

ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

на диссертацию Керчева Ивана Андреевича «Инвазии насекомых-дендрофагов как феномен проникновения чужеродных и формирования новых микроценозов» на соискание учёной степени доктора биологических наук по специальности 1.5.14 – Энтомология

В условиях современного изменения климата биом бореальных лесов, самый обширный в России, снижает свою устойчивость к негативным факторам. Помимо участвовавших пожаров на второе место по значимости вышло повреждение лесов насекомыми, не только аборигенных, но и чужеродных видов. К ним относятся детально изученные в диссертации уссурийский полиграф, настоящее бедствие для лесов с участием пихты, и союзный короед, недавний вселенец и новый враг сибирских кедровников. Глубокое изучение биологии этих вредоносных видов весьма востребовано, и актуальность темы, ее теоретическую и практическую значимость подтверждает не только целый ряд публикаций, ссылок на которые в работе приведено достаточно, но и серьезный международный документ. Куньминско-Монреальская глобальная рамочная программа в области биоразнообразия (ГПБ), рассчитанная до 2030 г., содержит Задачу 6 - Прекращение, сокращение или смягчение воздействия инвазионных чужеродных видов на биоразнообразие и экосистемные услуги. Решать эту задачу предполагается посредством выявления и регулирования путей интродукции инвазионных чужеродных видов, ее предупреждением, а также искоренением таких видов и контролем за ними.

Цель исследования сформулирована как «установление закономерностей инвазий микроценозов и формирования новых сообществ организмов, связанных с чужеродными короедами на примере *I. amitinus* и *P. proximus* в темнохвойных экосистемах Сибири». Сама формулировка четкая и ясная, но лучше было не использовать здесь сокращенные латинские названия модельных видов и странный термин «темнохвойные экосистемы», ведь совершенно ясно, что речь идет о лесах и только о них.

Поставленные задачи позволяют достичь указанной цели. Сложность задач связана с трехуровневым характером исследования: 1) популяционно-видовой уровень (непосредственно короед), 2) микроценоз, связанный с ним, и 3) экосистемный уровень (трансформация консорциев денробионтов и динамика санитарного состояния насаждений).

Диссертация является результатом многолетней работы соискателя при высокой степени его личного участия. Нужно отметить значительный объем полевых исследований: на территории Томской области было заложено 46 постоянных пробных площадей, на которых проведена оценка жизненного состояния почти 5000 деревьев пихты и около 700 деревьев кедра сибирского. Общая география исследований охватила 9 субъектов азиатской территории РФ (приложение Б). Обоснованность и достоверность результатов обеспечена использованием как стандартных методик лесопатологического обследования, так и современных высокотехнологичных методов (акустический, филогеографический, метагеномный анализ), которые по отдельности и в комплексе еще мало используются в данной области исследований.

Полученные результаты прошли серьезную апробацию на 37-и национальных и международных конференциях разного уровня, из них 9 за рубежом. Основные положения диссертации отражены в 44 публикациях, из которых почти все (43) проиндексированы в Международных базах Web of Science и Scopus. И в половине работ И.А. Керчев выступает первым или единственным автором. На протяжении практически всего времени их выполнения исследования были поддержаны госзаданиями и различными грантами (президента Российской Федерации, РФФИ и РНФ), то есть постоянно проходили оценку качества и научной значимости промежуточных результатов.

Хотя никаких рекомендаций производству в диссертации не содержится, соискатель принимал участие в составлении трёх методических пособий по выявлению и обследованию очагов уссурийского полиграфа, широко используемых специалистами-практиками защиты леса.

В работе показано, что из местных видов довольно быстро сформировался блок регуляции численности обоих видов чужеродных короедов, однако их эффективность в сдерживании их массового размножения остается ограниченной. Определенную перспективу для биометода имеет выявление у *P. proximus* в Западной Сибири 4 видов, а у *I. amitinus* – 6 видов энтомопатогенных грибов. Причем, испытанные штаммы *Beauveria bassiana* и *Isaria farinosa* позволяют достигать высокого уровня смертности полиграфа (до 80–100%). С точки зрения дальнейших исследований весьма интересно, что жуки, заражённые эндопаразитической нематодой, показали более высокую восприимчивость к грибу *B. bassiana*.

