

ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

на диссертационную работу Мусолина Дмитрия Леонидовича
«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

Диссертационная работа посвящена анализу (на основе фактического материала) лабораторных опытов и наблюдений, анализу и систематизации разнообразия сезонных адаптаций, механизмов контроля сезонного развития и реакций на изменение климата у клопов-щитников надсемейства Pentatomoidea. В связи с тем, что клопы-щитники играют значительную роль в природных экосистемах как фитофаги и хищники, а в агроэкосистемах отдельные виды, например вредная черепашка, являются серьезными и даже первостепенными вредителями посевных культур, актуальность проведенных диссертантом многолетних исследований и подготовки им обобщающей работы сомнений не вызывает.

До проведенной диссертантом очень глубокого исследования разнообразия сезонных адаптаций и механизмов контроля сезонного развития насекомых в обобщающем аспекте такие работы не выполнялись. При этом в процессе проведения целенаправленных исследований диссертант на основе результатов полевых наблюдений и лабораторных экспериментов выявил различные проявления диапаузы и классифицировал их, впервые выделив и обосновав три типа, две формы и два сезонных класса диапаузы. Эта классификация, разработанная и проиллюстрированная конкретными примерами диссертантом, создает основу для дальнейшего изучения биологического разнообразия крупного отряда полужесткокрылых и, в целом, всего класса насекомых. Таким образом, новизна научных достижений, положений и выводов, содержащихся в диссертации, несомненны.

В целом, весь комплекс полученных диссертантом результатов, представляет собой крупный вклад в разработку вопросов жизненного цикла и биологии отряда полужесткокрылых. Полученные результаты имеют серьезное значение в развитии физиологии насекомых, а в практическом отношении – для использования в практике защиты растений от вредителей и прогнозирования последствий глобальных экологических изменений.

Достоверность полученных результатов сомнений не вызывает, учитывая большое количество поставленных экспериментов и наблюдений в природе в разных природных зонах Евразии, тщательность их обработки и анализа,

которая отражается во всех разделах диссертации и в опубликованных им материалах.

Все исследования, результаты которых отражены в диссертации, выполнены лично диссертантом. Они отражены в опубликованных 50 статьях, монографии и главах еще 2 коллективных монографий. Личный вклад диссертанта в разработку научной проблемы – основной, а в подготовку диссертации – абсолютный. При проведении всех исследований диссертант обработал и проанализировал очень большой фактический материал, репрезентативность которого очень высока.

Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 770 источников, в том числе 675 на иностранных языках, и трех приложений.

В главе 1 «Общая характеристика надсемейства щитников (Pentatomoidea) и реакций насекомых на потепление климата» диссертант дает краткую характеристику всех семейств, входящих в Pentatomoidea, приводит сведения о биологических особенностях видов, их распространении, пищевой специализации и зимующих стадиях (раздел 1.1). В разделе 1.2 подробно описывает по литературным данным современное изменение климата как глобальное явление, его масштаб и имеющиеся прогнозы. Здесь же он приводит оригинальную, разработанную им ранее, классификацию реакций насекомых на изменение климата, включающую 6 категорий (Musolin, 2007). Объективность каждой категории подтверждена конкретными примерами.

В главе 2 «Материалы и методы» приводятся сведения о семи основных видах щитников, использованных в экспериментальной части исследования, относящихся к двум семействам Pentatomoidea. Информация включает сведения об их трофических связях, распространении, фенологии и сезонном цикле. Описаны подходы и методы лабораторных исследований экофизиологических адаптаций и исследования бактериальных симбионтов основного из них – *Nezara viridula*. Важно, что созданная диссертантом база данных по сезонным адаптациям и сезонным циклам полужесткокрылых охватывает практически все семейства отряда.

В главе 3 «Зимняя диапауза в сезонном цикле полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea)» на основе собственных экспериментальных и литературных данных диссертант, оперируя численными данными и конкретными примерами, детально рассматривает различные проявления зимней диапаузы и выделяет три ее типа: эмбриональную, личиночную и имагинальную, или репродуктивную. При этом соискатель констатирует существование у представителей исследуемых групп двух сезонных классов диапаузы – зимней и летней. На основании результатов

анализа многочисленных примеров качественных и количественных проявлений ФПР у щитников диссертант делает правомерный и доказательный вывод о том, что у большинства щитников главным фактором по силе влияния и по распространённости, контролирующим наступление зимней диапаузы, служит длина дня. Рассмотренные в главе особенности физиологии самцов и самок во время зимней диапаузы позволяют понять и постдиапаузное их поведение, включая период откладки яиц, что имеет не только теоретическое, но и прикладное значение в отношении вредителей сельскохозяйственных культур.

