

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию

Керчева Ивана Андреевича

«Инвазии насекомых-дендрофагов как феномен проникновения чужеродных и формирования новых микроценозов»,

представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности: 1.5.14 – Энтомология (биологические науки)

Сегодня не вызывает сомнения тот факт, что биологические инвазии – не только одна из центральных экологических проблем современности, но и угроза сохранения биологического разнообразия, целостности экосистем, формировавшихся десятки и сотни тысяч лет эволюции. Среди вселенцев особую, часто недооцененную, угрозу представляют насекомые, в особенности жуки-короеды. Благодаря скрытному образу жизни они длительное время остаются незамеченными, и к моменту обнаружения уже способны формировать масштабные очаги массового размножения с последующей быстрой гибелью деревьев. С учетом того факта, что короеды внедряются в существующие энтомокомплексы вместе со своей агрессивной «свитой» – амброзiales грибами, а также другими сопутствующими организмами (нематодами, клещами, другими насекомыми) наблюдается перестройка аборигенных ксилофильных комплексов и формируются новые, довольно устойчивые микроценозы. Именно такой глубоко экологический подход реализован в работе И. А. Керчева, в которой озвучен **очень широкий спектр задач** высокой степени актуальности, научной новизны и раскрывающих полную структуру и методологию подобного рода исследований.

Таким образом, **актуальность** диссертационного исследования состоит в том, что в процессе всестороннего изучения модельных объектов – уссурийского полиграфа и союзного короеда – возникает представление о фундаментальных механизмах инвазионного процесса как комплексного явления (инвазий микроценозов).

Результаты работы позволяют не только объяснить причины столь успешной экспансии этих экономически и экологически значимых вредителей в Сибири, но и создать научную основу для прогнозирования и предотвращения будущих вторжений, учитывающую комплексную природу угрозы, исходящей от стволовых дендрофагов.

Не вызывает сомнения и высокая степень **научной новизны** исследования. Прежде всего, необходимо отметить, что инвазии короедов-дендрофагов рассмотрены не как проникновение отдельных видов-вредителей, а как вселение целостных биологических систем – микроценозов. Обосновано введение нового понятия «инвазия микроценоза»

как функциональной единицы биологического вторжения, обладающей эмерджентными свойствами.

Предложен и апробирован интегративный методологический комплекс для изучения микроценозов, включающий метагеномный анализ, молекулярно-генетические и биоинформационные методы, а также экспериментально-поведенческие подходы.

Доказано, что оба короеда проникли в Сибирь вместе с ядром своих нативных микробных сообществ, а затем происходит формирование смешанных ассоциаций – исходный микроценоз дополняется аборигенными видами и возникает новая консортивная структура.

Высока теоретическая и практическая значимость работы. С позиции интегративного методологического подхода в ней доказана правомерность рассмотрения «инвазии микроценоза» как нового понятия, концептуальной единицы. Это служит основой для разработки систем мониторинга и прогноза развития очагов изученных вредителей. Выявление эффективных энтомофагов и патогенов создает базу для разработки биологических методов контроля, а результаты по трофической пластичности и модели потенциальных ареалов позволяют оценивать риски для различных лесных районов.

Достоверность результатов работы и обоснованность выводов обусловлены достаточным объемом полевых и экспериментальных данных, использованием современных методов их обработки, содержательным анализом фактического материала и чёткой, глубоко научной интерпретацией полученных результатов.

Личный вклад автора. Формулировка концепции инвазий микроценозов, защищаемых положений, анализ литературных источников, сбор полевого материала, разработка ряда методик, проведение лабораторных и экспериментальных исследований, обработка, анализ и интерпретация полученных данных, обобщение результатов и формулировка выводов осуществлялись автором лично или при его непосредственном участии.

Апробация результатов. Результаты исследований и основные положения, выносимые на защиту, были обсуждены на 37 отечественных и международных совещаниях, конференциях и конгрессах, включая съезды Русского энтомологического общества (Новосибирск, 2017; Москва, 2022), Чтения памяти О.А. Катаева (Санкт-Петербург, 2014–2024), Международные симпозиумы «Инвазийные виды в Голарктике» (Углич, 2021), Международные конгрессы по энтомологии (США, 2015), Международные симпозиумы по биотремологии (Италия, 2018) и многие другие.