Результаты исследования, благодаря своей новизне и значимости, могут быть использованы в учебном процессе по таким дисциплинам как «Общая энтомология», «Лесная энтомология», «Защита леса», спецкурсах по экологии у обучающихся различных биологических и лесных специальностей.

Новизна. Наиболее вредоносные виды короедов традиционно изучаются с позиций популяционной экологии. Комплексный анализ ассоциированных с ними организмов ранее не проводился, а в рассматриваемой работе это сделано для двух инвазий с противоположных концов Евразии и сделана попытка выявления общих закономерностей.

Уссурийский полиграф уже достаточное время изучается профильными специалистами, в число которых соискатель вошел примерно с 2013 г., когда защитил по нему кандидатскую диссертацию. Его вклад характеризуется тем, что впервые были детально изучены механизмы звуковой и химической коммуникации этого и близких видов, доказано наличие двух механизмов сигнализации: элитро-тергального и элитро-тибиального. Также установлены особенности взаимодействия в системе «хозяин – паразитические нематоды – энтомопатогенные грибы». Для 20 видов впервые установлена возможность развития в поселениях короедов рода *Polygraphus* в Сибири, выявлены облигатные хищники, среди которых особо отмечен ко-инвайдер – дальневосточная муха-короедница *Medetera penicillata* Negrobov, 1970. Этот вид не только уничтожает до 75% потомства уссурийского полиграфа, но и успешно переключается на союзного короеда в его очагах.

Для союзного короеда И.А. Керчевым впервые установлены границы его инвазионного ареала в Западной Сибири, описан комплекс ассоциированных с ним организмов, экспериментально доказана роль фитопатогенных симбионтов в ослаблении деревьев. С участием автора впервые был проведен сравнительный анализ генетической структуры популяций из первичного ареала в Центральной Европе и недавно возникшего в Западной Сибири.

Структура и содержание диссертации. Рассматриваемая работа представляет собой комплексное разностороннее исследование, выполненное на весьма высоком научно-методическом уровне. Поставленные соискателем задачи сформулированы четко, и их решение способствовало достижению поставленной цели. Диссертация изложена на 357 стр. (+22 стр. приложений), включает 64 иллюстрации, 15 таблиц, 4 приложения, 448 источников (из них 315 на иностранных языках). Основной текст состоит из введения, семи глав, заключения и выводов. Автореферат в целом адекватно отражает содержание диссертации.

Во **Введении** представлены все необходимые разделы, характеризующие диссертацию. Структура диссертации предусматривает введение и заключение к каждой главе, что нечасто встречается. Но раз уж включалось в отчеты по темам, пригодились и здесь. При этом анализ глав в некоторых случаях облегчается наличием заключений по ним, а в некоторых случаях (например, в Главах 1 и 3) эти заключения не совсем удачны.

Первая глава закладывает теоретические и методологические основы всего исследования и выстраивает понятийный аппарат. Логика такова, что короеды при прокладке ходов в тканях дерева создают специфическую среду для целого комплекса организмов, объединенных консортивными связями. Более того, при заселении новых деревьев короеды перемещают эти комплексы за собой, а понимание структуры и функционирования этих сообществ еще не сформировано, поскольку ранее исследовались в основном парные симбиотические, паразитические или хищнические связи в ходах короедов. Инвазионные виды короедов представляют особый интерес, поскольку формируют новые ассоциации с местными видами.

Вывод по главе, достаточно четкий, дан на стр. 32 диссертации: жуки-короеды, выступая ключевыми видами микроценозов, переносят с собой целые комплексы ассоциированных организмов – грибов, бактерий, нематод, клещей. И эти сообщества играют важную роль в успешной колонизации новых территорий инвазионными видами. Этим выводом можно было и ограничиться, а данное на стр. 33 отдельное заключение по главе, на мой взгляд, излишне. Либо его и нужно было завершить этим выводом. А еще лучше использовать для изложения главы в автореферате, которое, к сожалению, значительно проигрывает таковой в диссертации.

Во **второй главе** дана краткая природно-климатическая характеристика основного района исследований – Томской области – и первичных ареалов двух модельных видов. Отмечено, что леса Томской области находятся на стыке горной тайги Южной Сибири с равнинной тайгой Западной Сибири.