В главе 4 «Сопряженные с диапаузой сезонные адаптации...» Д.Л. Мусолин последовательно, логично и доказательно, основываясь на результатах собственных исследований и литературных данных, в том числе собственных, анализирует условия, проявления и формы адаптаций, непосредственно не связанных с зимовкой, но которые, в целом, повышают способность щитников выживать и размножаться в условиях среды с выраженной сезонностью климата. Выделяя группы видов с различной степенью выраженности миграционного синдрома, диссертант, тем самым, выделяет и группы с различной двигательной активностью как адаптивным механизмом. Диссертант правомерно рассматривает и формирование больших скоплений (агрегаций) в разные сезоны года как адаптивную черту биологии многих щитников, связанную с повышением вероятности спаривания и укрытия от неблагоприятных абиотических и биотических факторов, а у зимующих особей – еще и со снижением уровня потребления кислорода.

Д.Л. Мусолин приводит убедительные доказательства, по результатам собственных экспериментов, существования установленной им важной адаптации – различной скорости развития в разных фотопериодических условиях. При этом в короткодневных условиях преобладает ускорение развития личинок, что обеспечивает возможность достижения зимующей стадии до ухудшения внешних условий.

Большое внимание диссертант уделяет сезонному полиморфизму. В частности, на основании результатов собственных экспериментов и полевых наблюдений он приводит убедительные доказательства проявления сезонных изменений окраски тела имаго. При этом доказывает, что морфологический полифенизм основывается на физиологическом состоянии организма, индуцируемом специфическими ФПР. Правда, я не уверен в том, что диссертант прав, высказывая мысль о том, что у зимующих особей (клопов-щитников) «во время зимовки коричневая окраска, близкая по своему цвету к преобладающему цвету древесной коры и подстилки (где зимует один из таких видов – *N. viridula*), по всей видимости, выполняет функцию

покровительственной окраски (камуфляжа)». Дело в том, что, например, такие широко распространенные виды как *Palomena prasina*, *Holcostethus vernalis* и другие, зимуют бурными в глубине подстилки (собственные многочисленные наблюдения). При этом лежат неподвижно брюшной стороной кверху. Какой же хищник там может их увидеть? Тем более что и хищники находятся в фазе диапаузы, сна или покоя. Другое предположение диссертанта – «темная окраска в холодный сезон, а также осенью и весной, может быть дополнительно адаптивной, выполняя в определенной мере функцию терморегуляции» мне представляется более обоснованным. Интересен вывод о том, что в случае позднего окрыления личинки *Nezara viridula* не успевают изменить цвет покровов тела и должным образом подготовиться к диапаузе, что приводит к более высокой смертности зимой или весной.

Теоретический и практический интерес имеет вывод, сделанный Д.Л. Мусолиным о контроле наступления и прекращения летнего покоя самок щитников (в частности, хищника *Picromerus bidens*) длиной дня и о переживании в летней диапаузе чрезмерно высоких летних температур в аридном климате популяций вредителей зерновых культур – вредной черепашки (*Eurygaster integriceps*) и *Aelia rostrata*. Забота о потомстве, как важный элемент сезонного развития и репродуктивного цикла некоторых щитников, на которое обращает внимание диссертант, конечно, требует дальнейшего изучения.

Последовательное рассмотрение разнообразия сезонных схем развития у насекомых в главе 5 «Сезонные циклы полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea)» позволило диссертанту детально проанализировать у щитников два типа сезонного развития, гомодинамный и гетеродинамный, и, соответственно, различные типы сезонных циклов – моновольтинный, различные варианты поливольтинного и многолетних. На основе собственных экспериментальных и литературных данных соискатель делает обоснованный вывод об экологической регуляции поливольтинизма на основе ФПР длиннодневного типа, когда осеннее уменьшение длины дня индуцирует диапаузу. Причем, параметры ФПР, время наступления диапаузы и число поколений находятся еще под модифицирующим влиянием внешних условий конкретного года – понижения температуры и других. Вполне обоснованным представляется утверждение диссертанта о том, что географическая изменчивость ФПР гарантирует строгое соответствие сезонного цикла каждой географической популяции зональным особенностям климата.

В этой же главе диссертант подробно рассматривает ряд типов сезонных циклов щитников и приводит многочисленные их примеры. Разработанная им детальная классификация сезонных циклов представляет собой руководство

при проведении последующих исследований биологии и экологии полужесткокрылых насекомых. Одно замечание в отношении этой классификации будет приведено ниже. В целом же, описанные различные адаптации видов дают четкое представление о механизмах, главным образом ФПР, позволяющих видам синхронизировать диапаузу с определенными периодами года.