Публикации. Основные результаты диссертационного исследования опубликованы в 44 научных работах. Из них 43 статьи индексируются в

международных базах данных Web of Science и Scopus, при этом в 22 работах диссертант является первым автором (в том числе 7 работ выполнены без соавторов). Результаты представлены в 4 главах коллективных монографий и научных изданий, общим объемом 2,6 печатных листа.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 379 страницах и включает 64 рисунка и 15 таблиц. Работа состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка сокращений, списка литературы (включающего 448 источников, в том числе 315 на иностранных языках) и 4 приложений на 21 странице.

Анализ содержания диссертационной работы

Глава 1. Теоретические и методологические основы изучения микроценозов инвазионных короедов.

Глава изложена на 12 страницах машинописного текста, включает основной блок на 11 страницах и Заключение по Главе 1. Она посвящена анализу литературных данных и формулировке понятия «инвазия микроценоза». С позиции системного подхода установлен теоретический фундамент и понятийный аппарат для эмпирического изучения современных инвазий микроценозов.

Концепция автора привлекает внимание тем, что, в отличие от «коинвазии», предполагает изучение вторжения уже сформировавшегося в первичном ареале сообщества (микроценоза), обладающего внутренней структурой, трофическими сетями и эмерджентными свойствами (по терминологии автора «ядра»), которое в ходе инвазии способно трансформироваться, интегрируя аборигенные виды (по терминологии автора «периферию»).

Таким образом, И. А. Керчев уже с первых страниц «предвосхищает» главный результат работы, вполне обосновано и корректно с позиций синэкологии формируя фундамент исследования.

Глава 2. Материалы и методы.

Глава изложена на 40 страницах машинописного текста и состоит из 12 разделов.

Раздел 2.1. Введение к Главе.

Автор обосновывает необходимость применения специальных методов изучения на трех взаимосвязанных уровнях интеграции: вид-детерминант, микроценоз, экосистема.

Раздел 2.2. Объекты и районы исследований.

В качестве модельных выбраны два агрессивных чужеродных вида короедов – уссурийский полиграф *P. proximus* и союзный короед *I. amitinus*. Ключевым районом многолетних исследований является южная тайга Западной Сибири (Томская область). Для сравнительного анализа привлечены материалы из первичных ареалов модельных видов: Дальнего

Востока России (для *P. proximus*) и горных систем Европы и Балтийского региона (для *I. amitinus*), а также из других регионов их инвазионного распространения (Сибирь, Урал, Прибайкалье).

Географический охват исследований и точек сбора материала (личные сборы 2012–2025 гг. и материалы коллег) огромен и протянулся более чем на 8000 км – от Охотского до Балтийского морей.

Раздел 2.3. Полевые методы.

Автором выполнено картирование очагов усыхания, проведено 12-летнее изучение трансформации аборигенных консорциев на 46 постоянных пробных площадках в темнохвойных лесах Томской области. На каждой ППП проведено комплексное таксационное описание и оценка жизненного состояния 4835 деревьев пихты и 696 деревьев кедра по 6-балльной шкале. На стационаре «Кедр» ИМКЭС СО РАН (Томская обл.), в дендрариях ЦСБС СО РАН (Новосибирск) и Горнотаежной станции ДВО РАН (Приморский край) на «дозорных растениях» выполнена оценка рисков заселения интродуцентов.

Энтомологический материал собран в течение полевых сезонов 2012–2024 гг. путем ручного сбора из-под коры и выращивания преимагинальных стадий в лаборатории. Демографический анализ популяций короедов проведен стандартными методами. Также получен обширный материал для анализа микроценозов (нематоды, клещи, грибы, бактерии).

Раздел 2.4. Лабораторные и экспериментальные методы.

Широкий ассортимент методов применен для извлечения нематод и клещей-симбионтов. Выделение и культивирование грибных симбионтов выполнено на искусственных питательных средах (микологом Н. В. Пашеновой (ИЛ СО РАН)). Отрезки субстрата (пихты сибирской) с жуками *P. proximus* были помещали в климатические камеры или термостаты. Для наблюдения за развитием короедов использовали методику «сэндвич-пластин».

Раздел 2.5. Методы акустического анализа.

Автором разработаны специальные методы изучения звуковых сигналов короедов в разных ситуациях (стресс, ухаживание, соперничество). Для *P. proximus* созданы индивидуальные протоколы записи при различных температурах. Анализ параметров сигналов проведен в программах Raven Pro и Avisoft SASLab Pro.

Особую ценность представляет эксперимент по трансляции сигналов короедов на заселённые ими фрагменты деревьев.

Раздел 2.6. Изучение феромонной коммуникации.

