

УТВЕРЖДАЮ

Декан биологического факультета
МГУ имени М.В.Ломоносова,
академик М.П. Кирпичников



ОТЗЫВ

официального оппонента

доктора биологических наук Гохмана Владимира Евсеевича

на диссертацию Новгородовой Татьяны Александровны «Экологические и этологические аспекты взаимодействия муравьев с тлями и афидофагами на разных уровнях социальной организации», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности: 03.02.05 – энтомология.

Диссертация Т.А. Новгородовой посвящена исследованию этологических и экологических аспектов взаимодействия муравьев, тлей и афидофагов, а также оценке роли муравьев в формировании и поддержании трофобиотических связей с тлями. Рецензируемая работа представляет несомненный интерес с теоретической точки зрения, поскольку в ней содержатся новые данные и обобщения, касающиеся становления, развития и функционирования важнейших компонентов экосистем. Рассматриваемый труд имеет и практическую ценность, так как полученные результаты могут быть использованы при разработке мер борьбы с вредными видами тлей.

Диссертация выполнена на 306 страницах (включая 245 страниц основного текста) и в целом построена по традиционному образцу. Она состоит из общей характеристики работы (введения), семи глав, заключения, выводов, словаря терминов, списка литературы и приложения.

Во введении обоснована актуальность выбранной тематики, изложена степень разработанности последней в настоящее время, сформулированы цель и задачи исследования, а также приведены другие сведения, необходимые для общей оценки представленной работы. Т.А. Новгородова сообщает, что ей опубликовано более 60 печатных работ по теме диссертации, включая 28 статей в журналах, рекомендованных для публикации основных результатов диссертационных работ – "Доклады Академии наук", "Евразийский энтомологический журнал", "Журнал общей биологии", "Зоологический журнал", "Известия

Саратовского университета", "Успехи современной биологии", "European Journal of Entomology", "Insect Science", "Mymecological News", "Zoosystematica Rossica" и "Zootaxa".

Первая глава диссертации представляет собой обзор классической и современной литературы, посвященной симбиозу муравьев и насекомых-фитофагов, выделяющих падь. Автором убедительно показано, что, несмотря на сравнительно большое число опубликованных работ по данному вопросу, эти исследования в основном касаются отдельных пар видов муравьев и их симбионтов. В то же время, механизмы формирования трофобиотических связей в сообществе до сих пор оставались неизученными.

Во второй главе приведено описание районов, методов и объектов исследования, изученных в ходе работы над диссертацией. Исследование трофобиотических связей муравьев проведено Т.А. Новгородовой в 78 пунктах на территории Новосибирской и Курганской областей, а также Республики Алтай и Алтайского края. Автором собрано и обработано более 4300 проб, в каждой из которых содержалось от 5 до 100 экземпляров насекомых. Проведены детальные наблюдения за поведением 13 модельных видов муравьев и девяти видов тлей. Все полученные результаты обработаны с применением различных методов математической статистики. Хотелось бы особо отметить как широту арсенала статистических критериев, используемых в диссертации, так и корректность их применения в каждом конкретном случае. Это, разумеется, существенно повышает надежность обобщений и выводов, сделанных в рассматриваемой работе.

В третьей главе подробно разобраны различные аспекты трофобиотических связей муравьев и тлей. Т.А. Новгородовой выявлен трофобиоз с тлями для 42 видов муравьев. С другой стороны, на исследованной территории отмечено 303 вида тлей, включая один вид, оказавшийся новым для науки и впервые описанный автором. Показано, что широта вышеупомянутых трофобиотических связей зависит от вида муравьев. Так, в присутствии муравьев-субдоминантов подрода *Serviformica* существенно увеличивается число видов тлей, связанных с облигатными доминантами *Formica* s.str. Трофобиотические связи последних характеризуются не только широтой, но и высокой стабильностью как по количеству, так и по составу видов тлей.