Приведение в главе 4 примеров сходства и различий типов диапаузы у видов, относящихся к разным трибам щитников в подсемействах Asopinae и Pentatominae, не только указывают на то, что, как верно отмечает диссертант, эволюция сезонных адаптаций не всегда точно соответствует филогенезу. Они указывают еще и на то, что трибы, как таксоны, далеко не всегда носят естественный характер. Объективной таксономической категорией в полной мере является только вид. Даже представители двух близких родов (*Andrallus* и *Picromerus*) имеют сильно различающиеся сезонные циклы. Поэтому прав диссертант, отмечая, что принадлежность вида к определенному таксону отнюдь не предопределяет тип его сезонного цикла.

Не только теоретическое, но и прикладное значение имеет вывод Д.Л. Мусолина о том, что одним из главных препятствий для натурализации интродуцированных видов является несоответствие ФПР интродуцированной популяции новым климатическим условиям. На это указывают примеры неудачной акклиматизации ряда видов (среди щитников – *Podisus maculiventris*) в целях биологической борьбы с колорадским жуком.

Глава 6. «Сезонное развитие полужесткокрылых (Heteroptera) в условиях изменения климата» посвящена анализу различных проявлений реакций в разные фазы развития и в разные сезоны на потепление климата. В частности, диссертант приводит большой список видов из разных семейств, расширение ареалов которых ряд авторов в той или иной степени, связывает с потеплением климата (раздел 6.2). Разумеется, диссертант относится к этим примерам конструктивно и осторожно, но все-таки их приводит. Мое суждение по этому вопросу будет изложено ниже. Данные об изменении численности отдельных видов, в связи с потеплением климата (раздел 6.3), приведенные в диссертации со ссылками на литературные источники, несомненно, объективные. Но таких объективных данных очень мало. Результаты моих наблюдений за первостепенными вредителями, вредной черепашкой (*Eurygaster integriceps*), остроголовым клопом (*Aelia acuminata*) и некоторыми другими не показали увеличения их численности за последние 30 лет. Опубликованных данных об изменении фенологии видов в связи с потеплением (раздел 6.4) пока слишком мало. Разработанные модели об изменении вольтинизма (раздел 6.5) в связи с потеплением, немногочисленны, но их следует принимать во внимание, именно

как модели. Данные об изменениях в морфологии, физиологии и поведении полужесткокрылых слишком малочисленны (раздел 6.6). Приведенные примеры, касающиеся изменений во взаимоотношениях с другими видами в сообществе (раздел 6.7), несомненно, важны, и их следует учитывать как одну из экологических реакций клопов-щитников. В целом, диссертант, несомненно, прав, заключая, что «...влияние потепления климата на насекомых в целом и на полужесткокрылых, в частности, будет комплексным...» и что «...насекомые будут испытывать на себе влияние потепления климата через изменение не только температуры, но и всего комплекса меняющихся внешних условий...» (раздел 6.8).

В главе 7 «Реакция настоящего щитника *Nezara viridula* (Pentatomidae) на изменение климата» диссертант приводит и анализирует многочисленные результаты многолетнего мониторинга и большой серии полевых и лабораторных экспериментов, направленных на определение реакции модельного вида на изменение климата в центральной Японии. Особенностью распространения *N. viridula* является постоянно расширяющийся ареал, а жизненного цикла – поливольтинизм. Детально изученный и описанный диссертантом жизненный цикл вида в условиях Японии обеспечил и успех в исследовании его реакций на внешние условия и их изменения. Представляется убедительным вывод Д.Л. Мусолина, сделанный им на основе анализа и математического моделирования многолетних данных, в том числе собственных, о том, что основными факторами, контролирующими северную границу ареала *N. viridula*, являются средняя температура января и количество холодных дней зимой. Преимущества, которые получают от дальнейшего потепления климата *N. viridula* и виды со сходными стратегиями зимовки, будут заключаться в снижении смертности имаго зимой и весной, в фенологическом сдвиге начала постдиапаузного развития и репродукции к более ранним срокам, в ускорении роста личинок в начале лета. Доказательством этих положений, приводимые соискателем, являются удвоение выживаемости самок и ускорение наступления репродукции при повышении зимой температуры на 2,5 °С в полевых опытах. Рассчитанная Д.Л. Мусолиным средняя скорость продвижения границы ареала *N. viridula* на север, составляющая 1,9 км в год, может послужить основой для изучения подобных процессов в отношении других видов и не только клопов.

Вполне убедительными представляются также полученные данные о более высокой выживаемости темноокрашенных и крупных самок, по сравнению с окрашенными в зеленый цвет и более мелкими, что соответствует наблюдениям в природе. Однако повышенная температура в опытах позволила более мелким самкам достичь того же уровня выживаемости зимой, который имели более

крупные самки в квазиприродных условиях.

