

## Отзыв

**официального оппонента на диссертацию Максима Витальевича Набоженко  
«Жуки-чернотелки трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) мировой фауны»,  
представленную к защите на соискание ученой степени доктора биологических наук  
по специальности 03.02.05 энтомология**

Представленная к защите диссертация соответствует специальности 03.02.05 энтомология, области науки, занимающейся исследованием систематики, фаунистики и биогеографии, охватывающей большой раздел общего учения о биоразнообразии.

Семейство Tenebrionidae включает в мировой фауне более 800 видов, известных из различных биогеографических областей, представлено значительной численностью в природе, многие виды имеют практическое значение. Изучаемая автором триба Helopini распространена в Голарктике, Неотропике, Афротропике и Индо-Малайском царстве. Палеарктика, возможно, из-за лучшей изученности, включает подавляющее большинство видов из этой трибы (655 видов), в то же время знания об этой группе насекомых остаются недостаточными, на что указывает множество описаний новых видов в последние годы. Спектр освоенных Helopini ландшафтов очень широк: от тропических дождевых лесов до пустынь.

Актуальность исследования связана с недостаточной изученностью сравнительной морфологии изучаемой группы, отрывочными палеонтологическими сведениями, фрагментарными данными по фауне отдельных регионов, наличием многих ранее не описанных новых для науки видов, крайне неоднозначным представлением различными авторами системы надвидовых таксонов, отсутствием современных построений филогении таксонов изучаемой трибы.

Цель работы – усовершенствование системы трибы Helopini на основе морфологического анализа имаго и преимагинальных стадий рецентных и ископаемых таксонов, их распространения и образа жизни, уточнение состава трибы, выяснение родственных отношений между различными родами и построение филогенетической модели с использованием морфологических признаков и генетических маркеров, ревизия крупнейших палеарктических и ряда неарктических родов.

В задачи исследования включены: анализ строения взрослых жуков и личинок с оценкой модальности признаков, изменчивости и направлений трансформации, уточнение и анализ палеонтологической летописи жуков-чернотелок; определение этапов и направлений диверсификации Tenebrionidae; построение филогенетических моделей на

основе признаков внешнего и внутреннего строения и генетических маркеров митохондриальной и ядерной ДНК; усовершенствование классификации трибы с учетом филогенетических реконструкций; уточнение состава подтриб, родов и подродов, видового состава трибы Helopini в объеме мировой фауны, положения трибы в системе Tenebrionidae; анализ современного распространения родов трибы, состава и распределения таксонов в различных биогеографических царствах, выявление центров таксономического разнообразия Helopini; анализ возможных исторических причин современного распространения представителей трибы, выявление закономерностей ландшафтно-биотопического распределения Helopini, их трофических связей, сезонной и суточной активности, экологических предпочтений (освещенности, температуры и влажности в различные сезоны и время суток), границ экологических ниш и жизненных стратегий при совместном обитании таксонов, а также обоснование возможности использования Helopini в лишеноиндикации.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования вносят существенный вклад в познание крупнейшей группы жуков-чернотелок, их морфологии, филогенетических отношений, систематики, распространения и экологических особенностей, выявленные трофические связи Helopini и разработанные методы учета численности, суточной и сезонной активности можно использовать в усовершенствовании методов лишеноиндикации. Результаты работы можно использовать в учебных курсах лекций и практических занятиях по энтомологии, зоологии беспозвоночных, биогеографии, экологии животных, в палеогеографических и фауногенетических реконструкциях.

Личный вклад соискателя состоит в том, что в основу диссертации положены оригинальный материал и данные, собранные им на Кавказе, на Ближнем Востоке и в Северной Африке в течении 20 лет, а также самостоятельно изучен и проанализирован обширный материал из 57 научных учреждений.

Впервые сделана ревизия обширной группы чернотелок трибы Helopini в объеме мировой фауны, описано более 100 новых видов Helopini и 26 таксонов надвидовых рангов, предложено около 150 новых комбинаций, 61 таксон синонимизирован.

