

Отзыв

официального оппонента на диссертационную работу А.С. Рябинина «Фауна и трофобиотические связи муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и тлей (Homoptera, Aphidomorpha) Южного Зауралья», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология

По замыслу представленная диссертационная работа находится на стыке зоогеографии (анализ фауны) и экологии (многовидовые сообщества, тритрофические взаимодействия). Сочетание необычное, поскольку традиционно проблемы этих направлений биологии рассматриваются самостоятельно. Здесь не берутся в расчет публикации, в которых одно из направлений имеет явно подчиненный характер. По мнению корифея биогеографии и экологии Ю.И. Чернова, трудности их синтеза часто возникают на почве терминологических и понятийных разногласий. Однако есть великолепные примеры их удачного сочетания в одном исследовании, в т.ч. и в мирмекологии. Следует подчеркнуть, что в данном случае автор должен быть одинаково компетентен в вопросах зоогеографии и экологии. Этим, в конечном счете, определяется качество их синтеза, что дает новые интересные результаты. Тем не менее, оценка проводится по обоим составляющим, особенно в отношении к работам квалификационного плана. Перед нами как раз такая работа.

Начнем с фаунистической составляющей, которая вбирает большую часть работы. Прежде всего, следует остановиться на анализируемой территории, которая обозначена как Южное Зауралье. Несмотря на частое использование этого названия разные авторы вкладывают в него весьма различное содержание. Поэтому здесь не обойтись без четкой позиции. Это важно также для корректного учета литературных данных (более трети списка муравьев скомпилирована) и сравнения с другими фаунами. Диссертант отмечает, что Южное Зауралье расположено в юго-западной части Западно-Сибирской равнины со ссылкой на работы Науменко (2008) и Чибилева (2011). Действительно в физико-географическом районировании Западной Сибири выделяется Зауральская провинция (Физико-географическое..., 1968), но только в лесостепной зоне. Иначе эта природная провинция называется Курганская лесостепная равнина (Физико-географический атлас мира, 1964). Район исследования в основном и укладывается в эту провинцию Западно-Сибирской равнины (45 из 48 пунктов сбора материала находятся в Курганской области). Однако чаще Южное Зауралье рассматривается в составе Новоземельско-Уральской

горной страны. Здесь также уместно привести устойчивое географическое название Зауральский пенеппен. В последней заслуживающей внимания сводке по Уралу (Чибилев, 2011) выделяются сразу две Южно-Зауральских подобласти (провинции) озерно-лесостепная и степная соответственно в Южноуральской и Приюжноуральской областях. В отношении второй из них возникает принципиальный момент. В диссертации учтены данные по мирмекофауне Троицкого заказника (Гридина, 2003), который попадает в Южно-Зауральскую степную подобласть (Чибилев, 2011). Встает резонный вопрос, почему не учтены данные по другим локальным фаунам этой подобласти, например, заповеднику «Аркаим» (Зрянин, 2006). В целом приходится признать, что географическое название, принятое в работе, не вполне адекватно отражает район исследования.

Обозначенная проблема физико-географических границ отчетливо ощущается в первой главе диссертации (с. 10–23), в которой есть раздел «История изучения муравьев Южного Зауралья». Из этого раздела следует, что муравьям Южного Зауралья уделено внимание в монографии М.Д. Рузского «Муравьи России» (1905, 1907), а дальнейшие исследования относятся уже к концу XX – началу XXI вв. При этом основной упор делается на работы Т.И. Гридиной (1998, 2003). Замечу, что эти работы посвящены фауне муравьев Урала и пункты, которые диссертант рассматривает в Южном Зауралье, в первоисточниках отнесены к Южному Уралу. Но дело даже не в этом. В попытке «отмежеваться» от Южного Урала упущен целый ряд мирмекологических работ, которые выполнены в XX в. и должны быть в сфере внимания диссертанта. Так, в тексте не упоминается программная работа Н.И. Нефедова (1930) по муравьям Троицкого заказника (тогда заповедника), нет ссылок на другие публикации по муравьям Челябинской области (Скрыльков, 1973; Малоземова, Мараева, 1975; Скрыльков и др., 1975а, б; Гниненко, 1975; Гниненко, Скрыльков, 1973, 1975; Лагунов, 1987, 1999). Вместе с тем более поздние работы по мирмекофауне этой и других сопредельных областей упоминаются как «разрозненные исследования». В этом же разделе дается перечисление 26 видов муравьев из упомянутой монографии М.Д. Рузского (1905) «для исследуемой территории с учетом современной таксономии (Bolton, 2013)». Следует заметить, что без изучения коллекции М.Д. Рузского, такое перечисление, по меньшей мере, ненадежно. В конце подраздела говорится, что исследованиями было охвачено менее 1/3 терри-

тории региона (17 районов из 61). Перечень этих районов был бы как раз кстати, но его диссертант не приводит.