С помощью четырехканального ольфактометра для *P. proximus* выполнена оценка привлекательности запахов, исходящих от отрезков пихты, заселенных самцами, самками или парами жуков. Полевые испытания

синтетических феромонов для *I. amitinus* проведены в очаге массового размножения в Томской области с использованием барьерных ловушек.

Раздел 2.7. Биотестирование.

Применено для оценки вирулентности энтомопатогенных грибов (*Beauveria bassiana*, *Isaria farinosa*) на имаго *P. proximus* и фитопатогенности грибов-симбионтов *I. amitinus* для сибирского кедра.

Раздел 2.8. Морфологические и микроскопические методы.

Для идентификации грибов, нематод и клещей использована световая микроскопия (Carl Zeiss Axio Imager A2), для изучения стридуляционного аппарата короедов и морфологии клещей – сканирующая электронная микроскопия (Hitachi TM-3000, TESCAN MIRA3 LMU), для неинвазивной 3D-визуализации стридуляционного аппарата – рентгеновская микротомография (XWT 160-TC).

Раздел 2.9. Молекулярно-генетические методы.

Тотальную ДНК выделяли с использованием коммерческих наборов. Для филогеографического анализа *P. proximus* и *I. amitinus* секвенировали фрагмент гена COI. Филогенетические деревья строили методами Maximum Likelihood и байесовского анализа. Для идентификации грибных симбионтов секвенировали ITS и EF-1 α , для типирования *Wolbachia* – гены MLST. Для анализа бактериальных и грибных сообществ (микробиомов) применяли высокопроизводительное секвенирование ампликонов генов 16S рРНК и ITS2 на платформе Illumina MiSeq с последующей биоинформатической обработкой в QIIME2 (ИХБФМ СО РАН).

Раздел 2.10. Биохимические анализы.

Для изучения влияния нематод на иммунитет хозяина создана чистая линия *P. proximus*, свободная от паразитов, и линия, инфицированная нематодами *Sychnotylenchus* sp. В гемолимфе жуков спектрофотометрически определена активность ферментов иммунитета и детоксикации (фенолоксидаза, глутатион-S-трансфераза, неспецифические эстеразы). Концентрация белка определена по методу Брэдфорда. Полученные данные обработаны статистическими методами.

Раздел 2.11. Методы экологического и пространственного анализа.

Выполнены картографирование, ГИС-анализ распределения инвазивных видов и оценка дальности разлета *P. proximus*.

Для каждого вида созданы модели потенциальных ареалов, объединяющие данные условий обитания в нативном и инвазионном ареалах.

Проведен анализ структуры консорций пихты и кедра (сравнение исторических и современных данных по видовому составу дендрофагов). Для количественной оценки использованы индексы альфа- и бета-разнообразия (Шеннона, Уиттекера), мера сходства Ратледжа. Разработана графическая модель «скользящей устойчивости» консорций.

Раздел 2.12. Заключение по Главе 2.

Разработанная И. А. Керчевым методология – это тщательно продуманный и целостный инструментарий для изучения биологических инвазий как комплексного явления.

Считаю, что уже на этом этапе выполнения работа вносит значительный вклад в теоретическую и экспериментальную энтомологию,

Глава 3. Характеристика модельных видов короедов – доминантов инвазионных микроценозов

Глава изложена на 50 страницах машинописного текста и состоит из 4 разделов.

Раздел 3.1. Введение к Главе 3.

Обоснован выбор объектов исследований. Констатируется, что *P. proximus* и *I. amitinus* образуют уникальную модельную пару, позволяющую реализовать комплексный подход, заявленный в диссертации. Их параллельное изучение дает возможность абстрагироваться от частных особенностей конкретной инвазии и выйти на уровень общих механизмов, управляющих становлением инвазионных биологических систем.

Раздел 3.2. Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandford, 1894

3.2.1. Род *Polygraphus* Erichson, 1836: таксономия и экологическая характеристика.

Дана краткая характеристика рода *Polygraphus* и его 9 представителей в фауне России.

3.2.2. Биология уссурийского полиграфа.

Основное внимание сосредоточено на особенностях жизненного цикла, поведения жуков, связям с кормовыми породами. Сделан вывод, что трофическая стратегия *P. proximus* сочетает выраженную специализацию к роду *Abies* со значительной пластичностью, позволяющей виду осваивать новые виды пихт в процессе инвазии, расширять спектр хозяев при изменении условий, использовать альтернативные кормовые объекты в экстремальных ситуациях.

3.2.3. Инвазионный статус и пути расселения.