Далее приведен обзор методов исследования. Их разнообразие и сложность далеко выходят за границы классического энтомологического исследования в связи с необходимостью интегрированного подхода на трех уровнях: вид-детерминант, его симбиотический микроценоз и трансформация аборигенных консорций. Для этого потребовалось сочетание методов полевой экологии, экспериментальной биологии, молекулярной генетики и пространственного анализа. Для акустических исследований короедов, изучения их феромонной коммуникации и биотестирования фитопатогенов использовались тщательно разработанные экспериментальные схемы. Полевые методы включали закладку сети постоянных пробных площадей (ППП), и на этой части методики я остановлюсь в разделе вопросов и замечаний.

Глава 3 посвящена характеристике двух модельных видов короедов. Во введении к главе приводится следующая логическая схема. В первой главе было показано, что «современный подход ... требует перехода от анализа отдельных видов-вселенцев к исследованию целостных биологических систем – инвазионных микроценозов». «Для эмпирической проверки этой концеп-

ции, выявления общих закономерностей и разработки методологии необходим выбор репрезентативных модельных объектов». Согласен. И в качестве таковых были выбраны два инвазионных вида короедов: уссурийский полиграф и союзный короед. Удачно получилось с союзным короедом. Но возникает вопрос, а был ли вообще выбор, и достаточно ли всего двух видов для подобного обобщения?

Основное содержание третьей главы – это характеристика уссурийского полиграфа и союзного короеда от общего обзора рода к детальной характеристике вида, реконструкция и анализ хода их инвазионного процесса на основании генетических маркеров популяций первичного и вторичного ареалов. Глава завершается сравнительным заключением, в котором суммируются общие черты и различия двух инвазий.

И.А. Керчев дает подробный обзор становления вторичного ареала уссурийского полиграфа, который к настоящему времени охватывает 18 субъектов РФ и значительную часть ареала пихты сибирской (рисунок 3.6). И этот обзор ценен тем, что автор лично проводил исследования, либо анализировал материал из большинства регионов.

На карте вторичного ареала обращает на себя внимание обширный разрыв к востоку от Урала в Тюменской и Омской областях, что объясняется отсутствием исследований в данных регионах. Однако в Тюменской области (включая ХМАО) местный ЦЗЛ вряд ли пропустил бы такие сигналы. При этом отмечено, что «расположение большинства регионов инвазии связано с Транссибирской железнодорожной магистралью», а как раз в этих областях железная дорога проходит намного южнее границы распространения пихты, которая к тому же мало распространена там.

Вторичный ареал уссурийского полиграфа сформировался в виде географических кластеров, различных по времени становления и источникам инвазии. Соискателем подтверждено существование двух независимых линий заноса (Рисунок 1 в автореферате), сформировавших западносибирский (Приобский) и восточносибирский (Енисейский) кластеры, которые затем сами выступают в роли «вторичных регионов-доноров» для ступенчатой инвазии как в западном (Удмуртия), так и в восточном (Бурятия) направлениях.

У союзного короеда в XX веке произошло быстрое расширение ареала из горных лесов Центральной Европы в Прибалтику, Фенноскандию и на Северо-Запад России. В Западную Сибирь он проник относительно недавно, где переключился на сосну кедровую сибирскую (*Pinus sibirica*). Вторичный ареал сейчас охватывает Томскую, Кемеровскую и Новосибирскую области.

Анализ митохондриального гена COI популяций *I. amitinus* из первичного (Центральная Европа) и недавно возникшего (Западная Сибирь) ареалов

выявил высокое генетическое разнообразие в популяциях Болгарии, Чехии и Австрии (до 7 гаплотипов), а в популяциях Западной Сибири обнаружен единственный гаплотип, идентичный таковому в Ленинградской области, Финляндии и Словакии. Это согласуется с представлением о центральноевропейском (Альпы) происхождении союзного короеда и может говорить о наличии рефугиума в Болгарии. А совпадение гаплотипа в Западной Сибири, на Северо-Западе России, в Финляндии и Словакии действительно указывает на маршрут продвижения.

Хотя очень похожую картину демонстрируют гаплотипы гена COI у двух изученных с моим участием евро-сибирских бореомонтанных видов листоедов: *Gonioctena pallida* (Mardulyn, Mikhailov, Pasteels, 2009) и *Chrysomela lapponica* (Mardulyn et al., 2011). То есть полученные результаты действительно свидетельствует об эффектах «бутылочного горлышка» и «основателя». Но они не являются прямым указанием на инвазию и вторичный ареал.

