

«УТВЕРЖДАЮ»

Проректор по научной работе
Нижегородского государственного университета
им. Н. И. Лобачевского
д.ф.-м.н. М. В. Иванченко
2020 г.



ОТЗЫВ

ведущей организации Нижегородского государственного университета
им. Н. И. Лобачевского на диссертационную работу Е. В. Бургова
«Трансформация многовидовых ассоциаций муравейников
с факультативными доминантами», представленную на соискание ученой степени
кандидата биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология

Многовидовые ассоциации муравейников, являясь структурно-функциональными единицами многовидовых сообществ муравьев, выступают той реальной основой взаимодействия семей этих номосоциальных насекомых, изучение которой дает возможность понять механизмы организации и функционирования сложных биотических сообществ. Необходимость описания именно межсемейных взаимодействий муравьев для понимания динамики их сообществ является основным принципом рецензируемой работы, как и применение структурно-исторического подхода к многовидовым ассоциациям муравейников, который разработан научным руководителем диссертанта. Основное внимание автор работы уделяет факультативным доминантам, которые могут играть разные роли (доминанта, субдоминанта, инфлюента) в зависимости от состава многовидовых ассоциаций муравейников. Сценарии перехода поселения факультативного доминанта из одной формы в другую, вероятно, имеют зонально-региональную специфику и до сих пор слабо изучены. Этим определяется актуальность диссертации Е. В. Бургова.

В гумидных ландшафтах Голарктики ключевые позиции в сообществах муравьев занимают представители рода *Formica*, среди которых выделяются как облигатные, так и факультативные доминанты. К последним, в частности, принадлежит *F. cunicularia*. Этот вид обладает весьма лабильными эколого-этологическими характеристиками и представляет большой интерес в анализе многовидовых ассоциаций муравейников. Безусловной заслугой диссертанта является многолетний мониторинг отдельных семей и комплексов данного вида, позволивший выявить этапы развития поселений, перестроение гнезд, тип социотомии и естественную трансформацию неполной ассоциации в полную с *F. pratensis*. В этом заключается научная новизна диссертации Е. В. Бургова.

Представляет практический интерес разработанная диссидентом методика продолжительной многокамерной видеорегистрации муравьев, которая может использоваться для измерения динамической плотности муравьев на территории, интенсивности их движения по дорогам, включая обмен особями, учета миграционной и некоторых других форм

активности муравьев. Этот прием освобождает от большого объема рутинной работы во время полевых исследований и наверняка привлечет внимание мирмекологов.

Диссертация состоит из введения, 5 глав, общих выводов, списка литературы и приложений. Общий объем работы составляет 162 с. основного текста, включая 8 таблиц и 32 рисунка, и 15 с. приложений, которые содержат 9 таблиц и 12 рисунков, в т.ч. фотографии модельных видов муравьев и их гнезд. Список литературы включает 212 наименований, в т.ч. 106 – на иностранных языках. Каждая основная глава работы сопровождается выводами, что позволяет выделить основные положения. Однако частые ссылки по тексту на другие разделы работы выглядят излишними. В приложения вынесены результаты инвентаризации изученных комплексов муравейников, что является вкладом автора во Всероссийскую исследовательскую программу «Мониторинг муравьев Формика». Замечание: в положениях, выносимых на защиту, говорится о поселениях *F. cinerea*, которые после социотомии сохраняют функциональную целостность и выходят на уровень первичной федерации. Это совершенно справедливо, но в защите не нуждается, поскольку было показано ранее (Захаров, 1972; Гриимальский, Энтин, 1980). Этим же объясняется способность *F. cinerea* удерживать позицию доминанта в полной ассоциации.

Первая глава (с. 15–49) по названию посвящена проблеме изучения многовидовых ассоциаций муравейников. Во второй части действительно дается разноплановый обзор данной проблемы. Однако больше половины главы занимает описание общих вопросов социальной организации у муравьев, которые являются общезвестными или несущественными для дальнейшего изложения материала. К тому же в следующей главе целый ряд использованных терминов продублирован в глоссарии. В итоге первая глава выглядит громоздкой.

Во второй главе (с. 50–74) даются характеристика района исследования, терминология, объем материала и методы исследования, а также очерки изученных видов муравьев. При чтении вновь складывается впечатление перегруженности служебной главы (например, приводятся слишком подробные сведения о рельефе, здесь и далее в 3-й главе даются рисунки одной и той же карты). Замечание: диссертант пишет о двух точках зрения на природно-зональную принадлежность Рязанской области, но не ясно, какой придерживается сам.

