

Отзыв

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

Диссертация Лидии Юрьевны Русиной посвящена изучению структурной и функциональной организации популяционных систем у ос подсемейства Polistinae в связи с их дифференциацией по способам функционирования семьи, обозначенных как ре- и номосоциальность (когда существование семьи либо ограничено жизнью одного поколения, либо продолжается в течение ряда поколений). В основу работы лег проведенный Лидией Юрьевной сравнительный анализ популяционной экологии трех палеарктических и одного неотропического видов полистов, выполненный на фоне глубокого анализа литературы, как общего, так и специального плана. Основное внимание при проведении исследований автор уделяла динамическим процессам в организации популяций, характеру внутривидовых взаимодействий особей, их морфологической, поведенческой и экологической внутривидовой и внутрисемейной специализации, влиянию паразитов, паразитоидов и хищников на процессы, протекающие в популяциях ос. Специфика диссертации состоит в том, что результаты исследований широко интерпретируются автором в контексте философских представлений и концепций синергетики, направленных на раскрытие закономерностей самоорганизации и функционирования сложных систем.

Диссертационная работа Л.Ю.Русиной написана по традиционному для биологических диссертаций плану и состоит из введения, 6 глав, заключения и выводов; рукопись включает также список литературы, насчитывающий 898 наименований, в том числе 605 на иностранных языках, и приложение с 75 таблицами и рисунком. Основной текст работы изложен на 373 страницах, включая 71 рисунок и 4 таблицы.

Во Введении кратко сформулированы актуальность темы исследований, новизна и значимость работы, излагаются ее цели и задачи. Несмотря на общее благоприятное впечатление от раздела, нельзя не отметить, что задачи работы все-таки стоило сформулировать более четко, без многократного употребления слов “некоторые, разные, различные, возможные”.

В первой главе «Обзор литературы, материал и методы исследования» автор описывает по литературным и собственным данным особенности жизненного цикла и гнездования полистин, их внутрисемейную иерархию, кастовую дифференциацию и полиэтизм, репродуктивное поведение, структуру популяций, коммуникацию в связи с размерами и продолжительностью существования семьи, а также специфику перестройки пространственно-этологической структуры в течение сезона. Обзор литературы производит весьма благоприятное впечатление, его отличает цельность, детальность, четкость определений, хорошая структурированность, чуткость к деталям, с одной стороны, и краткость изложения, т.е. отсутствие словесных излишеств, с другой. Полагаю, обзор литературы в диссертации Л.Ю.Русиной имеет самостоятельное познавательное значение, хотя, на наш взгляд, он все-таки не свободен и от некоторых недостатков. Так, при обсуждении вопросов социальности автор не уделяет должного внимания проблеме ее возникновения, обсуждению эволюционно-генетических путей развития и совершенствования, и хотя отдельные публикации автором кратко обсуждаются (напр.,

работа Trivers, Hare, 1976), работы У.Д.Гамильтона (Hamilton W.D. The genetical evolution of social behaviour. I. // J. Theor. Biol. 1964a. 7: 1-16. Hamilton W. D. The genetical evolution of social behaviour. II. // J. Theor. Biol. 1964b. 7: 17-32. Hamilton W. D. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1972. 3: 193-232.), Е. Чарнова (Charnov E. L. An elementary treatment of the genetical theory of kin-selection // J. Theor. Biol. 1977. 66: 541-550. Charnov E. L. (1978). Evolution of eusocial behavior: offspring choice or parental parasitism? // J. Theor. Biol. 1978. 75: 451-465.) и других, например, Р.Докинза (Dawkins R. The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene. London: Oxford University Press. 1982) не упомянуты.

Поскольку в первой главе описаны также методология и методика исследований, то уместно высказать и еще одно небольшое критическое замечание: учитывая сложность и новизну методологического подхода Л.Ю.Русиной, стоило бы поместить во введении специальный раздел, словарик, где бы давалась расшифровка использованных в работе терминов и понятий. Полезность такого раздела даже для подготовленного читателя трудно переоценить. Из мелких замечаний следует отметить также, что разделы методической части изложены с разной степенью полноты. Так, сообщается, что при изучении изменчивости меланинового рисунка было просмотрено 14838 самок-основательниц, рабочих и будущих основательниц и 2209 самцов; для выявления географической изменчивости насекомых на региональном осматривали 928 самок-основательниц *Polistes gallicus* и *P. nimpha*. А вот сколько и в каких объемах проводили учеты при изучении динамики численности семей, в т.ч. в контейнерах со съемным дном, нигде не указывается.

