

ОТЗЫВ

**официального оппонента на диссертацию
НАБОЖЕНКО Максима Витальевича
«ЖУКИ-ЧЕРНОТЕЛКИ ТРИБЫ HELOPINI
(COLEOPTERA: TENEBRIONIDAE) МИРОВОЙ ФАУНЫ»,
представленной на соискание ученой степени
доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология**

Представленная к защите диссертация **Набоженко Максима Витальевича** полностью соответствует формуле специальности **03.02.05 – энтомология** в части: область науки, занимающаяся исследованием систематики и филогенеза, морфологии, метаморфоза, экологии и географии насекомых.

Жуки трибы *Helopini*, исследованию которых посвящена работа, относятся к многочисленному семейству *Tenebrionidae*, и в настоящее время насчитывают в мировой фауне 814 рецентных вида из 49 родов, образуя одну из наиболее многочисленных и распространенных групп чернотелок в Палеарктике и Неарктике. Представители трибы *Helopini* чаще всего бескрылы и малоподвижны, что делает их удобным объектом для фауногенетических исследований. Широкий спектр освоенных ландшафтов обуславливает полиморфность *Helopini* и делает их интересными для изучения жизненных форм. Несмотря на большой научный интерес к группе, их многочисленность и широкую распространенность, система трибы оставалась несовершенной. Типовые виды для многих надвидовых таксонов не были обозначены, в морфологическом анализе, используемом для таксономических построений, использовались только признаки наружного строения, в редких случаях – контуры наружных склеритов эдеагуса самца. При этом, применяемые методы монтирования и фиксации генитального аппарата, давали некорректные результаты и их было затруднительно использовать в детерминации и последующей классификации. Филогенетические отношения внутри трибы оставались неизученными. Палеонтологическая летопись была далеко неполной, что осложняло выбор модальности признаков в филогенетических реконструкциях. Филогенетические построения на основе генетических маркеров были фрагментарными. Трофические связи, суточная и сезонная активность, влияние экологических факторов на *Helopini*, их роль в экосистеме и занимаемые ими экологические ниши оставались фактически неизученными.

Таким образом, слабая изученность морфологии, экологии, распространения и фауногенеза *Helopini*, несовершенство классификации этой многочисленной группы и отсутствие обоснованных филогенетических

реконструкций не оставляют сомнений в **актуальности** выполненного фундаментального исследования, представленного к защите.

Цель исследования сформулирована автором следующим образом: усовершенствование системы трибы Helopini на основе обширного 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. Однако, анализируя полученные результаты, мы видим по сути создание новой системы трибы Helopini и построение первой адекватной филогенетической модели ее становления.

Соискателем совершенно логично сформулирован ряд **задач**, позволяющих достигнуть поставленной цели по мере их решения.

1. Обширный анализ строения имаго и личинок, аргументация модальности признаков, изменчивости и направлений трансформации для дальнейшего использования в филогенетических моделях и классификации.

2. Уточнение и анализ палеонтологической летописи жуков-чернотелок, в том числе и Helopini, определение этапов и направлений диверсификации Tenebrionidae и их основных причин; пересмотр состава ископаемых Helopini и других групп чернотелок; обоснование применения этих данных в филогенетических и эволюционных моделях; применение палеонтологических данных для целей филогении и систематики трибы Helopini.

3. Построение филогенетических моделей на основе признаков внешнего и внутреннего строения и генетических маркеров митохондриальной и ядерной ДНК, обоснование монофилии трибы и основных ее монофилетичных ветвей.

4. 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.

5. 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.

6. Выявление закономерностей ландшафтно-биотопического распределения Helopini, их трофических связей, сезонной и суточной активности, экологических предпочтений, границ экологических ниш и жизненных стратегий при совместном обитании таксонов, а также обоснование возможности использования Helopini в лихеноиндикации.

Научная новизна, теоретическая и практическая значимость исследования.