Далее 6 страниц занимает глоссарий, список сокращений и классификатор учетных единиц. Представляется, что более целесообразно было бы поместить этот материал в приложение. Тогда подробную информацию о видеорегистрации и двухъярусных кормовых полях можно было поместить здесь, что соответствует логике служебной главы, а не выносить в главу о результатах исследований. Собственно, так и сделано в автореферате, но не в тексте диссертации.

Есть вопросы по некоторым терминам и учетным единицам. Например, о клане говорится только как о структурной единице семьи, хотя есть понятие «семья-клан». При определении эусоциальных насекомых используется термин «сообщество», хотя более корректным в данном случае является термин «семья». В классификаторе учетных единиц совмещаются понятия полигона как территории и комплекса муравейников как группы взаимодействующих гнезд. Нельзя назвать удачной учетной единицей «участок лесополосы».

В разделе 2.3.7 говорится, с помощью каких средств проводилась статистическая обработка данных, но не ясно, в чем именно она заключалась.

Из видового очерка о *F. cunicularia* следует, что диссертант игнорирует классическое определение подвидов как аллопатрических таксонов. Определение *Lasius fuliginosus* как транспалеаркта тоже некорректно (в Приморье обитает викарный вид *L. fuji*). В этом же очерке без ссылок на литературу говорится, что *L. fuliginosus* использует для образования новых семей гнезда *L. flavus* и *L. mixtus*. Однако обычно для этого используются семьи *L. umbratus*, к тому же в изученных сообществах последний был единственным представителем *Chthonolasius*. В конце данного раздела приводится таблица, скомпилированная по работе С. Коллингвуда (Collingwood, 1979), с размерами всех каст модельных видов. В ней есть *Lasius alienus* (скорее всего, это *L. psammophilus*), по которому отсутствует видовой очерк.

Третья глава (с. 75–89) посвящена описанию модельных полигонов и комплексов муравейников. Вскрыты причины изменений в сообществах муравьев под действием внутренних (взаимодействие с доминантом) и внешних (изменение растительности, антропогенный пресс) причин. Изменения в структуре поселений модельных видов за длительный период (2003–2018 гг.) наглядно отражены в диаграммах изменения мощности комплексов, т.е. по сумме площадей оснований гнезд-капсул. Не совсем ясно, какие именно факторы играли ведущую роль в конкретных описываемых ситуациях. Возможно, для этого следовало применить факторный анализ (метод главных компонент). Однако для этого пришлось бы проводить шкалирование факторов, что в данном конкретном исследовании было сложной задачей. Замечание: в отношении *Lasius fuliginosus* предполагается, что затененность части лесополосы стала причиной поселения здесь данного вида. Представляется более важным наличие подходящих фаунтных деревьев и присутствие гнезд *L. umbratus*, который служит видом-мишенью для *L. fuliginosus* (см. выше). Вместе с тем диссертант справедливо связывает с затененностью увеличение высоты надземных построек *F. cunicularia*.

В четвертой главе (с. 90–106) раскрываются важнейшие параметры поселений *Formica cunicularia* и *F. cinerea* (устройство гнезд, внутрисемейные структуры и социотомия, организация кормового участка, варианты развития поселений). При раскопках гнезд

установлено, что концентрация камер в гнездах-капсулах *F. cunicularia* выше, чем в секционных гнездах *F. cinerea*. То же касается более тесного расположения секций у *F. cunicularia*, что является предпосылкой для сооружения гнезд-капсул. Специфика гнезд модельных видов связывается с особенностями их поведения (хотя диссертант не уточняет какими именно) и приуроченностью *F. cinerea* к песчаным почвам. Отмечается возврат к более простым формам гнезд у обоих видов при неблагоприятных воздействиях. Диссертант характеризует эту особенность как функциональную предрасположенность *Serviformica* к смене иерархической позиции в многовидовой ассоциации муравейников. Техническое замечание: в разделе 4.1 дословно повторяется один и тот же текст (2 предложения) на с. 91 и 93.