Четвертая глава посвящена изложению основных особенностей организации сбора пади у разных видов муравьев. Т.А. Новгородовой убедительно продемонстрировано, что среди сборщиков пади выделяются группы, различающиеся по "профессиональной специализации", причем число этих групп варьирует у разных видов. Автором приведена

классификация типов организации сбора пади, насчитывающая пять уровней сложности. Показано, что эта сложность зависит от различных факторов, включая вид и сезонную активность муравьев, размер их семьи, а также образ жизни трофобионтов.

В пятой главе диссертации описываются основные черты поведения муравьев при защите тлей от различных афидофагов и энтомопатогенных грибов. В ходе многолетних наблюдений за колониями тлей Т.А. Новгородовой отмечено 115 видов хищников и паразитоидов этих насекомых. Автором продемонстрировано, что эффективность защиты тлей от афидофагов в значительной степени определяется уровнем социальной и территориальной организации семьи муравьев. Установлено, что муравьи рода *Formica* уверенно распознают тлей, несущих споры энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana*, и быстро удаляют инфицированных особей из колоний.

В шестой главе подробно обсуждается роль социального и индивидуального опыта муравьев при взаимодействии с естественными врагами тлей. Автором показано, что агрессивная реакция сборщиков пади на хищников-афидофагов является врожденной, однако степень и характер ее проявления могут существенно зависеть от видовой принадлежности и индивидуального опыта муравьев, а также от вида и стадии развития афидофага. Получены данные в пользу существования у сборщиков пади оптимальной стратегии поведения по отношению к хищникам тлей, позволяющей изгонять афидофагов при минимальном риске столкновения с химической защитой последних.

Седьмая глава представляет собой описание и обсуждение стратегий поведения муравьев при добывании углеводной пищи на примере трофобиотических отношений с тлями. Т.А. Новгородовой впервые выделены три типа подобных стратегий, в основе которых лежит соответствующий характер использования ресурсов: экстенсивный, интенсивный и смешанный. Каждый из этих типов характерен для той или иной группы видов муравьев, имеющих сходную структуру социальной и территориальной организации.

В кратком заключении подведены основные итоги исследования, изложенного в рассматриваемой работе.

Выводы диссертации вытекают из ее содержания и представляются вполне обоснованными.

В кратком, но весьма полезном, особенно для неспециалистов, словаре терминов, как следует из его названия, содержатся определения основных понятий и терминов, встречающихся в диссертации.

Список использованной литературы насчитывает 344 названий, из них 220 – на иностранных языках.

В приложении приведены подробные списки и фотографии районов и пунктов сбора материала, а также биотопов, исследованных Т.А. Новгородовой. Сюда же входят схемы кормовых участков муравьев и списки видов афидофагов, собранных в колониях тлей. Кроме этого, в приложение включены несколько сводных таблиц, содержащих детализированную информацию, использованную автором в предыдущих главах.

Переходя к общей оценке анализируемой диссертации, должен отметить, что рецензируемый труд в целом производит самое благоприятное впечатление. Т.А. Новгородовой впервые получен, обработан, осмыслен и проанализирован значительный объем фактических данных по экологии и этологии муравьев и их трофобионтов. Многие обобщения, содержащиеся в диссертации, весьма убедительны и характеризуются высоким уровнем научной новизны. Наконец, работа снабжена двумя десятками таблиц, а также иллюстрирована большим количеством цветных и черно-белых фотографий, рисунков и диаграмм.

