

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Биолого-почвенный институт
Дальневосточного отделения Российской академии наук
(БПИ ДВО РАН)**

690022, г. Владивосток, 22
проспект 100-летия Владивостока, 159
тел.: (423) 231-04-10, факс: 231-01-93
e-mail: info@biosoil.ru

08.08.14 № 16142/05.

"УТВЕРЖДАЮ"
Заместитель директора по науке Биолого-
почвенного института ДВО РАН

д.б.н. А.А. Захаров

"8" августа 2014 г.



ОТЗЫВ

ведущей организации на диссертацию Л.Ю. Русиной "СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ОС-ПОЛИСТИН (HYMENOPTERA: VESPIDAE: POLISTINAE)", представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология

В мировой фауне известно более 800 видов ос-полистин, распространенных на всех континентах. Они служат удобным модельным объектом для изучения благодаря разнообразию гнездостроительных инстинктов, структуры и размеров семей. Основываясь на работах А.А. Захарова в работе приняты два основных способа функционирования семьи и популяции социальных насекомых: ресоциальность и номосоциальность. Актуальность поставленной темы обусловлена важной биоценотической ролью ос-полистин как хищников во многих ландшафтах, а также использованием некоторых видов в биометодике для регуляции численности листогрызущих насекомых.

Диссертация состоит из введения, шести глав с результатами собственных исследований, заключения, выводов, списка литературы, насчитывающего 898 наименований, в том числе 605 на иностранных языках, и приложения с 75 таблицами и рисунком. Основной текст работы изложен на 373 страницах, включая 71 рисунок и 4 таблицы. Помимо общих выводов, каждая глава также сопровождается выводом.

Во "**Введении**" (10 стр.) диссертант акцентирует внимание на актуальности, целях и задачах исследования, его научной новизне, положениях, выносимых на защиту, теоретической и практической ценности работы.

Хотелось бы сразу отметить, что и в задачах (пункт 2) и в защищаемых положениях (пункт 3) обсуждаются фенотипическая изменчивость ос-полистов. Эти результаты отражены в научной новизне (стр. 13 диссертации), но не прозвучали в выводах. Сами выводы (8 пунктов) нечетко связаны с поставленными задачами и защищаемыми положениями.

Научная новизна. Впервые у ос-полистин показан иерархический принцип построения популяций со специфическим чередованием различных типов систем.

Впервые на основе разработанных критериев оценки функциональной и численной реакции паразитоидов ос определены условия, при которых паразитоиды регулируют численность популяции хозяина.

Впервые описано разнообразие меланиновых рисунков некоторых видов ос-полистов Палеарктики. Показано, что тип рисунка служит маркером поведенческих стратегий особей. Впервые показана динамическая стабильность фенооблика локальных поселений.

Впервые осуществлено планомерное исследование целых поселений ос-полистин, а не только их семей. Это позволило привести доказательства функциональной целостности их популяции, в основе которой лежат процессы миграции.

Впервые показано, что основными факторами, регулирующими процессы миграции, являются взаимодействие с энтомофагами и внутривидовая конкуренция. Эволюция социального образа жизни ос-полистин рассматривается в связи с эволюцией их жизненных циклов, а именно с выпадением одиночной фазы и установлением миграции на уровне семьи (росения) как облигатной стратегии организации популяции.

В главе 1 «Обзор литературы, материал и методы исследования» (46 стр.). Собственно обзор литературы занимает 35 стр., а материал и методы исследований - 11 стр.

Обзор литературы сделан с привлечением большого числа источников. Жаль, что в нем не нашлось места таким основным работам по эволюции и поведению перепончатокрылых, как

Расницын А.П., 1980 *Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых*. М.: Наука. 190 стр. где Vespidae рассматриваются в качестве отдельного надсемейства в составе инфраотряда Vespomorpha.

Iwata K. 1976. *Evolution of instinct. Comparative ethology of Hymenoptera*. New Dehli. 535 p., где рассматривается сравнительное поведение перепончатокрылых, включая и ос-полистин.

Относительно терминологии: На наш взгляд для ос-полистин можно было бы вполне пользоваться существующей широко используемой терминологией и классификацией форм социальности (обзор см. Радченко, Песенко, 1994). Термины ресоциальность и номосоциальность, используемые у муравьев (Захаров, 1991), не получили широкого распространения при характеристике социальности у пчел и ос.

В диссертации используются как старые термины: грудь (грудной), брюшко (брюшной), так и новые: мезосома (мезосомальный), метасома (метасомальный), хотя специалисты по перепончатокрылым уже давно пользуются только новой терминологией для названий отделов тела.