Теоретическое значение работы связано с комплексным изучением морфологии и систематики таксонов трибы в объеме мировой фауны. Разработана морфологическая основа с использованием рецентных и ископаемых таксонов для реконструкции филогении и совершенствования классификации группы. Проведен анализ палеонтологической летописи семейства Tenebrionidae. Составлены филогенетические модели с использованием морфологических признаков имаго и личинок, а также

генетических маркеров; разработана новая сбалансированная классификация трибы Helopini с учетом морфологии, данных филогенетических реконструкций. Изучено распространение трибы, выявлены центры многообразия и время формирования трибы.

История изучения трибы представлена исчерпывающим количеством источников, она разбита на этапы: XVIII век – середина XIX века, середина XIX, начало XX века – вторая половина XX века, XXI век.

Материалом для исследования послужили фонды всех ведущих учреждений России, в том числе наиболее представительная коллекция ЗИН РАН. Изучены коллекционные фонды 57 государственных и частных собраний, в том числе многих зарубежных музеев. Автором собирался материал в течение 23 лет на Кавказе, в Турции и в Северной Африке. Кроме традиционных энтомологических методик автор использовал сканирующий микроскоп. Изучено 8000 экземпляров, в том числе 400 типовых, изготовлено 800 препаратов. Освоен метод молекулярно-генетического анализа. Проведен кладистический анализ филогенетических связей на основе морфологических признаков и генетических маркеров.

Стационарные исследования были проведены в Ростовской области в двух лесополосах в 2015 году. Пример влияния изменений климата на популяции приводится для Ростовской области, это региональный уровень. Проведены количественные учеты методом трансект и статистическая обработка результатов. Для выявления термо- и гигропреферендумов, трофического спектра и взаимоотношений популяций разных видов были проведены исследования в большинстве регионов Турции, Кавказа и в Марокко.

Методы исследования трофической связи чернотелок с лишайниками, отсутствуют, приводится только благодарность за определение видов.

Морфологическая глава включает рассмотрение формы тела, которая имеет несколько типов, трансформации габитуса и размеров. Отдельно анализируется головная капсула и ее придатки. Рассматриваются отдельные элементы морфологии, в том числе трансформация глаз и строение эпикраниума. Рассмотрена форма антенн у разных групп с учетом полового диморфизма, а также части ротового аппарата, морфология груди и ее придатков, брюшного отдела, в том числе гениталий. Подробно рассматриваются сенсорные органы покровов, изменчивость половых признаков.

Отдельно показана морфология преимагинальных стадий с определительной таблицей личинок и адаптациями имаго к различным средам обитания.

Далее рассматриваются морфологические особенности подтриб и подсемейств. Теоретический интерес представляют палеонтологические данные и их интерпретация с точки зрения филогении.

Палеонтологическая летопись Tenebrionidae представлена для отдельных ветвей и подсемейств, восполнены пробелы этой летописи, в том числе и данными по трибе Helopini, внесены существенные дополнения и изменения в таксономию ископаемых чернотелок. Сравнение ископаемых чернотелок трибы Helopini с рецентными таксонами позволяет откорректировать филогенетические модели, в первую очередь при выборе полярности признаков.

Пятая глава посвящена филогении трибы, представлены филогенетические отношения внутри трибы, основанные на сравнительной морфологии. Сделана филогенетическая реконструкция на основе морфологических признаков и модель филогенетических отношений в трибе Helopini, полученная при анализе гена мышечного белка Mr20 (яДНК). Учитывая трудоемкость метода генетических маркеров, в дальнейшем необходимы дополнительные данные с использованием более обширного материала.

Следующая глава посвящена критическому анализу различных классификаций трибы Helopini начиная со второй половины XIX века. С учетом всех аспектов современных данных соискателем была предложена усовершенствованная классификация трибы (Nabozhenko, 2008).

Седьмая глава посвящена биогеографии. В главе представлено распространение трибы, подтриб, групп родов и родов, обсуждается состав фауны Helopini различных биогеографических царств, выделены центры разнообразия группы, выявлены исторические предпосылки современного распространения трибы. В Палеарктике представлено 40 родов из 49 (71 % мировой фауны), здесь же отмечена наибольшая степень эндемизма в трибе (76 % родов и 78 % видов).