Результаты, полученные Максимом Витальевичем Набоженко в ходе его фундаментального исследования, поднимают на новый уровень знания о трибе Helopini, крупнейшей группе в составе семейства жуков-чернотелок. Получены новые теоретические знания об особенностях морфологии ее представителей, имаго и личинок, о филогенетических отношениях внутри трибы и эволюционных связях группы внутри семейства, о таксономии, систематике, особенностях распространения и фауногенеза, о роли в биотических сообществах.

На основе всеобъемлющего сравнительно-морфологического анализа имаго рецентных и ископаемых Helopini, а также идентифицированных личинок, впервые аргументировано выявлены основные направления трансформации признаков, определена их модальность для обоснованной реконструкции филогении.

Существенно уточнена и проанализирована палеонтологическая летопись семейства Tenebrionidae, включающая 121 ископаемый вид. При анализе строения древнейших палеогеновых Helopini внесены коррективы в филогенетические модели при выборе полярности признаков. Описано 8 новых ископаемых родов и 9 новых вымерших видов тенебрионид. Впервые показано, что современные трибы мезофильных лесных тенебрионид сформировались на самых ранних этапах эволюции семейства, что не соответствует существовавшей ранее эволюционной модели.

Получены оригинальные филогенетические модели с использованием морфологических признаков имаго и личинок, а также генетических маркеров, позволившие впервые дать комплексный анализ филогении Helopini.

Проведена ревизия Helopini в объеме мировой фауны. Изучен колоссальный натуральный материал из 41 научного центра и 16 частных коллекций по всему миру. Огромный материал собран самим автором в малоизученных с точки зрения населения Helopini регионах. Описано 105 новых для науки видов, новые подроды и роды, 61 таксон разного ранга синонимизирован. Такие результаты, как понимают все действующие систематики, невозможно получить без прекрасного знания группы в целом и это, безусловно, подтверждает уровень автора как одного из ведущих мировых специалистов в систематике чернотелок в настоящее время.

На основе морфологического анализа, с учетом филогенетических реконструкций, для трибы Helopini построена единая, впервые обоснованно сбалансированная классификация.

Изучено и проанализировано распространение представителей трибы, впервые выявлена предположительная область ее формирования. Показано, что распространение некоторых родов отражает историю формирования

ландшафтов, что имеет высокий интерес для палеогеографии и фауногенетических реконструкций.

Автором проведены масштабные экологические исследования. Впервые установлено, что большинство видов *Helopini* является основными потребителями кустистых и листоватых лишайников среди макробеспозвоночных в Северном полушарии, играя тем самым важнейшую роль во многих экосистемах. Эти данные могут быть применены в практике биомониторинга, для пересмотра и дальнейшего совершенствования методов лишайноиндикации. Выявлены не известные ранее трофические связи некоторых видов *Helopini*. Разработаны оригинальные методы учета численности, суточной и сезонной активности чернотелок.

Результаты представленной диссертации могут быть успешно использованы в учебных курсах лекций и на практических занятиях по энтомологии, зоологии беспозвоночных, биогеографии и экологии животных.

Достоверность результатов исследования **подтверждается** 107 публикациями М.В. Набоженко в рецензируемых изданиях, в том числе в известных зарубежных энтомологических журналах и в журналах, рекомендованных ВАК РФ. Достоверность полученных и опубликованных данных подтверждена независимыми рецензентами, ведущими специалистами по жукам-чернотелкам. Достоверность материала подтверждается его хранением в 41 крупном научном учреждении и 16 частных коллекциях, изображениями типовых экземпляров и их этикеток в статьях. Полученные автором данные по генетическим маркерам занесены в международную базу GenBank.

Основные положения работы были апробированы на многочисленных конференциях, съездах и совещаниях. Мировое научное сообщество имело возможность пошагово знакомиться с результатами многолетнего исследования Максима Витальевича и обсуждать их.

Положения, выносимые автором на защиту полностью освещены в главах диссертации. **Выводы обоснованы** и подтверждаются полученными в ходе исследования результатами изложенными автором в диссертации.

Диссертация оригинальна, содержит обширный фактологический материал и **представляет собой законченное научное исследование.**

Анализ структуры диссертации и ее содержания.