Рассмотрена хронология инвазионного процесса при продвижении уссурийского полиграфа на восток. Создана актуальная карта современного ареала вида. Сделан вывод о том, что движущей силой экспансии было сочетание антропогенного заноса и последующего естественного расселения жука в условиях обширной кормовой базы и благоприятного климатического тренда.

3.2.4. Генетическая структура уссурийского полиграфа в первичном и вторичном ареалах.

Показано, что инвазионные популяции в Сибири характеризуются резко сниженным генетическим разнообразием по сравнению с нативными, что является следствием эффекта «бутылочного горлышка» и точечного заноса из ограниченных источников. Для *P. proximus* подтверждено существование двух независимых линий заноса, сформировавших западносибирский (Приобский) и восточносибирский (Енисейский) кластеры, которые в настоящее время сами выступают в роли «вторичных регионов-доноров» для ступенчатой инвазии как в западном (Удмуртия), так и в восточном (Бурятия) направлениях.

Раздел 3.3. Союзный короед *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872).

3.3.1. Обзор рода *Ips* De Geer, 1775: таксономия и экологическая характеристика.

Дана краткая характеристика рода *Ips* и его 7 представителей в фауне России.

3.3.2. Биология союзного короеда *Ips amitinus*.

Отмечены особенности морфологии вида, дана характеристика связей с кормовыми породами и стратегий их заселения. Изучена история экспансии союзного короеда в Европе.

3.3.3. Пространственно-временные аспекты проникновения и экспансии *Ips amitinus* в темнохвойные экосистемы Сибири и его инвазионный статус.

Отмечено, что проанализированные местонахождения союзного короеда в Западной Сибири характеризуют лишь выявленные его локалитеты, список которых, несомненно, значительно расширится в ходе дальнейших исследований.

3.3.4. Генетическая структура популяций союзного короеда *Ips amitinus* в первичном ареале в Западно-Сибирском регионе инвазии.

Показано, что все протестированные особи *I. amitinus* из западносибирской популяции обладают единственным гаплотипом, идентичным таковому у популяций Северо-Запада России, Финляндии и ряда стран Центральной Европы

Раздел 3.4. Заключение по Главе 3.

Комплексная характеристика *P. proximus* и *I. amitinus* подтверждает их статус как эффективных видов-детерминантов (эдификаторов), инвазия которых является инвазией целостных симбиотических комплексов (микроценозов).

Глава 4. Экология поведения видов-детерминантов инвазионных микроценозов.

Глава изложена на 56 страницах машинописного текста и состоит из 6 разделов.

Раздел 4.1. Введение к Главе 4.

Изучены механизмы химической и акустической коммуникации модельных видов доминантов инвазионных микроценозов, регулирующих их поведение и определяющих успешность их инвазии в новые экосистемы, включая аспекты выживания, репродукции и поддержания симбиотических комплексов.

Раздел 4.2. Пространственное расселение и стратегия колонизации уссурийского полиграфа.

4.2.1. Дальность разлёта жуков.

Показано, что основная масса жуков демонстрирует ограниченный радиус расселения, в пределах нескольких десятков метров, что отражает их стратегию минимизации энергозатрат через заселение ближайших ослабленных деревьев. Однако отдельные особи способны преодолевать существенно большие расстояния (более 1,5 км).

4.2.2. Выбор локаций для заселения на стволе.

Установлено, что близость поселений *P. proximus* оказывает слабое влияние на различные демографические показатели его семей, что указывает на наличие механизмов регуляции плотности поселений и дистанцирования отдельно взятых семей друг от друга.

Раздел 4.3. Феромонная коммуникация.

4.3.1. Ольфактометрия и идентификация агрегационных феромонов у уссурийского полиграфа.

Оригинальные эксперименты подтвердили, что около 40% самок успешно строили новые галереи в свежих деревьях, откладывали яйца и вероятно также привлекали сородичей на заселяемое дерево.

4.3.2. Эксперименты по испытанию феромонов *Ips amitinus*.

Показано, что имеющиеся на данный момент в доступности аналоги агрегационных феромонов союзного короеда не обладают необходимой привлекательностью для отлова «кедровых» популяций целевого вида в Западной Сибири даже в очагах его массового размножения. При этом они массово привлекают полезную энтомофауну, отлавливая наиболее эффективных регуляторов его численности.

Раздел 4.4. Акустическая коммуникация.

4.4.1. Морфология стридуляционного аппарата *P. proximus*.

Выявлены морфологические особенности стридуляционного аппарата у самцов и самок и описаны два типа движений для подачи сигналов.

