

Отзыв

официального оппонента доктора биологических наук Е.Б. Виноградовой на диссертацию Дмитрия Леонидовича Мусолина на тему «Щитники (Heteroptera: Pentatomoidea): разнообразие сезонных адаптаций, механизмов контроля сезонного развития и реакций на изменение климата», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – Энтомология.

Оппонируемая диссертация Д.Л. Мусолина – это масштабное исследование сезонных циклов крупного таксона насекомых, их факториального контроля и реакций на изменение климата.

Диссертация Д.Л. Мусолина выполнена в русле фундаментального направления по изучению сезонных циклов насекомых, диапаузы и контролирующих их внешних факторов, ведущая роль среди которых принадлежит прежде всего сезонному изменению длины светового дня, или фотопериоду. Основателем этого направления был профессор Ленинградского государственного университета Александр Сергеевич Данилевский, получивший мировую известность за книгу «Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых» (1961). Это направление начали разрабатывать с 1940-х годов, и исследования продолжают поныне его учениками и последователями в лабораториях университета и Зоологического института РАН. Явление фотопериодизма и регулирующая роль длины дня оказались универсальными, действующими и в животном, и в растительном мире. Изучение фотопериодизма, начатое с насекомых, сейчас охватывает и другие многочисленные группы, подтверждением чего является недавняя публикация международной коллективной монографии «Фотопериодизм. Биологический календарь» (2010), где подведены основные итоги исследований в этой области, начиная с организменного и заканчивая молекулярно-генным уровнем. К сожалению, в нашей стране в силу определенных обстоятельств это направление сейчас переживает трудные времена.

Автор диссертации лично участвовал во всех этапах исследования – в сборе и анализе литературы, в проведении огромного объема экспериментов в течение 20 лет (в том числе 10 лет – в Японии), анализе полученных данных, их публикации.

Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка литературы и 3 приложений. Основная часть изложена на 301 странице, включая 7 таблиц и 123 рисунка.

Во **Введении** сформулированы актуальность, научная новизна, теоретическая и практическая значимость, цель и задачи исследования.

Глава 1. Общая характеристика надсемейства щитников (Pentatomoidea) и реакций насекомых на изменение климата. Здесь представлен краткий анализ огромной литературы по изучаемому таксону (около 8 тысяч видов) из 16 рецентных семейств, заселяющих почти все климатические пояса. Дается краткая характеристика всех семейств. Большинство щитников являются фитофагами, есть хищники, некоторые виды вредят сельскому хозяйству, некоторые используются в биометодике.

Далее диссертант анализирует сложную литературу, свидетельствующую о потеплении климата в последние десятилетия. Это выражается прежде всего в повышении глобальной средней температуры воздуха и воды в океане. Формы реакций разных видов насекомых на этот фактор иллюстрируются примерами изменения ареалов, численности, некоторых фенологических показателей и вольтинизма, а также изменениями некоторых физиологических и поведенческих реакций.

Глава 2. Материал и методы. В этой главе приведена базовая информация о 7 основных видах клопов-щитников, использованных в качестве главных экспериментальных объектов, и описаны методы их изучения и культивирования. Кроме этого сезонные циклы еще 77 видов изучены по литературе, что составляет менее 1% видов изучаемого надсемейства. Описаны термостатированные камеры и их комплексы, в которых проводились эксперименты. В квазиприродных условиях, максимально приближенных к естественным, использовалась специально спроектированная автором установка, позволявшая постоянно поддерживать температуру на 2,5 °C выше окружающей. Из описания, однако, осталось не совсем понятным, что означает методика сквозного тестирования среды.

В центральной Японии автор провел полевое определение северной границы распространения щитника *Nezara viridula* и исследовал её динамику в ответ на текущее изменение климата в центральной Японии. Кроме того, впервые в серии интересных и нетривиальных экспериментов исследованы бактериальные кишечные симбионты этого щитника и их реакция на изменение внешней среды.

Большую научную ценность представляет созданная диссертантом база данных по сезонным циклам и диапаузе всех семейств полужесткокрылых (5000 публикаций).