Диссертация состоит из введения, восьми глав, выводов, списка литературы и приложения. Основной текст занимает 314 страниц. Список литературы для 490 источников занимает 47 страниц. Основная часть (361 стр.) содержит 85 рисунков и 14 таблиц. В качестве приложения на 47

страницах представлен каталог жуков-чернотелок трибы Helopini для 814 валидных видов и подвидов.

В Главе 1. «История изучения трибы Helopini» автор представил подробнейший исторический очерк и дал анализ результатов исследований своих предшественников. Несмотря на большой интерес к группе и работу над ее таксономией многих известных энтомологов, следует признать, что система трибы Helopini оставалась недостаточно разработанной, не были зафиксированы столь необходимые для стабильности системы типовые таксоны для многих родов и подродов. Разные специалисты отдавали предпочтение разным классификациям, что, очевидно, в наибольшей степени связано со слабой доказательностью имевшихся систем.

Замечания. В этой главе хотелось бы обратить внимание на одно предложение: «Он [имеется в виду Яблоков-Хнзорян] описал вид *Hedyphanes corax* из Мегри (Яблоков-Хнзорян, 1957), который сам впоследствии предложил рассматривать в качестве синонима *Entomogonus amandanus* (Iablokoff-Khnzorian, 1964)». В этом предложении не совсем ясно – дана ссылка на работу Яблокова-Хнзоряна 1964 года или же он представлен в нем как автор вида *E. amandanus*. Полагаю, что Зоологический журнал именно поэтому настоятельно рекомендует в названиях видов не ставить запятую после фамилии автора перед годом описания, чтобы разделять названные выше моменты.

В Главе 2. «Материал и методы» показано, что в основу работы положены результаты оригинальных сборов и исследований автора за 18 лет и обширные материалы из 57 коллекций.

Замечания. Тут автору, на мой взгляд, следовало разделить научные учреждения, которых 41, а не 57, как указано в диссертации, и частные коллекции (их, соответственно, 16). Тем более, что все мы знаем, некоторые частные коллекции заметно богаче, по конкретным группам, чем музейные собрания и их значимость в таксономических исследованиях бывает ничуть не меньше.

Автор использовал в своих исследованиях как классические методы, так и самые современные. Например, филогенетический анализ с использованием морфологических признаков был сделан методом максимальной парсимонии в программах RAUP 4.0 и TNT, а кладограммы визуализированы в Mesquite. В альтернативных филогенетических моделях автор использовал генетические маркеры первой субъединицы цитохром-оксидазы *Cox1* мДНК и участок гена мышечного белка *Mr20* яДНК, филогенетический анализ проводился им в программе RAUP 4.0.

Представлены автором в этой главе информация и об оригинальных методах, использованных им для учета численности, изучения суточной и сезонной активности чернотелок.

Глава 3. «Морфологический очерк» занимает целых 102 страницы. Полагаю, что трудно даже представить более тщательный морфологический анализ, чем тот, который предлагает нам автор. Подробно описаны не только отделы тела имаго, но и брюшные защитные железы, сенсорные органы.

Интересным является вывод автора при рассмотрении строения антенн некоторых видов, малоподвижных и зачастую остающихся много поколений подряд на одном дереве. У этих видов самцы не имеют более развитого по сравнению с самками сенсорного аппарата на антеннах – у них нет проблем с поиском партнера, он находится рядом.

Заслуженно много внимания уделено строению внутренних брюшных сегментов и генитального аппарата самца. Проанализированы пути дивергенции внутри трибы. Впервые, как я понимаю, подробно изучены генитальный аппарат самки и половые протоки. Выявлено, что половые протоки имеют многочисленные отклонения от общего плана строения и использовать их в классификации нужно с осторожностью. Заслуживает внимания вывод автора о том, что увеличение внутреннего объема сперматеки в трибе *Helopini* связано с длительностью периода размножения; у видов с длительным периодом размножения и многоэтапным созреванием половой продукции канал сперматеки устроен гораздо сложнее, чем у видов с коротким периодом размножения и созревания яиц.