4.4.2. Контекстная зависимость акустических сигналов.

Изучены параметры звуковых сигналов в разных контекстах – при стрессе, в условиях конкуренции, при ухаживании и предкопуляции.

4.4.3. Межвидовые отличия сигналов в роде *Polygraphus* Erichson.

В ходе исследования показано, что временные параметры внутривидовых сигналов тестовых видов демонстрируют существенные

различия по ряду характеристик не только между симпатрическими видами, но и с видом, имеющим четкое разграничение по растению-хозяину.

4.4.4. Температурная и контекстная зависимость сигналов.

Установлено, что температура влияет на производство акустических сигналов *P. proximus* через изменения ритмичности стридуляции, о чем свидетельствуют измененные характеристики сигнала, в свою очередь зависящие от частоты движений насекомых.

4.4.5. Влияние трансляции сигнала на микропопуляционные характеристики короедов.

Доказано, что акустические сигналы являются полноправным элементом коммуникативной системы короедов, активно влияющим на их пространственную организацию и социальное поведение. Это расширяет понимание механизмов регуляции плотности популяции, показывая, что помимо химических сигналов, важную роль играют и другие каналы связи, способные модулировать репродуктивный успех и уровень агрегации семей на субстрате.

Раздел 4.5. Роль коммуникации короедов в поддержании их микроценозов.

Показано, что коммуникация у короедов представляет собой сложный комплекс химических, акустических и тактильных сигналов. Поведение, опосредованное этими сигналами, является ключевым компонентом, позволяющим особям формировать вокруг себя и интегрироваться в случаях инвазии в сложные сообщества.

Раздел 4.6. Заключение по Главе 4.

Ключевым утверждением автора является то, что успех инвазии и массового размножения короедов определяется эффективностью их комплексных коммуникационных систем, обеспечивающих внутривидовую координацию в том числе и для массового развития.

Глава 5. Структура и функционирование микроценозов инвазионных короедов-дендрофагов.

Глава изложена на 64 страницах машинописного текста и состоит из 5 разделов.

Раздел 5.1. Введение к Главе 5.

Глава посвящена проверке гипотезы о том, что успех инвазии определяется не отдельным видом-хозяином, а совместным переносом и функциональным воспроизводством целостного микроценоза, обладающего устойчивым ядром и пластичностью к интеграции местных видов.

Раздел 5.2. Микроценоз уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus*.

5.2.1. Анализ микробиома уссурийского полиграфа в первичном и инвазионном ареалах.

Установлено, что во вторичном ареале происходит снижение разнообразия бактериального и грибного сообщества симбионтов уссурийского полиграфа. «Бутылочное горлышко» инвазии отфильтровало симбионтов, оставив только наиболее важных для выживания и распространения жука.

5.2.1.1. *Grossmania aoshinae* как облигатный компонент функционального ядра уссурийского полиграфа.

Показано, что роль *G. aoshinae* жестко детерминирована коэволюционным процессом – гриб выступает в роли функционального инварианта и таксономического маркера ядра микроценоза *P. proximus*.

5.2.1.2. *Wolbachia* как генетический маркер ко-инвазии и популяционной истории хозяина.

Проанализированы 249 особей *P. proximus*, собранных в нативной (о. Сахалин) и трёх инвазионных (Томская область, Удмуртия, Республика Бурятия) популяциях. Установлено, что *Wolbachia* является широко распространённым симбионтом уссурийского полиграфа и служит высокоинформативным генетическим маркером, подтверждающим гипотезу о целостном переносе микроценоза.

5.2.2. Система «хозяин-паразит-патоген» как модуль микроценоза и фактор регуляции численности.

В Западной Сибири у *P. proximus* выявлено 4 вида энтомопатогенных грибов *Beauveria bassiana*, *B. pseudobassiana*, *L. attenuatum* и *I. farinosa*, характеризующихся широким распространением и широким кругом хозяев. Показано, что комплекс выявленных энтомопатогенов с комплементарными температурными оптимумами формирует в инвазионном ареале постоянный патогенный фон.

5.2.3. Нематоды: видовой состав, адаптации к форезии и воздействие на иммунную систему *P. proximus*.

Центральным элементом ядра нематокон комплекса уссурийского полиграфа в западносибирских популяциях являются представители родов *Sychnotylenchus* (Anguinidae) и *Parasitylenchus* (Allantonematidae).

Эндопаразитические нематоды выступают в роли фактора ослабления хозяина, резко повышающего эффективность действия патогенных организмов (грибов).