Из общих черт *P. proximus* и *I. amitinus*, действительно «продемонстрировали высокую трофическую пластичность, успешно переключившись на массовые ... виды хвойных Сибири» и «во вторичном ареале ... проявляют исключительно высокий репродуктивный потенциал ..., что указывает на снятие лимитирующих факторов и ... наличие обширной кормовой базы». До этого момента всё логично, но вывод по главе (стр. 123) явно не подкреплён изложенным материалом. «Таким образом, представленная характеристика ... подтверждает, что *P. proximus* и *I. amitinus* являются не просто чужеродными видами, а эффективными видами-детерминантами (эдификаторами), чья инвазия **по определению** [выделено мной] является инвазией целостных симбиотических комплексов (микроценозов)». Почему-то мне это совершенно не очевидно, да и автор утверждает, что «их биолого-экологические особенности» только «сформировали запрос на детальный анализ ... формирующихся вокруг них сообществ». А сами сообщества будут рассмотрены только в пятой главе.

Четвертая глава посвящена анализу механизмов химической и акустической коммуникации модельных видов.

У уссурийского полиграфа проанализирована дальность разлета жуков по ортофотоснимкам через анализ расстояний между деревьями категорий свежий сухостой и старый сухостой. Этот оригинальный подход с использованием ортофотоснимков заслуживает внимания.

Исследования химической коммуникации данных видов весьма актуальны в плане организации феромонного мониторинга, но пока для *P. proximus* результаты противоречивы. Автор установил, что агрегационный феромон продуцируют самки, и привлекает он особей обоих полов. Но другие иссле-

дователи показали, что этот феромон продуцируют самцы (Viklund et al., 2022; Баранчиков и др., 2023). Шведские коллеги (Viklund et al., 2025) также показали, что видоспецифичные феромонные смеси для *P. proximus* получить пока не удастся, они привлекают и других полиграфов. Для союзного коро-еда аналоги агрегационных феромонов существуют, но их испытания автором в Томской области показали полную неэффективность. То есть, к сожалению, до практической организации феромонного мониторинга все так же далеко.

Акустическая коммуникация изучалась только у *P. proximus* (у *I. amitinus* – не изучалась). Морфология стридуляционного аппарата уссурийского полиграфа была описана еще в 1983 г., автор ее уточнил и дополнил (Керчев, 2015), изучил в сравнении с симпатричным видом из Японии *P. jezoensis*. У 4 видов рода *Polygraphus* выявлены достоверные различия сигналов (механизм репродуктивной изоляции). Трансляция видоспецифичных записей сигналов соперничества вызывала сокращение длины маточных и личиночных ходов, агонистическое поведение и каннибализм, что показывает определенную перспективу для биометода.

Вывод по главе, что «коммуникационные системы короедов интегрированы в комплексные экологические сети» в том смысле что «семиохимические сигналы (феромоны) одновременно выполняют функцию кайромонов для хищников и паразитоидов», а «виброакустические сигналы (семиофизические) являются критически важным ориентиром для энтомофагов в условиях замкнутого пространства ходов», не вызывает сомнения. Однако проведенные исследования не содержат прямых доказательств этого вывода.

Пятая глава - это фактически центральная глава диссертации, где проанализирован массив оригинальных данных, собранных за 15 лет исследований с использованием целого комплекса методов, который охватил все основные компоненты микроценоза связанного с короедами: грибных и бактериальных симбионтов, нематод, клещей и насекомых-спутников.

Сравнительный анализ микробиома *P. proximus* в первичном (о. Сахалин) и инвазионном (Томская обл.) ареалах методом высокопроизводительного секвенирования (NGS) выявил снижение таксономического разнообразия бактерий и грибов в два раза. Несмотря на это во всех исследованных популяциях, от Приморья до Урала, сохранилось стабильное функциональное ядро. Впрочем, так и не ясно, что считать его ключевыми компонентами. В диссертации на стр. 187 указано на «высокую стабильность ключевых компонентов ядра. Облигатный компонент микробиома *Grosmannia aoshimae* и дрожжевой симбионт *Hamamotoa lignophila* были обнаружены во всех без исключения проанализированных популяциях с сопоставимым уровнем оби-

лия». Но уже в следующем абзаце говорится, что ключевое ядро включает: «1) мутуалистические фитопатогены (офиостомовые грибы, прежде всего *Grosmannia aoshimae*), обеспечивающие преодоление защитных барьеров растения-хозяина, и 2) бактериальных симбионтов (представители *Enterobacteriaceae*), вероятно, отвечающих за питание и детоксикацию фитотоксинов».

