

## ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию  
Евгения Вадимовича Бургова  
**«ТРАНСФОРМАЦИИ МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЙ МУРАВЕЙНИКОВ С  
ФАКУЛЬТАТИВНЫМИ ДОМИНАНТАМИ»**  
на соискание степени кандидата биологических наук  
по специальности 03.02.05 – «энтомология»

Несмотря на развитие технологий и новых методологических подходов в теоретической биологии, полевые наблюдения и эксперименты являются основным источником информации для поиска и формулировки биологических закономерностей. В современных реалиях потребность в многолетних полевых исследованиях исключительно высока, поскольку затраты на получение результатов долговременны, а фактические данные получить иным способом нельзя. Диссертация Бургова Е.В. представляет результаты собственных полевых исследований изменений структуры и функционирования многовидовых сообществ муравьев с семьями факультативных доминантов. Работа проведена на муравьях рода *Formica*, важнейшего компонента экосистем России, семьи которого отличаются наиболее высокой степенью социальной организации среди муравьев, по крайней мере, населяющих территорию РФ. Важный теоретический аспект данной работы заключается в попытке выявить факторы, определяющие ход трансформации сообщества муравьев под влиянием доминанта, и характеристики муравьиной семьи (доминанта), позволяющие реализоваться тому или иному сценарию трансформации. Не вызывает сомнения и практическое значение данной диссертационной работы, поскольку продуктивная охрана биологических объектов и рациональное природопользование основаны на использовании принципов функционирования сообществ, сформулированных, в том числе, в данном исследовании.

Диссертация Е.В. Бургова изложена на 177 страницах машинописного текста, включая приложение, содержащее данные об исследованных комплексах муравейников в форме стандартных документов всероссийской исследовательской программы «Мониторинг муравьев Формика», схему фрагмента одного из исследованных комплексов и фотографии муравьев исследуемых видов и их гнезд. Диссертация имеет стандартную структуру – состоит из введения, 5 глав, содержит выводы, список литературы (212 источников, включая 105 на иностранных языках) и приложение. Текст хорошо выстроен и выверен, практически нет опечаток. Имеется небольшое замечание к приложению: в тексте диссертации нет ссылок на рисунки (в отличие от документов)

из приложения, таким образом рисунки оказываются приятным украшением работы, но не имеют связи с текстом.

Во введении обосновывается актуальность работы и научная новизна, сформулирована цель исследования и задачи для ее достижения. Задачи поставлены в соответствии с заявленной целью и в полной мере способствуют ее достижению. Положения, вынесенные на защиту, новы и содержательны. В первой главе излагаются теоретические основы организации и функционирования сообществ муравьев. Автор демонстрирует хорошее знание предмета исследования, в то же время грамотно определяет место своих исследований в общей теории и объясняет их значение для понимания процессов, протекающих в сообществах.

Вторая глава посвящена описанию района исследований, опытных площадок и методам исследования. Нельзя не отметить одну из сильных сторон постановки научной задачи в данной работе – выбор объекта изучения. Семьи видов *Serviformica*, отобранных для исследования, могут занимать в сообществе разные позиции от доминанта до инфлюента (т.н. факультативные доминанты) и, таким образом, идеально подходят для исследования факторов, влияющих на структуру муравьиных сообществ. Перед Е.В. Бурговым стояла задача найти подходящие опытные площадки, где можно наблюдать взаимодействие семей разных видов с выбранными объектами – семьями факультативных доминантов, описать структуру сообществ на них и в ряду лет отслеживать характеристики опытных сообществ. Результаты работы показали, что автор успешно справился с поставленными научными задачами.

Для изучения функциональных особенностей рабочих муравьев, которые могли бы обеспечивать экологические предпочтения видов, автором была предложена новая методика полевых экспериментов. К сожалению, методика не разъяснена в достаточной степени для ее применения и объяснения результатов, полученных с ее применением. Не прописаны протоколы проведения эксперимента: условия размещения установки в полевых условиях (относительно гнезд, дорог и прочее), не учтены многие параметры самой установки (распределение дорожек на кормовых полях, жесткость дорожек почему-то одина и не объяснена), температура воздуха, влажность и время суток (сезон) во время проведения эксперимента, не учитывается состояние семьи и проч. важные параметры для муравьев.