5.2.4. Клеши-симбионты *P. proximus*.

Установлено, что в комплексе клещей полностью отсутствуют специализированные клещи-паразитоиды яиц или личинок короедов, которые являются важнейшими регуляторами численности у многих аборигенных короедов. В новом ареале данный структурный модуль микроценоза не сформировал эффективного блока биологической регуляции в отношении *P. proximus*.

5.2.5. Насекомые-спутники: формирование комплекса естественных врагов в инвазионном ареале.

В очагах массового размножения *P. proximus* отмечено большее видовое разнообразие хищных и паразитических насекомых-ксилобионтов (28 видов из 14 семейств и 5 отрядов) по сравнению с аборигенными сообществами. Абсолютное большинство видов в нем являются широко распространенными представителями местной фауны, установившими новые трофические связи с чужеродным короедом.

Для 20 видов впервые установлена возможность развития в поселениях короедов рода *Polygraphus* в Сибири, появились облигатные хищники, виды, неизвестные ранее в Сибири как паразиты этой группы короедов, расширился круг факультативных хищников.

Раздел 5.3. Микроценоз союзного короеда *I. amitinus*.

5.3.1. Анализ грибных симбионтов союзного короеда в первичном и вторичном ареалах.

Установлено, что ключевые компоненты транспортированного грибного ядра *I. amitinus* не только сохранились в новом ареале, но и полностью сохранили, а в случае *Leptographium* sp., возможно, и усилили свою вирулентность по отношению к кедру сибирскому. Инвазия микроценоза включает перенос не только таксонов, но и их экологических функций, критичных для преодоления защитных барьеров растения-хозяина

5.3.2. Эндосимбионты *I. amitinus*.

Скрининг на наличие наследственных бактериальных симбионтов показал наличие эндосимбиотических бактерий *Spiroplasma* (клад *Ixodetis*) у части особей из Словакии, Чехии и Ленинградской области, причем все зараженные особи несли «инвазионный» гаплотип. В сибирских популяциях *Spiroplasma* и другие целевые симбионты не обнаружены.

5.3.3. Комплекс клещей-симбионтов.

Установлено, что комплекс клещей *I. amitinus* в Западной Сибири формируется не за счет совместной интродукции со специфичными симбионтами, а путем экологического «рекрутирования» аборигенных видов из консорциумов местных короедов, связанных с общим растением-хозяином.

5.3.4. Комплекс насекомых-энтомофагов и паразитоидов союзного короеда.

Комплекс энтомофагов *I. amitinus* в его инвазионном ареале изучен впервые, включает 27 видов из 13 семейств и 4 отрядов. Этот модуль микроценоза не транспортируется, а формируется заново из аборигенной фауны региона-реципиента.

5.3.5. Нематоды – симбионты *I. amitinus*.

Сделан вывод о том, что отсутствие в сибирских сборах таких специфичных для *I. amitinus* в Европе родов, как *Fuchsnema* или *Neoditylenchus*, может свидетельствовать как об их утрате, так и о начале формирования новой периферии комплекса за счет местных видов нематод, экологически близких к утраченным.

Раздел 5.4. Сравнительный анализ и выявление общих закономерностей формирования микроценозов инвазионных дендрофагов.

Автор наглядно демонстрирует, что инвазионный успех короедов-дендрофагов определяется дуальностью их микроценозов: консервативностью транспортируемого функционального ядра и высокой пластичностью периферии, формирующейся в новом ареале.

Раздел 5.5. Заключение по Главе 5.

По мнению И. А. Керчева микроценозы инвазионных короедов служат наглядной моделью, демонстрирующей, что успешная биологическая инвазия – это не результат действия единого фактора, а сложный каскадный процесс, управляемый целостностью и пластичностью симбиотической системы.

Глава 6. Трансформация аборигенных сообществ стволовых дендрофагов.

Глава изложена на 29 страницах машинописного текста и состоит из 5 разделов.

Раздел 6.1. Введение к Главе 6.

Впервые на конкретных примерах проведен сравнительный анализ трансформации консорций двух различных темнохвойных пород, вызванной инвазиями короедов с разной биологией и типами воздействия на дерево-хозяина. Установлено, что инвазии выступают триггером стремительного консорциогенеза – процесса активного формирования новых консортивных связей, приводящего к качественной перестройке аборигенных сообществ.

Раздел 6.2. Перестройка консорции пихты сибирской под влиянием инвазии *Polygraphus proximus*.