Глава 3. Зимняя диапауза в сезонном цикле полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea). Автор впервые предлагает оригинальную классификацию диапаузы у щитников, выделяя три её типа в зависимости от диапаузирующей стадии (эмбриональную, личиночную и имагинальную), две формы (облигатную [наследственно закрепленную] и факультативную [контролируемую внешними условиями]), а также три сезонных класса в зависимости от времени наступления (зимнюю и летнюю). Среди 84 проанализированных видов доминирует зимняя имагинальная диапауза. Детально разобран пример качественной фотопериодической реакции длиннодневного типа с индукцией диапаузы коротким днем у *Nezara viridula*. Известны немногочисленные виды, у которых ведущим фактором в индукции диапаузы является температура или пища. Приведены многочисленные примеры качественной и количественной фотопериодических реакций. Получены интересные данные о физиологических различиях у зимующих полов некоторых видов щитников.

Глава 4. Сопряженные с диапаузой сезонные адаптации полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea). Глава посвящена многообразию видоспецифических физиологических, биохимических и поведенческих сезонных адаптаций щитников к сезонному ритму климата, не обязательно связанных с зимовкой и диапаузой. Сюда относятся сезонные миграции разной дальности, образование больших скоплений, фотопериодическая регуляция скорости развития личинок, генетически закрепленный полиморфизм и экологический полифенизм, проявляющийся в разных внешних условиях. Большое внимание Д.Л. Мусолин уделяет сезонной изменчивости окраски у модельного вида *N. viridula*, что основано на собственных полевых сборах и подтверждено многочисленными лабораторными экспериментами. В этой же главе рассматривается летняя диапауза, встречающаяся не только в тропиках, но и умеренном климате, как адаптация к периоду отсутствия пищи. Примерами могут служить клоп-черепашка *Eurygaster integriceps* с облигатной летней диапаузой и моновольтинным циклом развития или хищник *Picromerus bidens* также с моновольтинным циклом, но имеющий сочетание факультативной летней имагинальной диапаузы и облигатного зимнего эмбрионального покоя. Эта глава богато иллюстрирована прекрасными графиками и цветными фотографиями.

Глава 5. Сезонные циклы полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea). В этой главе на основе анализа большого объема собственных и литературных данных диссертант впервые предлагает систему сезонных циклов изученного таксона. У насекомых издавна известны гомодинамный сезонный цикл с непрерывным развитием в течение года и

гетеродинамный цикл с чередованием периодов активного развития и состояния покоя (диапаузы). Среди гетеродинамных циклов диссертант впервые предлагает выделить моновольтинный (с эндогенно контролируемой диапаузой на стадиях эмбриона, личинки или имаго), поливольтинный и многолетний циклы с их дальнейшей детальной систематизацией. Сделана важная оговорка, что определение типа сезонного цикла возможно только для локальной популяции вида вследствие большой изменчивости разнообразных внешних факторов и складывающихся циклов сезонного развития в пределах больших ареалов некоторых широко распространённых видов. Большинство проанализированных видов характеризуются потенциальным поливольтинизмом и диапаузой, контролируемой длиннодневной фотопериодической реакцией, однако в реальных условиях высоких и средних широт они нередко развиваются в одном поколении за год, что может быть вызвано недостатком пищи и тепла.

Проанализированы разные типы развития щитников в умеренном климате, установлена их экологическая регуляция и степень сходства между видами в пределах рассматриваемого таксона. Сделан важный вывод об отсутствии четкой связи между типами, формами, сезонными классами диапаузы и систематическим положением того или иного таксона.

Большой практический интерес представляет обсуждение диссертантом процессов адаптации инвазионных видов щитников к новым для них условиям. Примеры показывают, что одним из главных препятствий при натурализации в новом месте является несоответствие фотопериодической реакции интродукента новым климатическим условиям.

Глава 6. Сезонное развитие полужесткокрылых (Heteroptera) в условиях изменения климата. Здесь обобщены конкретные данные о влиянии потепления климата на представителей всего отряда полужесткокрылых в виде изменения ареалов, численности, фенологических показателей, вольтинизма и ряда других параметров. Значительный интерес представляет прогнозирование диссертантом ожидаемых реакций при дальнейшем потеплении климата. При этом он подчеркивает, что в этом процессе важна роль не только температуры, но и всего комплекса изменяющихся внешних условий, что делает прогнозирование особенно трудным.