Исследования модельных сообществ проведены на 7 комплексах муравьев, расположенных на пяти полигонах в разных биоценозах северо-запада Рязанской

области. В главе 3 дано описание видового состава опытных комплексов, их структура. Даны общие характеристики происходящих изменений в структуре комплексов, наблюдаемых в ряду лет. Наиболее интересным с теоретических и практических точек зрения явилось описание изменений, связанных с естественным ходом сукцессии растительности: зарастание предпочитаемых открытых мест обитания модельных семей приводит к переселению семей, иногда с захватом гнезд других видов. В сочетании с антропогенным воздействием – распашкой почвы – возможна деградация комплекса.

Глава 4 посвящена исследованию специфики пространственно-функциональных структур в модельных комплексах с участием факультативных доминантов *Serviformica*. Эта тема является центральной для данного исследования, поскольку автор демонстрирует семейно-ориентированный подход к изучению трансформаций структуры сообществ муравьев. На мой взгляд, именно такой подход позволяет выявить характеристики видов, обеспечивающие возможность сосуществования и их позицию в сообществе. А в пределе позволяет даже проследить (объяснить) формирование и видовых особенностей, и самой структуры сообщества. Исследования на уровне взаимодействия семей в конечном итоге и дают информацию для объяснения видовых экологических характеристик. Хотя Евгений Вадимович противопоставляет экологический и семейно-ориентированный подходы (см. с. 36 диссертации), на мой взгляд, они не существуют отдельно друг от друга, составляя общее представление о месте вида в биоценозе и в эволюции таксона. Автор с успехом справляется с задачей выявления и описания пространственно-функциональных структур. Показаны различия в способности организовывать надсемейные структуры для двух модельных видов *Formica cunicularia* и *F. cinerea*: специфика гнездостроения и проявление лояльности или агрессивности к конспецификам на общей территории. Выявлен важнейший фактор, определяющий развитие структур семьи в заданном видовыми характеристиками диапазоне – это численность особей в семье. Нет сомнения в том, что эта часть работы, проделанная автором, будет использована мирмекологами и в качестве справочной: устройство гнезд, оценка численности семьи по параметрам занимаемого гнезда, оценка охраняемой территории и прочие важные характеристики.

Логическим и продуктивным завершением диссертационного исследования является Глава 5 о механизмах разделения ресурсов между семьями (конспецификов и разных видов) в сообществе муравьев, которые в свою очередь определяются диапазоном варьирования характеристик, установленным автором для модельных видов

в предыдущей главе. Проведен анализ взаимодействий семей разных видов в модельных комплексах, определены условия разделения территории и исходы взаимодействий между ними.

В качестве одной из причин экологической сегрегации видов автор видит специфику функциональных характеристик модельных видов муравьев. Для подтверждения этого тезиса Евгений Вадимович использует два типа экспериментов: предпочтение в посещении фуражирами разных видов выставленных на разных субстратах (почва и трава) кормушки и предложенный авторский метод с применением экспериментальной установки. К сожалению, подробных результатов экспериментов с кормушками в диссертации не приводится. Однако ко второму типу экспериментов у меня есть замечания как в части протокола выполнения экспериментов (см. выше с. 2-3), так и в части интерпретации результатов. Так, например, нельзя согласиться с утверждением, что муравьи *F. pratensis* хуже приспособлены передвигаться по траве, чем *F. exsecta* и *F. cunicularia* на основании распределений скорости муравьев (как при движении вниз, так и вверх), зафиксированной на установке, поскольку **максимальная скорость** и **скорость** передвижения **модального класса (!)** распределения по всем дорожкам установки (от 1 до 4 мм) у *F. pratensis* практически всегда **выше**, чем у двух других видов (например, на дорожке 1 мм (движение вверх)  $\max F. pratensis=30$  мм/с,  $F. cunicularia=25$  мм/с и  $F. exsecta=25$  мм/с, на дорожке 4 мм (движение вниз) 68 мм/с, 38 мм/с и 40 мм/с, соответственно) (рис. 22 в диссертации). При использовании отдельных дорожек фуражиры *F. pratensis* продемонстрировали выбор **оптимального пути** согласно траектории движения (ближе-дальше), а не руководствовались шириной дорожки (рис. 23: дорожки 1 и 4 мм использовались при движении вниз в несколько раз чаще, чем дорожки 2 и 3 мм). Учитывая это, я также не могу трактовать способность спрыгивать с установки *F. pratensis*, в отличие от двух других видов, как неспособность спуститься, мне кажется, что здесь возможно другое объяснение – та же рациональность. Муравьи, имеющие колонии тлей на деревьях, довольно часто используют прыжки для минимизации затрат на спуск по стволу дерева, а уж усомниться в меньшей способности бегать по стволу дерева в этом случае просто нонсенс. Последний аргумент – спуск боком, используемый *F. pratensis* именно на узких дорожках 1 и 2 мм, так же не так однозначен, как трактует автор. То, что боком муравья заставляет спускаться именно функциональная неспособность надо доказывать, а не принимать как данное. В связи с этими замечаниями я не могу считать этот пункт доказанным тем методом и теми