Очень важны в теоретическом и практическом аспектах результаты изучения обилия бактерий-симбионтов в кишечном тракте *N. viridula* в квазиприродных и лабораторных условиях при наступлении высокой температуры. При этом окрылившиеся имаго имели редуцированные размеры тела и нетипичную бледную желтовато-салатную окраску. Эти результаты указывают на то, что патологии развития, наблюдаемые у *N. viridula* и выраженное сокращение численности населения симбионта в середине лета в условиях имитации потепления климата, связаны с высокотемпературным стрессом.

Таким образом, полученные диссертантом лабораторные данные в сочетании с данными полевого мониторинга модельного вида *N. viridula* позволяют в значительной мере понять, как связанное с глобальным изменением климата повышение локальной температуры может воздействовать на насекомых, другие организмы и, в целом, на экосистемы, как напрямую, так и через симбиотические (мутуалистические) отношения.

В заключении и выводах диссертации Д.Л. Мусолин четко и логично излагает суть основных положений, основанных на выполненной огромной лабораторной и полевой работы по изучению сезонных адаптаций, механизмов контроля сезонного развития и реакций клопов-щитников на изменение климата.

В качестве замечаний я хотел бы только отметить некоторую спорность классификации сезонных циклов щитников и приведенных примеров видов с расширяющимися ареалами, содержащимися в главе 6.

1. В классификации сезонных циклов в приведенных примерах имеются неточности, связанные, по-видимому, с тем, что не учтены, все-таки, зонально-географические особенности, в которых развиваются популяции отдельных видов. В частности, виды *Dolycoris baccarum*, *Aelia acuminata*, *Aelia sibirica*, *Aelia fieberi*, *Aelia rostrata* диссертантом отнесены в группу с истинным поливольтинным сезонным циклом. При этом указано, что этот цикл реализуется у полифагов в средних и низких широтах в условиях умеренной влажности и температуры при оптимальных условиях питания и возможности выбора кормового растения (у фитофагов) или жертвы (у хищников). Самим же автором отмечено, что в реальных природных условиях лишь немногие виды щитников образуют более одного поколения за вегетационный сезон. Фактически же в средних широтах, например, в зонах широколиственных лесов, лесостепи и в подзоне разнотравно-злаковых степей указанные виды – исключительно моновольтинные, а *D. baccarum* (ягодный клоп) – еще и полифаг (литературные данные: Пучков, 1961, 1972 и др.; мои многолетние

наблюдения). Очевидно, следовало бы учесть в разработанной классификации типов сезонных циклов щитников эти реальные особенности в развитии видов по отношению к разным природным зонам, очевидно, с примечанием – «потенциально бивольтинный вид». В прикладном отношении это уточнение – обязательное.

2. Очевидно далеко не всегда изменение ареалов насекомых непосредственно или даже косвенно связано с изменением климата. Сразу должен заметить, и на это справедливо указывает диссертант, что в расширении ареалов играет роль не только климат, но и деятельность человека. Тем не менее Д.Л. Мусолин в шестой главе диссертации приводит целый ряд примеров полужесткокрылых, со ссылками на авторов, в той или иной степени увязывая появление видов в более северных территориях или на других континентах. Чаще всего в примерах используется территории Великобритании и Нидерландов. Мое мнение заключается, во-первых, в том, что, в действительности, установить причину появления того или иного вида на более северных территориях на основе новых, часто единичных находок, расширение ли это ареала вследствие потепления климата, завоз или просто отсутствие прежде находок вследствие редкой или специфической встречаемости, крайне сложно или невозможно. Моделирование современных и потенциальных ареалов отдельных видов, предсказывающее продвижение к высоким широтам в Северном полушарии таких хозяйственно важных видов, как вредная черепашка (*Eurygaster integriceps*), сосновый краевик (*Leptoglossus occidentalis*), в целом, не оправдываются. Во-вторых, мое мнение заключается в том, что основной причиной появления видов насекомых на других территориях, на которых они раньше не отмечались, является непреднамеренный завоз в соответствующие для их экологических требований условия.

3. В главе 7 содержатся неоспоримые доказательства расширения ареала модельного вида, *Nezara viridula*, на север. Но что же происходит на южной границе его ареала? Диссертанту желательно было бы более детально проанализировать, происходит ли расширение ареала в более южные территории, по сравнению с исходным или же южная граница поднимается к северу.

Высказанные здесь замечания носят скорее дискуссионный характер и не отражаются на качестве изложения в диссертации полученных важных данных в процессе многолетних глубоких исследований соискателя.

Заключение.

Диссертационная работа Д.Л. Мусолина выполнена на высоком научном уровне. Результатом работы является решение важной задачи актуального направления в решении проблем сезонных адаптаций, механизмов контроля