Во второй главе «Структура и организация популяций ос-полистин» на основе собственных и литературных данных рассматривается репродуктивное поведение самок в связи с общими (развитие номосоциальности), или частными (освоение отдельными ресоциальными видами полистов менее благоприятных мест обитания) стратегиями адаптивной эволюции. Интересным представляется вывод автора, что темп яйцекладки коррелирует со спецификой формы управления в семье (централизованной или децентрализованной) и характером социальных взаимоотношений, что может рассматриваться как энергетический критерий прогресса системы в целом. В данной главе подробно рассматривается специфика поведенческих актов и их организация, причем в сравнительном плане, т.е. как у ресоциальных, так и номосоциальных видов полистин. Вывод диссертанта о том, что в «регуляции жизнедеятельности семей номосоциальных видов задействовано существенно больше положительных и отрицательных обратных связей, т.е. их семьи в большей степени обнаруживают черты жестких систем, а семьи ресоциальных видов построены по типу нуклеарных систем» весьма интересен, и тем более любопытным стало бы обсуждение эволюционного механизма возникновения такой специфичности. Вероятно, специфичность эволюционных стратегий ре- и номосоциальных видов можно найти в контексте представлений концепций манипуляций и гонки вооружений (Charnov, 1978), однако это уже задача дальнейших исследований.

Во второй главе также рассматривается динамика численности популяций ос-полистов и делается вывод, что ресоциальные виды обнаруживают разную степень автономности по отношению к изменениям внешней среды. При этом адаптивные преобразования воспроизводства обеспечиваются целым комплексом поведенческих и физиологических механизмов. Автор сообщает, что погодно-климатические условия играют важную роль в изменчивости продуктивности семей ресоциальных видов, однако из текста неясно, с какого рода воздействиями мы имеем дело, с прямыми или же

опосредованными, например, действующими через сокращение пищевой базы насекомых (в данном случае имеются в виду засухи). Автор пишет: «В целом можно отметить, что популяция, существующая на фоне резко меняющихся условий среды, демонстрирует колебания численности, в основе которых лежат однонаправленные изменения всех звеньев пространственно-этологической структуры, репродуктивной функции самок-основательниц и организации семьи. Адаптивные преобразования воспроизводства обеспечиваются комплексом поведенческих и физиологических механизмов. Среди всего многообразия приспособительных реакций, разворачивающихся на организменно-семейном уровне, особый интерес представляет восполнение ущерба, нанесенного внешними условиями.» И далее: «Здесь мы наблюдаем, по-видимому, в полной мере «работу» регуляторов с опережающей обратной связью, которые свойственны системам, способным прогнозировать будущее состояние окружающей среды и самой системы [Анохин, 1978].» Вывод автора весьма интересен, причем возникновение описанного Л.Ю.Русиной феномена возможно является результатом эволюционной «игры» матери и «контригры» дочек, как частное следствие «центральной теоремы» Р. Докинза (2010): «Поведение животного стремится максимизировать выживаемость „генов этого поведения“, независимо от того, находятся ли эти гены в организме животного, данное поведение осуществляющего» (с. 393).

В третьей главе «Влияние энтомофагов на формирование популяций ос-полистин» подробно рассматриваются разнообразные формы защиты ос от энтомофагов, тактики и стратегии, используемые энтомофагами для преодоления защитных механизмов полистин. Проанализирована пространственная организация взаимодействующих популяций паразитоидов и их хозяев в разных типах местообитаний. В результате многолетних полевых учетов, лабораторных опытов и наблюдений Л.Ю.Русиной были выявлены факторы, определяющие влияние на смертность ос-полистин тех или иных видов энтомофагов. В частности, было показано, что паразитоиды ос осуществляют выбор места для откладки яйца под влиянием многих взаимодействующих факторов, главными из которых являются особенности экологии паразитоида, его зимовки, видовой принадлежность хозяина в предыдущем поколении, характеристики семьи хозяина. Впервые автором описаны функциональная и численная реакция паразитоидов ос-полистин на плотность популяции хозяина и роль временных параметров заражения в регуляции численности. Впрочем, в рамках дискурса стоит отметить, что хотя слово „регуляция“ диссертантом и используется неоднократно, его употребление в том смысле, как его понимает большинство экологов-популяционистов [см., напр., монографии Г.А.Викторова (1967), Дж.Варли, Дж.Грауэлла и М.Хассела (1978) и т.д.], все же нуждается в более строгом обосновании: три критерия регуляции, описанные в обзоре М.Соломона (Solomon M.E. Analysis of processes involved in the natural control of insects. // Adv. Ecol. Res. 1964. 2: 1-58), до сих пор не утратили своей актуальности. Ведь, что такое регуляция, по сути? Это не только констатация роста гибели хозяина с увеличением его плотности, ибо если эффект слабый, то он не приведет к искомому результату – удержанию численности хозяина в таких рамках, где верхняя планка существенно ниже предела, обуславливаемого лимитирующими ресурсами среды. И если подразумевается именно такая регуляция, то тогда вполне логичным будет рассмотрение паразит-хозяинной системы ос-полистин в рамках концепции автопоэзиса с ее инкарнированным, ситуационным и инактивированным аспектами взаимоотношений. Еще из мелких замечаний по главе: несколько раз в тексте упоминается, что динамика численности изучаемых видов полистин периодична, однако