Следует отметить, что подробнейший морфологический анализ позволяет автору обосновано использовать признаки в дальнейших филогенетических построениях и классификации. При этом, Максим Витальевич неоднократно делает акцент на том, что морфологические признаки нужно использовать для филогенетических реконструкций осторожно, некоторые из них адаптивны (например, окраска, блеск), о чем говорит сходство признаков у видов из разных групп внутри трибы, обитающих в сходных условиях. Считаю такие выводы положительной стороной работы, так как зачастую некоторые авторы увлекаются изучением жизненных форм, пытаются использовать их в таксономии.

Подробно проанализированы и прекрасно иллюстрированы сенсорные органы покровов *Helopini*. Это позволяет автору сделать вывод о монофилии трибы – наличие уникальных среди всех чернотелок сенсорных органов на надкрыльях. Показано, что наиболее сложный специализированный сенсиллярный комплекс имеют представители родов, обитающих в биотопах, характерных для горных ландшафтов Голарктики, с неустойчивыми суточными и сезонными температурой, влажностью и освещенностью.

Одним из результатов, сформулированных в данной главе можно считать вывод автора о том, что географическая и внутривидовая изменчивость в трибе *Helopini* выражены хорошо и это привело к появлению многочисленных синонимов (в качестве примера упомянуто, что 4 вида *Nedyphanes* с Кавказа, были описаны под десятью различными названиями).

Изменчивость наблюдается в размерах и пропорциях тела, форме пронотума, скульптуре, микроскульптуре и пунктировке поверхности тела; у некоторых видов очень изменчивы цвет и блеск тела; весьма изменчиво

количество и расположение зубцов на внутренней стороне голени самцов у представителей родов *Cylindrinotus*, *Microdocnemis* и *Odocnemis*. Автором определены наиболее стабильные диагностические признаки – форма парамер, бакулей пениса и VIII стернита самца, структура эпиплеврона.

Проанализировано автором строение и преимагинальных стадий *Helopini*. Несмотря на то, что на сегодняшний день известны личинки всего для 16 видов из 10 родов и куколки для 3 видов из 3 родов, анализ их строения способствует пониманию системы трибы.

Замечания. На стр. 143 автор употребляет термин «скрытый образ жизни». В данной интерпретации уместнее говорить о «скрытом образе жизни» – тайном образе жизни не обнаруживающих себя жуков, так как термин «скрытый» более употребим к описанию характера человека – не склонный делиться переживаниями, намерениями, неоткровенный и т.п.

Глава 4. «Палеонтологическая летопись *Tenebrionidae*». Автором представлена наиболее полная на этом этапе изученности палеонтологическая летопись всего семейства чернотелок. Многие в ее познании сделано самим Максимом Витальевичем.

Автором, в ходе исследования данных палеонтологической летописи, доказано несоответствие реконструкций гипотетического предка в предшествующих работах других специалистов. Оно состоит в том, что предполагаемый предок, согласно многочисленным морфологическим работам и филогенетическим моделям, имеет признаки, характерные для лагриоидной ветви, в наибольшей степени для *Velopini*. Однако, как показывают исследования автора, древнейшие тенебриониды относятся к тенебриоидной линии и лишь отчасти соответствуют признакам, указанным для лагриоидного предка. При этом, несоответствие предполагаемого предка *Tenebrionidae* и ископаемых может быть связано как с неверной интерпретацией анцестральных признаков, так и с недостатком ископаемого материала. Сделан обоснованный вывод, что если руководствоваться монофилией *Tenebrionidae*, диверсификация этого семейства на основные ветви подсемейства протекала на самых ранних этапах эволюции чернотелок.

Глава 5. «Филогения трибы *Helopini*». К моменту завершения исследования, представленного к защите, для *Helopini* имелась только одна основанная на признаках морфологии предварительная филогенетическая модель (ее авторы прямо на это указали). Имелись отдельные публикации филогеографических моделей для некоторых групп внутри трибы с использованием генетических маркеров. Отмечается, что, например, в филогенетической модели мексиканских коллег, в которой использовалось 67 морфологических признаков для 30 видов из 9 родов, не было представлено обоснование выбора модальности признаков, что привело к ее неверной интерпретации, а в ряде случаев признаки вообще приводились ошибочно.