В следующем подразделе «Сообщества муравьев» также есть нарекания к цитированию. Так, Б. Писарскому и П. Памило приписана публикация по сообществам муравьев влажных тропических лесов (Pisarski, Pamilo, 1992), которой у них не было. Впрочем, ее нет и в списке литературы. При цитировании работ Ж.И. Резниковой не упоминается статья о постоянстве структуры многовидовых ассоциаций муравьев в различных природных зонах (Резникова, 1980), хотя эта работа имеет методологическое значение и является примером удачного синтеза зоогеографического и экологического подходов. К тому же данное исследование выполнено на сопредельной территории.

Во втором разделе первой главы перечислены публикации по тлям Курганской области и сопредельных территорий. По количеству упомянутых работ представляется, что цитирование в данном случае более репрезентативно. Указывается, что исследования афидофауны проводились в 11 районах (из 61), но большая их часть была акцентирована на практическом значении тлей.

В третьем разделе литературного обзора рассматриваются трофобиотические связи муравьев и тлей. Отмечается, что спектры мирмекофильных тлей, связанных с разными видами муравьев, существенно отличаются. В частности, видовой состав «мирмекофильных ансамблей тлей», связанных с доминантами (*Formica* s.str., *Lasius fuliginosus*) более стабильны в пространстве и во времени. Вероятно, это наблюдается и в зональном аспекте, но в диссертации данная проблема не обсуждается. Наиболее стабильные трофобиотические отношения с тлями у *L. fuliginosus* объясняются «высокой социальной и территориальной организацией» данного вида. Однако следует также учитывать более высокую общую зависимость *L. fuliginosus* от трофобиоза, в т.ч. в связи с особенностями гнездостроения (см. Брайен, 1986, с. 110).

В конце первой главы говорится, что в связи с «положительным влиянием муравьев на выживаемость тлей, есть основания предполагать наличие сопряженности фауны этих насекомых». В этом можно увидеть сопряженность зоогеографического и экологического подходов всей работы. Однако в действительности речь должна идти не о влиянии муравьев на афидофауну как таковую, а о формировании

устойчивых комплексов отдельных видов муравьев с определенным видовым набором тлей. Для обозначения этой сопряженности должны использоваться понятия экологического плана (например, таксоцен, гильдия или коадаптивный комплекс).

Вторая глава диссертации «Районы, методы и объекты исследований» (с. 24–45) представляется необоснованно большой с учетом ее служебного характера. Фактически это самая объемная глава работы. Оправданием здесь могло бы служить использование приведенных данных в основной части диссертации, однако этого не происходит. Так, вызывает недоумение столь подробное описание водных ресурсов с указанием химического состава воды. Геоботанические данные отчасти дублируются в характеристике подзон и биотопов. Фото типичных биотопов, которые занимают 2,5 стр., для экономии места следовало бы дать в приложении. Вместе с тем явно не хватает конкретики о количестве обследованных биотопов в разных подзонах, их особенностях, соотношении зональных и интразональных ценозов. Это, безусловно, сказывается на качестве дальнейшего фаунистического анализа (гл. 4).

В разделе о методах исследований говорится о картировании муравьиных гнезд, здесь же приведен «пример одного из участков». Возникает вопрос: сколько картосхем составлено в общей сложности и почему они остались за пределами диссертации? По существу, это уже результаты, на которые потрачено много усилий, тем более картосхемы были бы полезны при анализе организации многовидовых сообществ и взаимодействия муравьев с колониями тлей, если бы последние картировались. Аналогичная претензия относится к учетам плотности гнезд муравьев. Если они и проводились, то их результаты в дальнейшем обсуждении не используются. Об этом же говорят приводимые формулы индексов Съеренсена – Чекановского и Жаккара (с. 42), которые определяют только сходство видового состава, хотя здесь же говорится об «учете встречаемости гнезд». Есть вопросы и к подразделу «Влияние муравьев на фауну тлей», но они упираются главным образом в терминологию. Очевидно, что встречаемость и видовой состав тлей не одно и то же.