результатами, которые получены в работе на установке. Использование кормушек и данные других авторов, приведенные Е.В. Бурговым, действительно свидетельствуют в пользу предпочтения передвижения *F. pratensis* по дорогам, а не по траве. Но функциональная специфика, на мой взгляд, в данной работе обоснована не была: большие семьи не только *F. pratensis*, но и *F. cunicularia* и *F. cinerea*, как показано самим автором диссертации (см. с. 99-100 диссертации), строят дороги для использования обильного постоянного ресурса (колонии тлей, например), что не связано с функциональной неспособностью передвигаться по траве.

Одним из важных достижений работы является то, что автору удалось показать основной механизм деления пространства – агрессивные взаимодействия семьи и способность удерживать охраняемую территорию, что в свою очередь зависит от численности семьи и от видовой специфики структурно-функциональных характеристик. Выделены стадии формирования структуры многовидовой ассоциации муравьев, и показаны сценарии перехода от неполной ассоциации к полной. Прямыми наблюдениями было доказано деление территории посредством сражений, ослабления, захвата гнезд конкурирующих семей других (подчиненных) видов. По сути работа впервые в подробностях показала, как и почему в сообществе муравьев рождается и исчезает доминант – это важный пункт в теории формирования структуры и функционирования сообществ муравьев.

Общие выводы работы сформулированы в 7 пунктах. В целом, пункты обоснованы, соответствуют цели и задачам, указанным автором. За исключением последнего (7) пункта о функциональной предрасположенности видов к использованию разных субстратов передвижения, все выводы подкреплены результатами работы. То же касается и сформулированных положений диссертации.

На основании изучения текста диссертации, автореферата, а также опубликованных работ Е.В. Бургова могу заключить, что тема работы, несомненно, является актуальной, научные результаты, полученные в ходе работы автора достоверны, содержат научную новизну, имеют существенную теоретическую и практическую значимость. Публикации соответствуют теме и положениям диссертации, а также требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям. Представленные замечания не влияют на общее хорошее впечатление от работы и положительное заключение.

Таким образом, по степени актуальности темы, уровню проведенного исследования, объему собранного и обработанного материала, по уровню полученных научных результатов, степени их новизны, теоретической и практической значимости, а также по форме и содержанию диссертационная работа «ТРАНСФОРМАЦИИ МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЙ МУРАВЕЙНИКОВ С ФАКУЛЬТАТИВНЫМИ ДОМИНАНТАМИ» соответствует требованиям пп. 9-11, 13, 14 Постановления Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842 «О порядке присуждения ученых степеней» в редакции от 01 октября 2018 г., предъявляемым к кандидатским диссертациям, а ее автор, Бургов Евгений Вадимович, несомненно, заслуживает присуждения искомой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология.

Перфильева Ксения Сергеевна

кандидат биологических наук  
научный сотрудник кафедры биологической эволюции  
биологического факультета, кафедра биологической эволюции  
МГУ имени М.В. Ломоносова  
Москва, Ленинские горы, д.1, стр.12  
89166037675  
ksenperf@mail.ru

Подпись руки кбн  
нс К.С. Перфильевой удостоверяю  
декан биологического факультета  
МГУ имени М.В. Ломоносова  
академик



М.П. Кирпичников

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова»,  
биологический факультет

119234 Россия, Москва, Ленинские горы, д.1, стр. 12, биологический  
факультет, каф. биологической эволюции,  
8(495)9392776, e-mail: ksenperf@mail.ru