В автореферате же (стр. 19) указано, что «ключевыми компонентами являются: 1) облигатный фитопатогенный гриб *Grosmannia aoshimae*, обнаруженный во всех популяциях с частотой 17–90% и сохранивший высокую вирулентность к пихте сибирской (*A. sibirica*) ...; 2) универсальный штамм эндосимбионта *Wolbachia pipientis* ..., выявленный у 50,2% особей и маркирующий общее происхождение инвазионных популяций». (*Wolbachia* – это граммотрицательная альфа-протеобактерия из порядка *Rickettsiales*).

Так все-таки, кроме фитопатогенного гриба *Grosmannia aoshimae*, что еще входит в стабильные ключевые компоненты?

Сравнительный анализ микобиома *I. amitinus* методом NGS подтвердил перенос из Европы в Западную Сибирь консервативного ядра фитопатогенных офиостомовых грибов, однако как следует из Рисунка 5.13 в них обнаружено лишь около 10% общих таксонов. Не совсем понятно, как при этом «ключевые компоненты транспортированного грибного ядра *I. amitinus* ... сохранились в новом ареале».

На основе анализа и сопоставления данных по двум модельным видам соискатель построил обобщенную модель инвазии (рисунок 5.23 в диссертации и рис. 7 в автореферате), описывающую последовательную смену фаз: I – селективный перенос ядра; II – экологический прорыв за счет действия «нового оружия» (фитопатогенов) и временного эффекта «бегства от врагов»; III – интеграция и формирование новой регуляции по мере нарастания пресса со стороны сформировавшейся периферии из местных врагов.

В **шестой главе** представлен сравнительный анализ трансформации консорций стволовых дендрофагов двух ключевых темнохвойных пород Сибири – пихты сибирской и кедра сибирского – под влиянием уссурийского полиграфа и союзного короеда.

Роль первичных вредителей изначально выполняли черный пихтовый усач (*Monochamus urussovi*) на пихте и шестизубый короед (*Ips sexdentatus*) на кедре, но вселение агрессивных чужеродных видов изменило эту структуру. Уссурийский полиграф занял позицию абсолютного доминанта (встречаемость 100%, заселенность деревьев до 92%), потеснив местных конкурентов: черный пихтовый усач сместился на более поздние стадии ослабления дерева, а пальцеходный лубоед (*Xylechinus pilosus*), возможно, полностью

вытеснен. На кедре сибирском союзный короед массово заселяет вершину и ветви в зоне тонкой коры. Это привело к вершинному типу усыхания деревьев, хотя ранее доминировал стволовой тип, и обеспечило ему конкурентное преимущество перед аборигенными короедами-граверами (*Pityogenes spp.*). Доля шестизубого короеда в очагах инвайдера резко снизилась.

Седьмая глава посвящена интегрированной оценке инвазионного потенциала и прогнозу распространения модельных видов, которая реализована через сочетание двух методов: прямого мониторинга формирования новых трофических связей в «дозорных насаждениях» (дендрариях) и биоклиматического моделирования (MaxEnt) для определения потенциальных ареалов вредителей в Северной Евразии.

Оказалось, что искусственные посадки растений могут выступать в роли «насаждений-стражников» при оценке фитосанитарных и карантинных рисков. Концепция «насаждений-стражников» хороша сама по себе, но дендрарии и дендропарки играют эту роль вынужденно, и, превращаясь в долгосрочную «ловушку», несут серьезные потери своей коллекции. Так, в 2020–2023 гг. на стационаре «Кедр» в Томской обл. союзный короед вызвал гибель сотен деревьев, в частности кедра корейского и кедра сибирского. При этом, судя по фотографии (Рис. 7.1) заселенные и погибшие кедровые деревья были довольно молодыми и «основной причиной выбора дерева было ... ослабленное состояние» из-за недавней пересадки. Еще большую проблему вызывает заселение короедами посадок хвойных, особенно крупномеров и инорайонных видов, на частных территориях. Не уверен, что неожиданный статус «насаждений-стражников» или «дозорных растений» утешит их владельцев. Здесь важнее разделить заражение на месте и занос короедов с посадочным материалом, который тоже имеет место.