В основу работы положены многолетние исследования автора по изучению поведения 21 вида 8 родов 4 триб (Polistini, Ropalidiini, Mischocyttarini и Eripionini) ос-полистин в Украине, России, Индии и на о-ве Тринидад. К сожалению список исследованных видов ос-полистин составлен очень небрежно: проигнорирована подвидовая принадлежность таксонов, не для всех таксонов указан автор названия при первом упоминании, как того требует Международный Кодекс Зоологической Номенклатуры (2000), а уж о годе описания таксона и говорить не приходится.

В главе 2. «Структура и организация популяций ос-полистин». (45 стр.)

В этой главе при анализе литературных и собственных данных диссертант отмечает такой важный морфофункциональный признак, как темп яйцекладки самок, который сопряжен со стратегиями адаптивной эволюции. Этот признак, а также частота передачи строительного материала, показывают степень эф-

фективности функционирования системы и ее экономичность и могут рассматриваться как энергетические критерии прогресса системы. Диссертант установила, что погодно-климатические условия играют важную роль в модификации размеров (продуктивности) семей ресоциальных видов, о чем свидетельствуют, с одной стороны, сходные годовые изменения характера повторного использования ячеек гнезда у разных видов ос-полистов при симпатрии, с другой – различия в размерах семей в разных частях ареала вида. В ходе эволюции у общественных ос формируются различные механизмы повышения автономии общин, при которых осуществляется адаптация к специфике климата региона и наблюдается эффективное использование демографических ресурсов.

Глава 3 «Влияние энтомофагов на формирование популяций ос-полистин» (84 стр.).

Впервые проведенные диссертантом специальные полевые учеты и наблюдения показали, что выбор паразитоидом места для откладки яйца зависит от плотности семей хозяина, их размеров и зараженности клещом на участке обитания, особенности биологии паразитоида и его зимовки.

Диссертантом впервые показано, что с подъемом относительной численности самок паразитоидов первой генерации они заражают больше расплода в крупных семьях и/или в местах их повышенной скученности, а при низкой численности личинок, т.е. до выхода рабочих, действуют как регулирующий фактор.

Диссертантом показано большое разнообразие состояний системы взаимодействующих популяций паразитоид-оса-полист. Флуктуации в синхронизации взаимодействующих популяций паразитоида и хозяина являются важными для их стабильного сосуществования. Обсуждается возможность применения некоторых моделей «хищник–жертва» и «паразитоид–хозяин».

Глава 4 «Анализ изменчивости морфологических признаков ос-полистов и его использование в решении задач популяционной биологии» (70 стр.)

Диссертантом показано, что у самок-основательниц, рабочих особей и будущих основательниц изменчивость меланинового рисунка проявляется на мандибулах, наличнике, мезосоме, 1–2-м тергитах и 4–6-м стернитах метасомы. У самцов изученных видов рисунок более изменчив и в целом они окрашены заметно светлее. Изменчивость рисунка у самцов проявляется на мезоскутуме, мезоплеврах, 1–2-м тергитах, а также 2-м и 4-м стернитах метасомы и тазиках всех ног. Диссертант показал, что изменчивость рисунка у трех видов полистов в целом оказалась сходной и характеризуется усилением меланизации.

Диссертант показал, что на размеры и характер меланинового рисунка будущих основательниц *Polistes dominula* Christ, 1791 влияют особенности питания на личиночной стадии. В эксперименте диссертант показал, что сильное изменение рациона у личинок V возраста отражается на меланизации 1-го тергита метасомы и мезоскутума. Нехватка корма ведет к измельчанию самок и к усилению пигментации мезоскутума. Недостаточное питание личинок IV–V возрастов усиливает меланизацию 1-го тергита метасомы, а наличник оказывается при этом почти непигментированным.

Впервые исследовано влияние зараженности клещом *Sphexicozela connivens* Mahunka, 1970 на фенотипическую изменчивость будущих основательниц *Polistes nimphus* (Christ, 1791). Слабое заражение личинок осы клещом *S. connivens* вызывает изменчивость рисунка 4-го стернита метасомы. Сильное заражение личинок ведет к измельчанию развивающихся имаго ос и осветлению 4-го стернита метасомы.

Диссертант выявил, что меланизация зависит от мест гнездования: самки-основательницы *Polistes nimphus* (Christ, 1791) с более темным рисунком метасомы предпочитают гнездиться на растениях, а с более светлыми – в укрытиях. Эти предпочтения у *P. nimphus* сохраняются от Крыма до Зауралья.

Замечание к этой главе: Написание родового названия клеща *Sphexocozele connivens* Mahunka, 1970 (стр. 260) неправильно, следует *Sphexicozele*.

Глава 5 «Связь фенотипической изменчивости самок-основательниц и самцов ос-полистов со структурой их популяций» (78 стр.).