Тем не менее, анализируемая диссертация, как и практически любая работа подобного рода, не свободна от тех или иных недостатков и недочетов. Лично у меня больше всего вопросов вызывает раздел 5.4, в котором описаны эксперименты по обработке тлей суспензией спор *Beauveria bassiana* и последующему предъявлению этих насекомых муравьям, которые, как отмечено выше, надежно распознают инфицированных тлей и быстро удаляют их из колонии. Автор считает, что указанные действия муравьев направлены исключительно на защиту трофобионтов от заражения, однако, насколько мне известно, *B. bassiana* имеет широкий круг насекомых-хозяев (строго говоря, под этим названием, видимо, скрывается комплекс близких видов) и может заражать не только тлей, но и муравьев. Более того, согласно исследованию, недавно опубликованному в журнале "Evolution" (Bos et al., 2015), данный гриб, в том числе, является патогенным для представителей рода *Formica* (*F. fusca*), хотя вполне возможно, что лабораторная культура, использованная в экспериментах Т.А. Новгородовой, и не обладает подобными свойствами. Тем не менее, представляется маловероятным, чтобы муравьи могли определять степень патогенности той или иной линии *B. bassiana* по спорам этого гриба, обнаруживаемым на покровах тлей. Таким образом, результаты экспериментов, описанных в рассматриваемой диссертации, получают альтернативную интерпретацию, а именно: муравьи воспринимают наличие спор *B. bassiana*,

прежде всего, как смертельную опасность для самих себя и немедленно удаляют инфицированные объекты. Возможно, подобной двусмысленности можно было бы избежать, используя патогенов, заражающих тлей, но заведомо безопасных для муравьев. Наконец, по моему мнению, дополнительную убедительность вышеописанным экспериментам могла бы придать непосредственная демонстрация наличия спор патогена на покровах тлей, скажем, с помощью сканирующей электронной микроскопии.

Далее, в работе неоднократно указано, что эффективность деятельности муравьев *Formica* s.str. по сбору пади существенно возрастает в присутствии представителей подрода *Serviformica*, поскольку фуражиры первой группы используют соответствующих особей второй в качестве "разведчиков". К сожалению, механизмы, лежащие в основе этого чрезвычайно интересного явления, в диссертации практически не обсуждаются даже в качестве гипотез. В частности, мне (думаю, как и другим специалистам-энтомологам) хотелось бы знать, какие сигналы муравьев другого вида считываются в данном случае: зрительные или тактильные (при непосредственном контакте), запаховые и т.д. Справедливости ради следует отметить, что определенную информацию по аналогичным вопросам можно почерпнуть из литературных источников, на которые ссылается автор диссертации.

Наряду с вышеуказанными дискуссионными моментами, в диссертации также имеются и более определенные, хотя и менее значимые, недочеты. Так, в приложении к диссертации в списке кокциnellид, питающихся тлями (с. 302), приведена *Thea* (= *Psyllobora*) *vigintiduopunctata*, однако, насколько мне известно, этот вид, в противоположность многим другим представителям данного семейства, является не афидофагом, а мицетофагом. Raphidiidae, т.е. еще одно семейство хищников-афидофагов, обычно все же причисляют не к Neuroptera, как утверждает автор диссертации (с. 139, 303), а к отдельному отряду Raphidioptera.

Рецензируемая работа в целом написана очень хорошим языком, однако, тем досаднее обнаруживать в ней немногочисленные стилистические огрехи, которые прежде всего включают повторы одинаковых или однокоренных слов в пределах одного предложения. Сюда, например, относятся такие фразы: "Доминанты представляют собой виды муравьев, неизменно доминирующие в многовидовых сообществах..." (с. 68); "Кроме того, они [муравьи-"разведчики"] могут временно заменять "пастухов" и "сторожей", если те временно покидают колонию..." (с. 112); "Полученные данные в свете современного состояния

исследований в данной области науки" (с. 175). Кстати, последнее из этих предложений, будучи заглавием раздела 6.3, очевидно, является неудачным в силу отсутствия конкретности, поскольку, в принципе, может быть использовано практически в любой диссертации. Наконец, повторы в рассматриваемой работе подчас затрагивают и целые фразы; так, в "Словаре терминов" определение понятия "общие симбионты" дано дважды (с. 208).

К числу языковых небрежностей, очевидно, также относится использование названий различных статистических критериев без упоминания самого слова "критерий". Например, вместо словосочетания "критерий Уилкоксона" в диссертации неоднократно встречается просто "Уилкоксон" (с. 172, 173, 175).