Заслугой диссертанта является установление типа социотомии у *F. cunicularia* по типу бинарного деления с образованием эфемерной колонии. Дальнейшее строительство гнезд-капсул создает предпосылки для обособления одинарных семей. Исключительным случаем стало формирование семьи-плеяды, которое также зафиксировано диссертантом. Возможным упущением в схемах развития поселений модельных видов (рис. 19 и 20) является отсутствие обратных стрелок, обозначающих возврат к более простым формам гнезд при неблагоприятных воздействиях, о чём говорится в предыдущих разделах. Замечание: в выводах по 4-й главе говорится о разделении функций секций (гнезд) при развитии поселений у *F. cinerea*, но информации об этом в тексте самой главы найти не удалось.

Наиболее интересной представляется пятая глава диссертации (с. 107–147), в которой подробно и наглядно рассматривается взаимодействие отдельных муравьёв и их семей в многовидовых ассоциациях. В этой главе приводятся результаты оригинальных полевых экспериментов с двухъярусными кормовыми полями и многочасовой видеoreгистрацией, позволивших оценить способность модельных видов (*F. cunicularia*, *F. exsecta* и *F. pratensis*) передвигаться по травостою, в т.ч. с грузом. Первые два вида используют данный субстрат значительно эффективнее, чем *F. pratensis*. Эта способность лежит в основе разделения потоков фуражиров разных видов в многовидовой ассоциации муравейников, или, в обобщенном случае, функционального разделения видов муравьёв в сообществе.

Большой интерес представляют описания агрессивных межсемейных взаимодействий в основном модельном сообществе, результаты которых наглядно проиллюстрированы схемами. Наблюдения за взаимодействием смешанной семьи *F. cunicularia* – *Polyergus rufescens* с *F. pratensis* можно назвать уникальными. Хотя утверждение диссертанта, что на примере такой смешанной семьи можно составить представление о функциях семей временных социальных паразитов в многовидовых ассоциациях спорно (все-таки муравей-амазонка является облигатным рабовладельцем), очевидно, что парабиоз у муравьёв создает

им дополнительные преимущества в ответных реакциях на агрессивное воздействие доминантов. В конце главы диссертантом дается общая схема трансформации многовидовой ассоциации муравейников под воздействием облигатного доминанта, что является логическим завершением всей работы.

Замечания по пятой главе носят преимущественно технический характер. Так, в разделе 5.2.4 говорится, что рабочие *F. pratensis*, в отличие от *F. cunicularia* и *F. exsecta*, при спуске вниз с верхней площадки установки использовали прыжки. Возникает вопрос: как изменилось поведение рабочих данного вида, если бы высота установки превышала 10 см. Из таблицы 8 не ясно, какой из видов в каждой паре выступал как агрессор (в тексте описаны не все пары). У субстрата нет ширины, а для измерения ширины полосок по принятым градациям (1, 2, 3 и 4 мм) не требуется штангенциркуль. На с. 144 дается ссылка на рис. 34, хотя это рис. 32. Следует подчеркнуть, что эти замечания не снижают общего благоприятного впечатления как от данной главы, так и от диссертационной работы в целом.

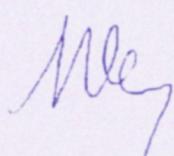
Общие выводы по работе звучат убедительно, лаконичны и в полной мере соответствуют поставленным задачам. Основные результаты диссертации отражены в 12 публикациях, 3 из которых вышли в изданиях, перечисленных в перечне ВАК. Кроме этого, диссертация полностью соответствует остальным критериям, приведенным в разделе II (п. 9–11, 13, 14) «Положения о присуждении ученых степеней» (утверждено постановлением Правительства РФ № 842 от 24.09.2013) в отношении кандидатских диссертаций, а ее автор Евгений Вадимович Бургов заслуживает присуждения ему ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология.

Отзыв обсужден и принят на заседании кафедры ботаники и зоологии Института биологии и биомедицины ННГУ 26 мая 2020 г. (протокол № 12).

Отзыв составил
Зрянин Владимир Александрович
кандидат биологических наук
доцент кафедры ботаники и зоологии
Института биологии и биомедицины ННГУ
zryanin@list.ru
+79108718280



Заседание провел
Охапкин Александр Геннадьевич
профессор, доктор биологических наук
заведующий кафедрой ботаники и зоологии
Института биологии и биомедицины ННГУ
kafbotnngu@mail.ru
+7 (831) 462-32-03



Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования
«Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И.
Лобачевского», Институт биологии и биомедицины

603950 Россия, Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23, к. 1, Институт биологии и
биомедицины, каф. ботаники и зоологии
8(831)462-32-02, e-mail: ibbm@unn.ru