Диссертант выявил, что фенотипической изменчивости самок-основательниц весной в поселении находится в зависимости от условий, в которых они были выращены предыдущим летом.

При отсутствии паразитов (клещей и веерокрылок) и паразитоидов обнаружены корреляции размеров семей с высотой прикрепления гнезда и расстоянием до ближайшего гнезда. Такое состояние изменчивости указывает на различия между самками по срокам закладки гнезда и специфике его развития.

По частоте фенотипов различают самок, гнездящиеся в скоплениях или поодиночке. При высоком уровне заражения паразитами и паразитоидами рисунок и размеры основательниц коррелируют с социальным рангом особи. Среди самок-основательниц выделены «генералисты» и «специалисты».

Самцы-мигранты выращиваются в семьях сильно зараженных паразитоидами, узурпированных и вторичных, а в дальнейшем оплодотворенные ими самки гнездятся на значительном удалении от мест прошлогоднего поселения. Таким образом происходят миграция и передислокация половых особей в пределах поселения и популяции, степень выраженности которых определяется давлением энтомофагов и внутривидовой конкуренцией.

Глава 6 «Целостность популяции ос-полистин» (24 стр.). В данной главе обсуждается роль миграций ос как механизма поддержания целостности популяций. В процессе коэволюции ос-полистин и энтомофагов роение как адаптивный признак проходит последовательные этапы закрепления и развития, от факультативного проявления у ресоциальных видов до облигатного у номосоциальных.

В **Заключении** (7 стр.) говорится о том, что прогрессивная эволюция Polistinae сопровождалась появлением морфо-функциональных признаков, отражающих степень интеграции структуры и функции. Это повышение у суточной яйцевой продукции, увеличение размеров, продолжительности жизни семьи, сопряженное возникновение специализации рабочих, появление различных форм полиэтизма и сложных систем коммуникации. Усиление плодовитости сопровождалось интенсивным видообразованием. В ходе эволюции ос-полистин формируются различные механизмы повышения автономии систем, при которых уменьшается зависимость от неблагоприятных внешних условий. Разнообразие форм защитного поведения связано с родовой дифференциацией ос-полистин.

Завершают основную часть диссертации, **выводы** (2 стр.). Замечание о выводах см. выше.

Список литературы (54 стр.) включает 898 источников, из которых 605 на иностранных языках.

В ряде литературных источников невнимательно процитированы издания в которых работы опубликованы. Так, работы J. Carpenter (1996, 2004) опубликованы в одном издании, однако в диссертации (стр. 394) в одном случае указано "Novitates", а в другом "American Museum Novitates" (в последнем случае пра-

вильно). Сокращения периодических изданий не выдержаны в соответствии с принятым списком сокращений: часть изданий не сокращена, часть - сокращена произвольным образом.

В диссертации имеется приложение А (1 стр.) с рисунком. Очень странно, что такой необходимый рисунок вынесен в приложение а не включен в основную часть в дополнение к большому числу иллюстраций. Приложение Б (69 стр.) включает 75 текстовых таблиц. Фактически приложение Б включает приложения В, Г и Д, ссылки на них сделаны по тексту диссертации, однако заголовки этих приложений отсутствуют как в самом приложении, так и в содержании диссертации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленные в ходе работы механизмы динамики популяций ос-полистин, вероятно, присущи и некоторым другим насекомым, что открывает новые перспективы их исследования. Разработанные в диссертации принципы анализа популяций с синергетических позиций вносят существенный вклад в методологию исследования не только социальных насекомых, но и других биологических объектов. Теоретические положения работы могут служить основой разведения и интродукции хозяйственно важных видов ос-полистин с целью их использования в биометодике. Результаты многолетнего изучения структуры и организации поселений ос-полистов на территории заповедников позволяют разработать рекомендации по использованию этих насекомых для экологического мониторинга. Материалы диссертации, опубликованные в разные годы, включены в курсы лекций по зоологии беспозвоночных, экологии животных, этологии и эволюционному учению для студентов Херсонского государственного университета.

Сделанные замечания носят преимущественно технический характер, связаны с большим и многоплановым объемом выполненной работы, и не умаляют достоинств диссертации.

Считаем, что работа Лидии Юрьевны Русиной содержит новые теоретические обобщения, основанные на изучении общественного образа жизни ос-полистин и представляет собой заметный вклад в изучение социальности насекомых. Новизна и оригинальность работы значительно превышают требования ВАК, предъявляемым к докторским диссертациям, а ее автор, Лидия Юрьевна, безусловно, заслуживает присуждения ей ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология.

Заведующий лабораторией энтомологии
доктор биол. наук, профессор



А.С. Лелей

Отзыв заслушан и обсужден на заседании лаборатории энтомологии Биолого-почвенного института ДВО РАН 8 августа 2014 г.