Далее, название вида тли, впервые описанного Т.А. Новгородовой (*Aspidophorodon vera* Stekolshchikov et Novgorodova, 2010), приведено в приложении с пометкой "sp. n." (с. 281). Такое указание является нежелательным, поскольку его, согласно рекомендациям Международного кодекса зоологической номенклатуры, следует давать только при первой публикации описаний. Кроме того, внимательное изучение списка литературы, имеющегося в диссертации, показывает, что там отсутствует работа А.В. Стекольщикова и Т.А. Новгородовой (Stekolshchikov, Novgorodova, 2010), в которой содержится первоописание *A. vera*. Это же касается и двух других совместных статей упомянутых авторов (Stekolshchikov et al., 2007, 2008), хотя полные ссылки на данные работы приведены в автореферате.

Необходимо отметить, что в списке литературы, включенном в анализируемую диссертацию, есть и ряд других погрешностей. В частности, при перечислении авторов информационно-методического пособия "Мониторинг муравьев Формика" вместо "В.А. Зрянин" дважды (на с. 212, 213) указано "В.А. Гилев". Электронный каталог муравьев мировой фауны Б. Болтона (Bolton, 2015) также приведен в списке дважды (на с. 224 и 225), как и работа Фишера и Шинглтона (Fisher, Shingleton, 2001) (на с. 229 и 230). Кроме того, ссылки на литературные источники, имеющиеся в рассматриваемом списке, иногда бывают неполными; например, там отсутствуют названия изданий, в которых опубликованы статьи Б. Зайферта (Seifert, 2000; с. 240) и Б. Штадлера (Stadler, 1997; с. 241).

Остальные недочеты, имеющиеся в диссертации, относятся скорее к ее оформлению и при необходимости (например, в случае публикации тех или иных разделов) могут быть легко исправлены. Так, на рисунках 3.4 (с. 80) и 3.9 (с. 91) даны только краткие обозначения видов муравьев, которые затем расшифровываются в подрисуночных подписях. Вероятно, здесь целесообразнее было сразу привести полные видовые названия (как это сделано в

других случаях), что могло бы существенно улучшить восприятие.

Наконец, в диссертации (прежде всего в списке литературы и в приложении) имеется некоторое количество опечаток и аналогичных ошибок, в том числе в написании латинских названий насекомых и растений. Например, на с. 275 два видовых названия тлей из рода *Aphis* приведены как относящиеся к *Apis* (т.е. к роду медоносных пчел); к тому же для них, как и для некоторых других тлей, не указаны кормовые растения. С другой стороны, родовое название горчицы (*Sinapis*) дано на с. 278 как "*Sinaphis*".

Тем не менее, перечисленные недостатки ни в коей мере не снижают, как указано выше, весьма благоприятного общего впечатления от рецензируемой работы, представляющей собой результат плодотворных многолетних исследований разнообразных взаимоотношений муравьев и их трофобионтов. Анализируемая диссертация в целом заслуживает самой положительной оценки, и, по моему мнению, после учета основных высказанных замечаний ее следовало бы опубликовать в виде отдельной монографии. Представленная работа выполнена автором на высоком теоретическом и методическом уровне, обеспечившем достижение поставленных целей и задач исследования. По объему изученного материала, использованным методам, а также полученным результатам, обобщениям и выводам можно заключить, что рассматриваемый труд, в соответствии с п. 9 "Положения о порядке присуждения ученых степеней", является научно-квалификационной работой, в которой содержится важный вклад в развитие исследований по экологии и этологии насекомых. Автореферат в целом соответствует содержанию диссертации. Таким образом, я считаю, что Т.А. Новгородова, безусловно, заслуживает присуждения искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология.

11.11.2015

Ведущий научный сотрудник Ботанического сада биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова,
доктор биологических наук, старший научный сотрудник



В.Е. Гохман

Директор Ботанического сада биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова,
доктор биологических наук, профессор



В.С. Новиков

Почтовый адрес организации: 119234, Москва, Ленинские Горы, д. 1, корп. 12,
биологический факультет МГУ; телефон (495) 939-3293, e-mail: vegokhman@hotmail.com