Глава 7. Реакция настоящего щитника *Nezara viridula* (Pentatomidae) на изменение климата. На основе собственных полевых наблюдений и многочисленных экспериментов диссертант проанализировал реакцию щитников на изменение климата на примере изменения северной границы ареала *Nezara viridula* в центральной Японии. Сравнение результатов 1961–1962 гг. с таковыми 2006–2007 гг. показало, что за 45 лет северная граница его

ареала продвинулась на север на 85 км, а математическое моделирование определило ответственные за это факторы – среднюю температуру января и количество холодных дней зимой. Этот вывод подтвердили и трудоёмкие, но во многом уникальные и интересные эксперименты по сравнению основных физиологических показателей щитника во время и после зимовки, в природных условиях и при экспериментальном изменении климата. Таким образом показано, что даже небольшое повышение температуры (на 2,5 °С) по сравнению с квазиприродными условиями может значительно повлиять на зимовку насекомых и их благополучие, по крайней мере на северной границе ареала. Также в специальной серии экспериментов показано, что симбиотические бактерии кишечного тракта щитников при потеплении климата могут вызывать патологию развития хозяина. Материалы этой главы представляют чрезвычайный интерес, однако следует отметить, что она неоправданно велика из-за слишком подробного изложения, и было бы логичнее объединить её с предыдущей главой.

Анализируя диссертацию в целом, следует подчеркнуть очень высокий уровень её оформления. Она написана прекрасным научным языком, четко и логично; богато иллюстрирована рисунками и качественными цветными фотографиями. Диссертация отличается насыщенностью трудоёмкими экспериментами, иногда имевшими продолжительность до полутора года.

Тема диссертации Д.М. Мусолина очень актуальна. Это первый монографический анализ сезонных циклов развития, диапаузы и механизмов регуляции их внешними факторами (прежде всего фотопериодом) огромного повсеместно распространенного таксона – щитников надсемейства *Pentatomoidea*. Впервые разработанная типология диапаузы и ритмов сезонного развития щитников имеет общебиологическое значение для экофизиологии и теории эволюции, а также важна для практики прогнозирования фенологии и численности вредных видов щитников и их карантина. Диссертация Д.Л. Мусолина уникальна. По сути, это пока единственное в мировой практике обобщение, за исключением монографии о комарах-кулицидах (Виноградова, 1969), в котором на примере клопов-щитников показано многообразие сезонных адаптаций, свойственных насекомым. В целом, настоящая диссертация заслуживает самой высокой оценки.

Результаты многолетнего исследования опубликованы в 1 монографии, 4 главах в коллективных монографиях и 50 статьях, в том числе в 31 статье в престижных международных журналах и изданиях из Перечня ВАК. Результаты широко обсуждены на международных конгрессах и симпозиумах, а также на съездах, чтениях и конференциях в России, Японии и ряде других стран.

Содержание автореферата полностью отражает таковое диссертации.

Все сказанное даёт основание считать, что диссертационная работа Д.Л. Мусолина «Щитники (Heteroptera: Pentatomoidea): разнообразие сезонных адаптаций, механизмов контроля сезонного развития и реакций на изменение климата» имеет высокую теоретическую и практическую ценность и является научно-квалификационной работой, полностью соответствующей всем требованиям, предъявляемым к диссертациям на соискание учёной степени доктора биологических наук (пункты 9–14 раздела II Положения о присуждении ученых степеней, утвержденного Постановлением Правительства РФ от 24.09.2013 № 842), а её автор, Дмитрий Леонидович Мусолин, безусловно заслуживает присвоения искомой учёной степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – Энтомология.

Виноградова Виноградова Елена Борисовна,
доктор биологических наук по специальности 03.00.09 – Энтомология,
до 2017 г. – главный научный сотрудник лаборатории экспериментальной
энтомологии и теоретических основ биометода Федерального государственного
бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии
наук, в настоящее время – на пенсии.

Почтовый адрес: Одесская ул., д. 2, кв. 22, Санкт-Петербург, 191015.
Тел.: (812) 274-75-33; электронная почта: vinogradovaeb@gmail.com

27 мая 2017 г.