Доинвазионная консорция пихты сибирской включает 32 вида насекомых, питающихся тканями ствола пихты (14 видов усачей, 10 видов короедов, по 3 вида златок и рогахвостов, по 1 виду тенелюбов и 1 вид сверлил). Постинвазионная – 21 вид стволовых дендрофагов (8 видов короедов, 5 видов усачей, 5 видов рогахвостов, по одному виду из семейств долгоносиков, златок и тенелюбов)

Раздел 6.3. Трансформация консорции кедра сибирского в результате инвазии *Ips amitinus*.

Основное заключение автора состоит в том, что сформировавшаяся консорция обладает меньшим видовым богатством по сравнению с

аборигенной, но варьирует между насаждениями и видимо зависит от породного состава древостоев.

Раздел 6.4. Инвазии короедов-дендрофагов как драйвер консорциогенеза: сравнительный анализ на основе концепции скользящей устойчивости.

Известно, что концепция скользящей устойчивости подразумевает, что появление на ослабленном дереве каждого дополнительного вида стволовых вредителей свидетельствует о качественно новом этапе устойчивости самого дерева. И. А. Керчев показывает, что инвайдер выступает мощным экологическим драйвером, который нарушает эволюционно сложившееся равновесие в системе «дерево-дендрофаги». Результатом является не простая замена одного вида другим, а качественная перестройка структуры всего сообщества, смена сукцессионных траекторий деградации древостоя и формирование новых, ранее не свойственных данной экосистеме, экологических паттернов.

Раздел 6.5. Заключение по главе 6.

Наиболее значимо заключение о том, что успех вселенца определяется занятием определённой позиции в шкале устойчивости хозяина, а его долгосрочное воздействие проявляется в качественной перестройке всей связанной с этим хозяином консортивной сети.

Глава 7. Интегрированная оценка инвазионного потенциала и прогноз распространения микроценозов *Polygraphus proximus* и *Ips amitinus*.

Глава изложена на 21 странице машинописного текста и состоит из 4 разделов.

Раздел 7.1. Введение к Главе 7.

Произведена интеграция двух потоков данных – эмпирических свидетельств трофической пластичности и прогнозных карт климатической пригодности.

Раздел 7.2. Трофическая пластичность видов-детерминантов: результаты мониторинга «дозорных растений».

Долгосрочный мониторинг коллекционных насаждений предоставил неоспоримые доказательства высокой трофической пластичности *I. amitinus* и *P. proximus*.

Раздел 7.3. Прогноз потенциальных ареалов *P. proximus* и *I. amitinus*: моделирование и валидация.

Результаты представлены в логистическом формате, дающем оценку вероятности пригодности биоклиматических условий для обитания обоих видов в конкретной географической точке от 0 до 1 на карте Голарктики.

7.3.1. Изменение реализованной климатической ниши *I. amitinus* как ключевой фактор недооценки риска.

Поскольку сибирская инвазия инициирована специфическим североевропейским гаплотипом, наблюдаемая «новая» ниша может отражать не адаптацию на месте, а изначальные экологические преадаптации именно этого инвазионного генетического варианта.

Раздел 7.4. Заключение по Главе 7.

По мнению автора, полученные результаты создают основу для нового исследовательского направления – изучения генетически детерминированных факторов агрессивности инвазионных популяций стволовых вредителей.

Далее, на трех страницах машинописного текста, следует общее **заключение** по диссертационной работе.

Автор утверждает, что диссертационное исследование вносит существенный вклад в развитие теории биологических инвазий, расширяя её рамки за счёт включения концепции инвазионного микроценоза как единицы вселения. А практическая значимость работы заключается в создании научного фундамента для перехода от реактивных мер борьбы к проактивной системе управления рисками, основанной на прогнозировании, раннем обнаружении и понимании комплексной природы угрозы, исходящей не от отдельного вредителя, а от целого симбиотического сообщества.

Выводы (их 8) занимают две страницы машинописного текста. Они полностью соответствуют поставленной цели и задачам, сформулированы четко, лаконично, что свидетельствует о свободном владении огромным материалом и глубоком понимании проблематики исследования.

На двух страницах машинописного текста приведен список сокращений, список литературы изложен на 56 страницах машинописного текста.

Завершают работу пять Приложений (А–Д):

Приложение А содержит список опубликованных работ автора, включающий 44 статьи в журналах и 4 книги (монография, методические пособия и рекомендации).

Приложение Б содержит Таблицу Б.1. Географический охват и источники материала по модельным видам короедов *Polygraphus proximus* и *Ips amitinus*.