В главах 3–5 (с. 46–89) рассматриваются фауна и биотопическое распределение муравьев и тлей. Изложение построено в традиционном ключе: дается оценка

таксономического богатства, проводится ареалогический анализ фауны, оценивается сходство видового состава изученных групп по геоботаническим подзонам и основным типам биотопов, по обеим группам в приложение вынесены аннотированные списки. Как замечание следует отметить, что «Материал» по муравьям и тлям дается по-разному. В действительности для муравьев приводятся пункты находок, а для тлей собственно материал (данные этикеток). Это неоправданно увеличивает объем второго списка (с. 145–225). Здесь же постоянно цитируется интернет-ресурс, который отсутствует в списке литературы.

Синантропные виды (в частности *Monomorium pharaonis*) не входят в состав фауны (в первом выводе число видов должно быть 48). Из четырех видов муравьев, которые приводятся как дополнительные для Южного Зауралья, три (*Cataglyphis aenescens*, *F. aquilonia* и *Lasius platythorax*) указывались из заповедника «Аркаим» (Зрянин, 2006), причем первые два вида отмечались из региона и ранее. Что касается последнего, то раньше его не отличали от *L. niger*, поэтому необходима ревизия всех сборов муравьев данного комплекса из региона. В целом список муравьев выглядит достаточно полным (за исключением социально-паразитических видов), хотя сам диссертант отмечает, что «при планомерном исследовании... региональный список может существенно увеличиться» (с. 47). Имеются ввиду южные степные районы.

В ареалогическом анализе принята типология, предложенная К.Б. Городковым (1984). Само по себе это не вызывает никаких возражений. Однако по целому ряду видов возникают сомнения в правильности определения их ареалов. Так, среди муравьев установлен только 1 вид из голарктического комплекса, это *Myrmica ruginodis*. Однако в последней сводке по муравьям рода *Myrmica* (Radchenko, Elmes, 2010), которая, кстати, известна диссертанту, данный вид указан как транспалеарктический (р. 237). В С. Америке он является интродуцентом. То же самое относится и к *M. rubra*. Вместе с тем действительно голарктические виды (*Camponotus herculeanus*, *F. fusca*, *Leptothorax muscorum*, *Lasius flavus*) в работе отнесены к палеарктическому комплексу. Отнесение *F. candida* к транспалеарктическому типу ареала возможно, если рассматривать это название как полный синоним *F. picea*. Трудно согласиться с отнесением *L. platythorax* к температурно-субтропическому типу ареала. Указание *F. gagates* для Южного Зауралья вообще является ошибкой,

повторенной вслед за М.Д. Рузским (1905). Данный вид спутан с *F. candida* (= *F. picea*). Для *S. vagus* и *F. cinerea* ареал может быть существенно продвинут на восток (по второму виду см. Антонов, 2013). Учет перечисленных замечаний внес бы значительные изменения в рис. 3.1–3.3 и табл. 3.2.

В разделе о зональном распределении муравьев (с. 57–65) обращает на себя внимание несоответствие результатов, полученных при анализе распределения муравьев по геоботаническим подзонам и при выявлении локальных фаун. В первом случае наибольшее сходство по видовому составу выявлено между северной и южной подзонами лесостепи, а во втором – между ними проходит граница северной и южной фаунистических групп. В результате значение южной лесостепи в сложении региональной мирмекофауны остается неопределенным. Вместе с тем на Русской равнине, где природные зоны имеют широтное простираие, как и в Зауралье, мирмекофауна южной лесостепи сохраняет много реликтовых черт. Это было показано в классических работах К.В. Арнольди (1965, 1968) и в дальнейшем подтверждено в работах по муравьям Белгородской области (Присный, 2003) и Среднего Поволжья (Зрянин, Зрянина, 2007). О реликтовых элементах можно говорить и в мирмекофауне Южного Зауралья, но, к сожалению, в диссертации этот интересный аспект зоогеографии не затрагивается.

Раздел 4.3 приобретает характер литературного обзора в связи с пространными определениями разных уровней конкурентной иерархии в многовидовых сообществах муравьев. Эти же термины повторно определяются в беспрецедентном «Словаре терминов» (с. 110–112). Следует заметить, что при формулировке таких определений необходима ссылка на первоисточник, иначе можно неумышленно исказить смысл того или иного понятия. Это, в частности, относится к термину «кододоминант» (в диссертации «содоминант»). Впервые он был использован Дж. Мейджером (Majer, 1976) для обозначения доминантов, использующих общую территорию. В диссертации смысл данного определения искажен. В целом анализ состава и структуры сообществ выглядит формально, в т.ч. из-за отсутствия иллюстративного материала (картосхем).

