ряду причин их результаты вызывают некоторые сомнения. В 1-ом эксперименте (лабораторном), сравнивали частоты окрасок молодых самок контрольной и опытной групп (81 и 21 особь, соответственно), и обе включали особей из одних и тех же 5-и семей. Контрольные самки прошли окукливание в природе, а опытные – в лаборатории (в гнездах без рабочих), не получая пищу. К сожалению, в описании эксперимента не указана пропорциональность представительности семей в контроле и опыте. Более того, из текста следует, что в лабораторных гнездах «куколочки извлекались из ячеек в течение

последующих 10 суток», т.е. окукливание личинок не шло одновременно, а значит, были различия в продолжительности пищевой депривации, но и они остались неизвестны. Почти 4-х кратные различия в объемах сравниваемых выборок, неясность с пропорциональностью семей, как и отсутствие данных по распределению длительности пищевой депривации личинок, не позволяют судить о надежности полученных отличий между контролем и опытом. Сходные вопросы вызывает и 2-й эксперимент, в котором пищевой дефицит создали, сократив число рабочих в 7 семьях, находившихся в природе. Но и в этом случае размер контрольной группы (112 куколок, собранных до изъятия части рабочих) более чем в 3 раза превосходил размер экспериментальной (36 особей, окуклившихся спустя 3 дня после начала опыта), как неизвестно в равной ли мере были представлены в обеих выборках 7 семей. Стоит подчеркнуть, что из-за малых размеров опытных групп в обоих экспериментах даже при равной представительности каждой из семей, была велика вероятность получить отличия опыта от контроля и при отсутствии дефицита пищи у личинок, по крайней мере, по одному из 3-4 варьирующих признаков.

На мой взгляд, удачен раздел по стациальной, биотопической и географической изменчивости популяций. Доказано существование в популяциях *P.dominula*. двух типов поселений, отличных по доминирующему типу основания семьи (гапло-/плеометроз), встречаемости семей, зараженных клещом *Sphexicozela connivens*, а также - по частотам трех фенотипов окраски. Установлено, что тенденция к созданию семей на основе плеометроза характерна для биотопов с доступными укрытиями, где 30- 40% гнезд, созданы не менее, чем двумя основательницами, тогда как в открытых стациях доля таких семей не превышает 6-12%. Показано, что плеометротичные семьи достоверно чаще и интенсивнее заражаются клещом *Sphexicozela connivens* в обеих стациях, чем гаплометротичные. Продемонстрированы различия в частотах фенотипов окраски клипеуса, «мезоскутума» и 1-го тергита метасомы между самками-основательницами из укрытий и открытых стаций. Причем, межгодовое сравнение показало, что, если у самок из укрытий частоты фенотипов заметно варьируют от сезона к сезону, то у самок из открытых стаций оно более стабильно. Предположение автора о существовании связи между предпочтением укрытий, плеометрозом и зараженностью клещом выглядит убедительным, косвенно подтверждаясь межстациональными различиями по соотношению фенотипов трех признаков самок-основательниц в 2007 и 2008 гг. На примере популяции *P.nimpha* Луганского заповедника выявлена дифференциация по фенотипам окраски между осами из относительно удаленных друг от друга поселений. По одним признакам окраски: клипеуса, 2-ого тергита и 5 – 6-го стернитов метасомы – осы были мономорфны, что свидетельствует о принадлежности к одной популяции. При этом по фенотипам других признаков

(«мезоскутум», 1-й тергит и 4-й стернит метасомы) различия устойчиво сохранялись на фоне межгодовых колебаний частот.

Последняя шестая глава диссертации, с моей точки зрения, пока недостаточно проработана в части согласования результатов настоящего исследования с положениями гипотез, привлекаемыми для характеристики различий в организации популяций у ре- и номосоциальных *Polistinae*.

Высказанные критические замечания, не умаляют достоинств данной работы. Напротив, ее содержание свидетельствует о знакомстве Лидии Юрьевны с широким спектром вопросов популяционной биологии, эволюции общественного образа жизни и других отраслей современного знания. Ее диссертация полноценно проиллюстрирована графиками, рисунками и таблицами, часть которых вынесена в объемное Приложение. Полученные выводы соответствуют поставленной цели, задачам и методам исследования. По теме диссертации опубликовано множество работ, в том числе две монографии и 17 статей в изданиях, рекомендованных ВАК. Автореферат диссертации в целом отражает все необходимые положения и разделы рукописи.

В соответствии с п.9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней» диссертация Лидии Юрьевны Русиной на соискание ученой степени доктора биологических наук представляет собой научно-квалификационную работу, в которой на основании выполненных автором исследований разработаны теоретические положения, совокупность которых можно квалифицировать как научное достижение. Анализ диссертационного исследования Лидии Юрьевны Русиной, актуальности его проблематики и научной новизны, позволяет рекомендовать диссертационному совету присудить соискателю ученую степень доктора биологических наук по специальности 03.02.05– энтомология.

старший научный сотрудник
сектора энтомологии Научно-Исследовательского Зоологического музея
Московского гос. Университета им. М.В.Ломоносова
доктор биологических наук

Е.Б. Федосеева

Федосеева Елена Борисовна

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, Научно-исследовательский Зоологический музей, 125009, Москва, ул. Б. Никитская,6, тел.: (495)-629-44-25

Достоверно подписи Федосеевой Е.Б.
Зав. кафедрой