Приложение В содержит Таблицу В.1. Географическая привязка материалов для реконструкции филогенетики *Ips amitinus*.

Приложение Г содержит Таблицу Г.1. Местонахождения *Ips amitinus* на 2023 г. на территории Западной Сибири с указанием субъектов Российской Федерации, муниципальных районов, ближайших населённых пунктов, их географических координат и краткой характеристикой местообитаний.

Приложение Д представляет Рисунок Д1. Потенциальный ареал *Ips amitinus* (А) и *Polygraphus proximus* (Б) в Голарктике, построенный в среде Maxent.

Диссертацию отличает строгий научный и, в то же время предельно понятный, литературный стиль изложения, прекрасное знание соискателем объекта и предмета исследований. Значительно облегчает восприятие информации дедуктивный подход к представлению содержания работы, её чёткая, безупречная структура. Многочисленные иллюстрации служат ярким и наглядным подтверждением текстового обсуждения. Ссылки на полученные другими авторами данные корректны и отмечены в диссертации. Тема работы полностью соответствует заявленной научной специальности.

Проделана колоссальная работа, по своему объёму существенно выходящая за границы докторской диссертации и удовлетворяющая самые строгие к ней требования.

Остановлюсь на некоторых замечаниях, а, точнее, пожеланиях, которые имеют рекомендательный характер.

1. Специальными, ранее проведенными исследованиями показано, что ассоциации офиостомовых грибов и агрессивных насекомых-ксилофагов – постоянное и обязательное явление. Лучше всего изучены взаимоотношения с грибами из родов *Ceratocystis*, *Grossmania*, *Leptographium*, *Ophiostoma* таких видов короедов, как *Ips cembrae*, *I. typographus*, *Dendroctonus ponderosae*, *Polygraphus proximus*, усачей *Monochamus urussovii* и некоторых других (сверлил, плоскоходов). Симбиоз с грибами – предмет активного обсуждения в 70-х–80-х годах XX века (труды Б. М. Мамаева, специальная статья «Проблема симбиоза жуков-ксилофагов и амброзиальных грибов», представленная С. И. Аксентьевым и Л. Н. Участновой в журнале «Научные доклады высшей школы. Биологические науки». 1986, № 8(272). С. 5–22 и др.). В частности, тогда описаны практически все известные у жуков специализированные морфологические структуры (мицетангии), служащие для переноса половых и бесполовых грибных спор. Позже (Holfstetter et al., 2015) для уссурийского полиграфа был указан перенос спор офиостомовых грибов на кутикуле (возможно, лишь на отдельных её участках).

Обращал ли автор диссертации внимание на такие структуры при изучении морфологии жуков? Есть ли таковые у изученных видов короедов? И если да, то каков тонкий механизм захвата грибных спор и их последующего переноса в новый субстрат?

2. В Главе 5 не вполне корректны названия разделов 5.2.4. Клещи-симбионты *P. proximus*, 5.3.2. Эндосимбионты *I. amitinus*, 5.3.3. Комплекс клещей-симбионтов, поскольку рассматриваются и характеризуются не только симбиотически связанные с ними организмы, но и представители других эколого-трофических групп. Среди клещей это хищники, сапро-

мицетофаги, сапрофаги, среди простейших – патогенные грегарины. Вероятно, в этих случаях лучше бы подошло понятие «спутники».

Оценивая работу в целом, необходимо заключить, что по постановке проблемы, ее разработке, методическому подходу, теоретической и практической значимости диссертация Керчева Ивана Андреевича **«Инвазии насекомых-дендрофагов как феномен проникновения чужеродных и формирования новых микроценозов»** полностью соответствует требованиям Положения о порядке присуждения ученых степеней ВАК РФ (п. 9), предъявляемым к докторским диссертациям, а её автор заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности: 1.5.14 Энтомология.

Ведущий научный сотрудник лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Ботанического сада УрО РАН, доктор биологических наук (по специальностям 1.5.12 – зоология, 1.5.15 – экология)

Красуцкий Борис Викторович

2 сентября 2026 г.



Россия, 620144, г. Екатеринбург, ФГБУН Ботанический сад Уральского
отделения Российской академии наук, ул. 8 Марта 202а,
тел.: (343) 322 56 27,
тел/факс: (343) 210 38 59
E-mail: *common@botgard.uran.ru*;
boris_k.63@mail.ru

Подпись Б. В. Красуцкого подтверждаю:

Ведущий специалист по персоналу



Мелекесцева Е. И.