Последняя 6-я глава диссертации (с. 90–106) посвящена трофобиотическим отношениям муравьев и тлей и должна служить синтезу зоогеографического и экологического аспектов работы. Об этом же говорит сочетание слов в названии главы

«трофобиотические связи», «влияние муравьев на афидофауну». Диссертанту удалось показать зависимость между группировками и отдельными видами муравьев и тлей с использованием статистического анализа. В заслугу автору можно поставить выявление существенного влияния муравьев-субдоминантов (виды *Serviformica*) на спектр трофобионтов муравьев-доминантов. Это подтверждает роль субдоминантов как разведчиков для доминантов, выявленную ранее (Стебаев, 1971; Резникова, 1971). Однако можно ли это называть влиянием на афидофауну? Для зоогеографа ответ очевиден: нет. Фауна (даже локальная) – не просто список видов любой территории, как часто об этом думают, а исторически сложившаяся их совокупность в соответствующем хороне (*sensu* Крыжановский, 1987 и др.). Для видовых группировок в пределах одного биотопа существуют другие термины (см. выше). Кроме того, важно, что речь идет не обо всех видах тлей, а только о мирмекофильных. Об этом в конце работы пишет и сам диссертант. Очевидно, видовой состав тлей будет, прежде всего, зависеть от условий среды обитания, в частности от наличия и состояния кормовых растений.

Из других замечаний по данной главе можно указать на нереальность выявления трофобиотических связей у муравьев-амазонок (*Polyergus rufescens*), которые самостоятельно не питаются. В отношении *Stomaphis quercus* можно констатировать облигатную связь с *L. fuliginosus* и для Европейской России. На с. 93 говорится о «тлях-герпетобионтах» (должно быть «герпобионты»). Максимальное число посещаемых видов тлей, выявленных для *L. niger*, может быть артефактом, поскольку *L. niger* в ряде биотопов замещается своим двойником *L. platythorax*. Отсутствие корреляции числа трофобиотических связей муравьев родов *Camponotus* и *Myrmica* с числом тлей в биотопе объясняется меньшей потребностью этих муравьев в углеводной пище. Однако это может быть связано и со специфическим режимом их суточной активности (у *Camponotus* – ночной, у *Myrmica* – утренне-вечерней).

В конце диссертации приводится «Заключение» и делаются «Выводы». Можно согласиться с диссертантом, что представленные в диссертации аннотированные списки муравьев и тлей будут востребованы при составлении регионального и общероссийского кадастров. Диссертант поставил вопрос о взаимообусловленности таксоценов муравьев и тлей, что следует развивать в дальнейших исследованиях

как с экологических, так и с зоогеографических позиций. Однако синтез этих аспектов в рецензируемой работе столкнулся с трудностями терминологического и понятийного планов. Конечно, это отражает уровень компетентности автора в рассматриваемых вопросах. Общее впечатление о работе снижает и ряд технических недочетов, на которых здесь нет нужды останавливаться (часть из них рассмотрена выше).

Подводя итог можно констатировать, что А.С. Рябинин выполнил научно-квалификационную работу, которая содержит новые материалы по фауне муравьев и тлей в пределах Курганской области, раскрывает новые аспекты взаимодействия этих насекомых на уровне сообществ, демонстрирует зависимость видовых ансамблей и встречаемости тлей от иерархического статуса конкретных видов муравьев в различных условиях среды. Материалы диссертации отражены в трех статьях (издания из списка ВАК) и доложены на ряде конференций. Тема диссертации соответствует специальности совета, в котором будет проходить защита. Таким образом, по формальным признакам диссертационную работу можно оценить положительно, а ее автору А.С. Рябину присвоить степень кандидата биологических наук.

Доцент кафедры зоологии
Нижегородского государственного
университета им. Н.И. Лобачевского,
к.б.н.



Зрянин
Владимир Александрович

Рабочий адрес: 603950 Нижний Новгород,
просп. Гагарина, 23, ННГУ, корп. 1,
биологический факультет, кафедра зоологии
e-mail: zryanin@list.ru
телефон: 8-910-8718280

29.01.2015