В Старом Свете наиболее богатым видами является Средиземноморье, в меньшей степени Иран и Средняя Азия, в Новом Свете – горные области Центральной Америки. Центры родового обилия в Палеарктике – Северная Африка, Иберийский полуостров, Анатолия, Северный и Западный Иран, горы Средней Азии, тихоокеанская область Палеарктики. Распространение некоторых родов отражает историю формирования ландшафтов. Предковые формы трибы Helopini, вероятно, сформировались на распавшихся континентах и островах Лавразии, где и проходила начальная «островная» дифференциация группы.

Восьмой раздел диссертации связан с образом жизни и трофическими связями, а также с ландшафтно-биотопическим распределением. Выделяются обитатели лесных ландшафтов, альпийских и горно-степных ландшафтов, степей, пустынь, полупустынь и нагорно-ксерофитных ландшафтов, обитатели песчаных морских и речных побережий.

Также рассматриваются экологические преферендумы Helopini. Безусловно, диссертант не мог охватить большинство районов Кавказа и тем более Турции и Марокко. Вообще эта часть главы по экологии, с моей точки зрения, является лишней в диссертации. Она резко контрастирует с великолепной работой по систематике трибы мирового уровня. Безусловно, автор диссертации выполнил очень большую работу и ему было жаль выбрасывать из текста, он стремился обобщать все свои данные.

Возможность использования Helopini в лихеноиндикации описана в работе Набоженко с соавторами (Набоженко и др., 2017). К сожалению, в диссертации эта тема не раскрыта.

В конце работы представлен каталог жуков-чернотелок трибы Helopini мира с синонимией и распространением.

Имеется ряд замечаний по диссертации:

В автореферате не отражен раздел «6.3 Положение трибы Helopini в семействе Tenebrionidae».

В филогенетическом анализе отсутствует монотипичный род *Mamorina* из Марокко, хотя в каталоге жуков Палеарктики (Nabozhenko, Löbl, 2008) он отмечен в составе трибы Helopini.

Границы ареала Helopini в Афротропике не совпадают на рисунках 72 и 73.

Рисунок 73 «Распространение Helopini в Палеарктике и Индо-Малайском царстве»: должно быть в «Восточной Палеарктике».

Раздел «8.1 Ландшафтно-биотопическое распределение» описательный, желательно было сделать графические иллюстрации для наглядности.

В каталоге таксоны *Granulophanes*, *Microhedyphanes* и *Taurohelops* обозначены как «in litt.»; на самом деле они были описаны в период с 2013 по 2015 г.

Отмеченные замечания ни в коей мере не влияют на общую структуру выполненной работы.

Материалы изложены в 107 изданиях, в том числе в 67 статьях, опубликованных в журналах, рекомендованных ВАК РФ. Результаты доложены на многих конференциях, что свидетельствует о широком информировании автором научной общественности.

Автореферат отражает все основные положения и содержания диссертации.

Представленная к защите диссертационная работа Максима Витальевича Набоженко «Жуки-чернотелки трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) мировой фауны» основана на обширном материале, представляет законченное обобщение на мировом уровне, прекрасно иллюстрирована, с почти исчерпывающим анализом морфологии различных систем органов; она отвечает всем высоким требованиям, предъявляемым к

докторским диссертациям, что соответствует требованиям пп. 9-14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», а соискатель Максим Витальевич Набоженко достоин присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 энтомология.

Заведующий кафедрой экологии и  
систематики беспозвоночных животных  
Воронежского государственного университета  
доктор биологических наук, профессор

О.П. Негробов

Негробов Олег Павлович (специальность 03.02.05 энтомология)

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный университет»

Почтовый адрес: 394018, Воронеж, Университетская пл.1, медико-биологический факультет.

Электронная почта: negrobov@list.ru

Телефон: +7(473)2208290