Фактически, роль «насаждения-стражника» выполнил в 2023 г. Дендрарий Ботанического сада УрО РАН в г. Екатеринбурге, что мне довелось лично наблюдать. Там в коллекции пихт были отмечены атаки уссурийского полиграфа на все виды, за исключением пихты цельнолистной (*Abies holophylla*). В первую очередь заражались пихты из секции *Balsamea* (сибирская и еще 5 видов), а виды секции *Grandis* несли следы единичных атак (Баранчиков и др., 2024). Обсуждая новые трофические связи *P. proximus*, соискатель утверждает, что им «впервые зафиксировано заселение уссурийским полиграфом североамериканской пихты одноцветной *Abies concolor* (секция *Grandes*) в коллекции «Кедр». На рис. 7.2 (стр. 277) в диссертации показано это совсем молодое дерево, но не указан год фиксации заселения. В то же время в г. Екатеринбурге заселенные деревья пихты одноцветной имели возраст не менее 40 лет.

Далее в главе данные о трофических связях уссурийского полиграфа были использованы для прогнозирования с использованием модели MaxEnt и построения тематической карты распространения вида.

По результатам исследований автором сделано заключение и 8 выводов. В целом, заключение и выводы подводят итог большой многолетней работе, отражают основные полученные результаты и в значительной мере подкреплены представленным материалом. Имеющиеся вопросы и замечания по ним даны в следующем разделе.

Замечания и вопросы

Глава 2. По закладке пробных площадей в диссертации практически нет данных. А ведь именно они четко регламентируются. Почему их площадь настолько варьировала (0,15 до 1 га)? Какого типа были эти ППП, и как велся пересчет деревьев? Ведь согласно Порядку проведения лесопатологических обследований (Приказ Минприроды РФ от 9 ноября 2020 г. № 910) пересчет деревьев может быть сплошным, ленточным или круговыми площадками.

Глава 3. На стр. 84 указано, что «уссурийского полиграфа можно охарактеризовать как классический пример олигофага с выраженной специализацией к растениям рода *Abies*» и дана ссылка на рисунок 3.4. Но подпись к этому рисунку вводит в заблуждение: «Филогенетическая структура рода *Abies* mill. по объединенным хлоропластным регионам rpl16, rps12-rpl20 и trnT-F (Xiang et al., 2015 с изменениями)». На самом деле на исходной схеме показана повреждаемость уссурийским полиграфом разных видов пихт в первичном и вторичном ареале. Об этом и идет речь далее, на стр. 85-86.

В заключении к главе (и в автореферате) автор утверждает, что «для союзного короеда показано и для уссурийского полиграфа подтверждено, что инвазионные популяции в Сибири характеризуются резко сниженным генетическим разнообразием по сравнению с нативными». Но если для первого вида это в работе показано, то для второго я ничего подобного не нашел. Где приведены эти данные для уссурийского полиграфа?

Глава 4. На стр. 162 Рисунок 4.9. имеет подпись «Фотографии особей *Polygraphus proximus*, *P. nigrielytris* и *P. subopacus* и сонограммы их агонистических акустических сигналов», однако фотографий там нет, только сравнение сонограмм. Аналогичный Рисунок 4.10. на стр. 164 имеет подпись «Имаго изучаемых видов и образцы их акустических сигналов: (А) *Polygraphus proximus*, (С) *P. nigrielytris*, (Е) *P. subopacus*; (В, D, F) – соответствующие сонограммы сигналов» содержит названные элементы, но не имеет вообще никаких буквенных обозначений.

Подобных нестыковок и опечаток в диссертации немало, эти я привел только в качестве примера.

Глава 5. Был проведен сравнительный анализ микробиома *P. proximus* в первичном (о. Сахалин) и инвазионном (Томская обл.) ареалах методом высокопроизводительного секвенирования, он выявил двукратное снижение таксономического разнообразия бактерий и грибов в инвазионной популяции, что объясняется эффектом «бутылочного горлышка». Но сахалинская популяция, хотя и находится в первичном ареале вида, является островной, и сама подвержена эффектам изоляции, которых нет на материке.