материал, иллюстрирующий периодичность, которая, конечно, нуждается в доказательном обосновании, в диссертации не приводится и читателя отсылают к публикациям автора. Впрочем, специально оговорюсь, высказанные выше соображения никоим образом не снижают ценности полученных автором результатов и сделанных им выводов, в т.ч. касающихся эффектов флуктуаций и синхронизаций взаимодействующих популяций паразитоида и хозяина.

В четвертой «Анализ изменчивости морфологических признаков ос-полистов и его использование в решении задач популяционной биологии» и пятой «Связь фенотипической изменчивости самок-основательниц и самцов ос-полистов со структурой их популяций» главах диссертации дается анализ структуры поселений ос в связи с их фенотипической изменчивостью. Сначала диссертант подробно описывает морфологическую изменчивость меланинового рисунка самок-основательниц, рабочих особей, будущих основательниц и самцов, в т.ч. на жвалах, клипеусе, груди, метасоме, мезоплеврах, тазиках ног у распространенных видов полистов (*P. dominula*, *P. nimpha* и *P. gallicus*), а затем с использованием комплексного хроно-географического подхода выявляет факторы (питание личинок, наличие паразитов, условия сезона, и пр.), влияющие на изменчивость рисунка. Одновременно с анализом фенотипической изменчивости Л.Ю.Русиной выполнялись фенологические, поведенческие и другие наблюдения. Описание рисунка проводилось у живых ос, которых затем маркировали и отпускали в природу или использовали в лабораторных экспериментах. Применение этого метода позволило выявить связь рисунка с теми или иными параметрами морфологии и поведения. В частности, в работе впервые показано, что внешние признаки отражают определенные компоненты изменчивости поведения ос-полистов. Например, самки-основательницы *Polistes nimpha* с более темными рисунками брюшка предпочитают гнездиться на растениях, а с более светлыми – в укрытиях, причем эта особенность сохраняется на широкой территории – от Крыма до Зауралья. Впрочем, связь рисунка с особенностями поведения не всегда оказывается однозначно направленной, например, это касается выбора для поселения тех или иных видов растений. Весьма интересны наблюдения автора, свидетельствующие о динамической стабильности фенетической структуры популяций ос-полистов в сезоне: хотя динамика соотношения различных типов рисунка в значительной степени определяется случайными факторами (климатом, воздействием хищников и т.п.), фенооблик нового поколения основательниц к осени возвращается к стабильному состоянию, что может быть связано, по мнению диссертанта, со специфичным для данной местности составом корма у личинок, паразитарным фоном, а также температурным режимом августа, когда выращиваются будущие основательницы.

Далее, уже в пятой главе диссертант уделяет особое внимание анализу репродуктивных стратегий и тактик полистов, поддержанию полиморфизма в семьях в связи с особенностями меланизации. В результате проведенных исследований было обнаружено, что пространственно–временная организация фенотипической изменчивости самок-основательниц весной находится в зависимости от ценотического окружения семей, в которых они выращивались предыдущим летом. Соответственно представлениям Дж. Мэйнарда Смита об эволюционно-стабильных стратегиях, самки-основательницы разделились на «генералистов» и «специалистов», причем между носителями разных стратегий в популяции сохраняется динамическое равновесие, т. е. ни одна из них не «захватывает» популяцию полностью. Как и следовало ожидать, разнообразие реакций самок-основательниц на появление «чужих» самок, степень агрессивности контактов и,

наконец, исход конфликта при его возникновении оказались сцеплены с рисунком. Любопытно, что самцы, обнаруживающие стремление к миграциям, обычно выращивались в неблагополучных семьях (сильно зараженных паразитоидами, узурпированных и вторичных), причем оплодотворенные ими самки гнездились подчас на значительном удалении от мест прошлогоднего поселения.