На стр. 182 диссертации указано, что «выравненность обилия в сообществах (индекс Шеннона) была довольно высокой (> 2)». Однако индекс Шеннона как таковой – это показатель разнообразия, а не выравнимости. Показатель выравнимости можно вычислить на основе индекса Шеннона.

В **заключении** содержится утверждение, что «ключевым адаптивным преимуществом инвайдеров («новым оружием») выступает симбиоз со специализированными фитопатогенными грибами, ослабляющими защиту растения-хозяина». С этим же положением согласуется вывод 4 о том, что «фитопатогенные грибы, входящие в ядро микроценоза (*Grosmannia aoshimae* для *P. proximus*; *Ophiostoma bicolor*, *O. brunneo-ciliatum* и *Leptographium* sp. для *I. amitinus*), сохраняют высокую фитопатогенность к новым растениям-хозяевам и выступают ключевым фактором, обеспечивающим их первичное ослабление».

Однако указанные виды грибов (*Grosmannia aoshimae* и *Ophiostoma bicolor*), хотя оба относятся к семейству офиостомовых (синевы древесины) и распространяются короедами, имеют разную степень фитопатогенности. У *Grosmannia aoshimae* она действительно высокая, быстро приводит к гибели дерева, а вот *Ophiostoma bicolor* считается относительно слабым фитопатогеном, вызывая локальные некрозы. Только *Leptographium* sp. – фитопатоген более сильный, однако его в сибирских образцах было очень мало, а в первичном ареале не было вообще (Рис. 5.15).

В заключении также утверждается, что «единицей вселения выступает не отдельный вид, а устойчивое коадаптированное сообщество симбионтов», в котором есть **консервативное ядро** (облигатные симбионты из первичного ареала: фитопатогенные грибы, *Wolbachia*, нематоды, клещи, облигатные хищники) и **динамичная периферия** (интегрируемые местные виды)».

Фактически же в «консервативное ядро» этого «сообщества симбионтов» у уссурийского полиграфа входит только фитопатогенный гриб *Grosmannia aoshimae* и бактериальный симбионт *Wolbachia*, а у союзного короеда – два вида офиостомовых грибов (*Ophiostoma bicolor*, *O. brunneo-ciliatum*). Не маловато ли это для того, чтобы говорить о «сообществе симбионтов»? И далеко ли автор ушел от изучения парных связей?

Насколько вообще можно говорить о «микробиоме» и его переносе при том, что в акарикомплексе *P. proximus* полностью отсутствуют специализированные паразитоиды яиц или личинок, то есть в новом ареале данный модуль отсутствует. А в сибирских популяциях *I. amitinus* не обнаружено не только наследственных бактериальных симбионтов (*Wolbachia*, *Spiroplasma* и др.), комплекс клещей не перенесен, а формируется из аборигенных видов, а для нематод вообще нет данных (необходимы дальнейшие исследования). В целом, союзный короед во вторичном ареале изучен пока намного слабее полиграфа. Не преждевременно ли делать далеко идущие выводы?

На приведенные выше вопросы и замечания мне хотелось бы услышать ответы соискателя. Однако в целом они не противоречат общему положительному впечатлению о диссертации и не снижают значимости полученных результатов. Рассматриваемая научно-квалификационная работа посвящена актуальной теме, выполнена на высоком научном и методическом уровне, в ней разработаны теоретические положения, совокупность которых можно рассматривать как научное достижение, значимое для понимания закономерностей инвазий вредоносных насекомых в леса России и закладывающее научные основы контроля за ними.

Совокупность представленных результатов исследований характеризуется внутренним единством, по критериям актуальности и новизны, научной значимости и обоснованности соответствует требованиям, предъявляемым ВАК РФ в «Положении о присуждении ученых степеней» к докторским диссертациям, а ее автор Керчев Иван Андреевич заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.14 – Энтомология.

Отзыв подготовил: Михайлов Юрий Евгеньевич, доктор биологических наук по специальности 03.02.05 – Энтомология, доцент, ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет», профессор кафедры экологии и природопользования; почтовый адрес – 620100, Россия, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37; телефон +7 (996) 175-36-00; адрес электронной почты – yum_66@mail.ru

29.09.2026

Ю.Е. Михайлов

Собственноручную подпись
Ю.Е. Михайлова удостоверяю:
Ученый секретарь УГЛТУ



И.В. Яцун