Последняя шестая глава диссертации «Целостность популяции ос полистин» логично завершает предшествующие: здесь резюмируются представленные в предыдущих главах результаты и обосновываются феномены целостности популяционных систем и масштабной инвариантности популяционной организации у полистов, а в заключение рассматривается применимость к ним гипотезы самоорганизованной критичности, что, безусловно расширяет границы исследований Л.Ю.Русиной и, на наш взгляд, представляет интерес для широкого круга исследователей, причем не только биологов. Если коротко, то на мой взгляд, Л.Ю.Русиной удалось убедительно обосновать выдвинутые ею тезисы и целостности, и масштабной инвариантности популяционных структур у полистов. В частности, масштабно-инвариантные состояния, описываемые с помощью модели конкурентного роста и модели взаимодействия агентов в биологических сетях, наблюдались у загнездившихся весной ресоциальных самок-основательниц *P. dominula* и *P. nimpha*, а также у самцов *P. dominula*. Убедительными выглядят доводы диссертанта, что у ресоциальных видов полистов перемещения половых особей в пределах поселения определяются давлением энтомофагов и внутривидовой конкуренцией, т.е. управляющими параметрами служат плотность популяции осы и степень воздействия энтомофагов, а параметром порядка выступает количество и качество получаемой личинками пищи и вибрационный режим гнезда, что определяет степень пигментации покровов, с одной стороны, и интенсивность миграции половых особей, с другой.

Если оценивать работу в целом, то прежде всего стоит отметить то особое внимание, которое диссертант уделяет статистической обработке полученных данных и проверке достоверности различий, а также корректности использованных статистических моделей. При этом хотя достоверность представленного цифрового материала не вызывает каких-либо сомнений, отдельные претензии можно предъявить его оформлению. Пусть редко, но встречаются погрешности в табличном материале, например, в Таблице Б2 суммы оценок процентов в строке 1. Черноморский биосферный заповедник много меньше 100, т.е. где-то было потеряно (видимо в результате опечатки) 30%. В этой же таблице для Краснодарского края указаны два места сборов: 1. Станица Голубицкая Темрюкского района и 2. Побережье Азовского моря (без географической привязки). Ирония заключается в том, что Голубицкая, собственно, как раз и расположена на побережье Азовского моря. Еще в качестве замечания стоит отметить, что в рукопись диссертации стоило бы вставить побольше картинок – фотографий и рисунков, иллюстрирующих ход и результаты многочисленных экспериментов и наблюдений, что несомненно упростило бы усвоение читателем представленного в работе материала. Впрочем, указанные здесь и выше по тексту недостатки рассматриваемой работы в подавляющем своем большинстве относятся к оформлению и не снижают ценности рукописи как научно-квалификационного труда. И в целом можно с уверенностью заключить, что диссертационная работа Лидии Юрьевны Русиной является самостоятельным и оригинальным исследованием, проведенным на достаточно высоком научном и методическом уровне. Основные положения и выводы диссертации вполне обоснованы и интересны в научном и мировоззренческом отношении, базируются как на значительном личном материале, собранном Лидией Юрьевной в

течение последних 20 лет, так и на тщательном анализе литературных данных. По материалам исследований диссертантом опубликовано немало работ, в т.ч. в изданиях, рекомендованных ВАК. Важно подчеркнуть, что результаты работ Л.Ю.Русиной не только представляют теоретический интерес, но могут быть использованы, например, при чтении курсов лекций по общей энтомологии. Автореферат полностью соответствует содержанию диссертации. Поэтому данную работу вполне можно признать соответствующей требованиям, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора биологических наук.

Таким образом, рассматривая диссертацию «Структурно-функциональная организация популяций ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae)» в целом и по существу, считаю, что ее автор Лидия Юрьевна Русина заслуживает присуждения искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 - энтомология, поскольку работа соответствует требованиям «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденных постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842, предъявляемых к докторским диссертациям.

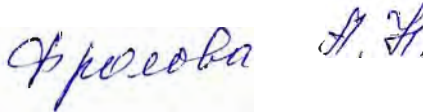
Зав. лабораторией
сельскохозяйственной энтомологии
ГНУ ВИЗР, доктор биологических наук,
профессор

 А.Н.Фролов

Фролов Андрей Николаевич,

Государственное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений Российской академии сельскохозяйственных наук,
196608, Санкт-Петербург, Пушкин, шоссе Подбельского, 3, тел.: (812) 470-51-10, E-mail:
vizrspb@email.ru

Подпись руки
удостоверяю



Начальник отдела
кадров





08.09.2014г.