Автором получены новые оригинальные филогенетические модели на основе морфологических признаков для всех родов трибы с использованием различных программ. Всего было использовано 97 признаков (имаго и личинок). В филогенетическом анализе использовались преимущественно бимодальные признаки и в ряде случаев полимодальные. Модальность признаков аргументирована с учетом морфологии рецентных групп и с учетом строения ископаемых таксонов.

В предлагаемой оригинальной модели четко выделяются две ветви трибы *Helopini*: подтриба *Cylindrinotina* (монофилетичная) и кластер *Helopina* + *Eporopina* (также монофилетичный). С учетом представленных филогенетических отношений и комплекса признаков *Assanthopus* выделены в отдельную подтрибу *Eporopina*, что вполне оправданно.

При обсуждении филогенетических реконструкций на основании генетических маркеров автором сделано очень важное замечание о том, что «Немногие сведения, которые хранятся в системе GenBank, непригодны, так как таксоны определяли неспециалисты и непонятно, какие виды могут скрываться под названиями». В результате сделан вывод о том, что для улучшения системы трибы можно учитывать данные реконструкции на основе генетического маркера *Mr20*, но целесообразнее учитывать и результаты модели на основе морфологических признаков. Такая классификация по обоснованному мнению автора на данный момент является наиболее сбалансированной. Считаю положительным вывод о том, что генетические маркеры пока не всегда дают исчерпывающее понимание филогенетических связей в системе жесткокрылых.

Глава 6. «Классификация трибы». В этой главе показано, что система трибы требовала кардинального пересмотра. Сложилась практика, при которой в различных регионах земного шара специалисты для трибы *Helopini* использовали одновременно четыре различных системы.

Автором проведена кропотливая, затратная по времени, но совершенно необходимая работа по обозначению типовых видов, особенно для подродовых таксонов, выявлению синонимии. Сформулированы и даны диагнозы – трибы *Helopini*, подтриб, групп и подгрупп родов.

В результате, для трибы *Helopini* построена единая сбалансированная классификация. На основе морфологического анализа и с учетом филогенетических реконструкций группа обосновано разделена на три подтрибы с группами родов внутри каждой.

Глава 7. «Географическое распространение трибы *Helopini*». Виды трибы *Helopini* распространены преимущественно в умеренной и субтропической зонах Северного полушария. Наибольшее число эндемичных надвидовых таксонов сосредоточено в Палеарктике. Показано, что подтриба *Helopina* обладает более широким ареалом, чем *Cylindrinotina*. Выявлены центры родового обилия в Палеарктике – Северная Африка (Атлас, Антиатлас), Иберийский полуостров, Анатолия, Северный и Западный Иран,

горы Средней Азии, тихоокеанская область Палеарктики. Интересно, что 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. Рассматривая исторические предпосылки современного распространения Helopini, Максим Витальевич делает обоснованные предположения о высокой роли голосеменных в распространении предковых форм Helopini.

Подробно описано и проиллюстрировано картографическим материалом распространение родов из подтриб Helopina, Cyldrinitina и Eoplorina.

Глава 8. «Образ жизни и трофические связи». Ранее данные об образе жизни Helopini были фрагментарны. Именно исследования автора в этой области можно назвать пионерными. Изучены сезонная активность и жизненный цикл, суточная активность, экологические предпочтения, трофические связи. Рассмотрены автором и адаптивные жизненные формы.

Значительная часть таксонов трибы Helopini обитает в хвойных (наиболее многочисленны) и смешанных лесах и редколесьях, где имаго, как правило, являются дендробионтами, личинки и куколки – педобионтами. Основываясь на данных экологических исследований, автор делает оригинальные выводы о том, что важнейшие преобразования в эволюции чернотелок трибы Helopini были направлены на адаптацию видов к условиям засушливых ландшафтов – многие таксоны сформировались именно при переходе из лесов в открытые ландшафты редколесий, степей и альпийских лугов, морских побережий, полупустынь и пустынь, при этом даже в условиях аридных ландшафтов многие Helopini не теряют связь с древесно-кустарниковой растительностью. Существенную роль, по мнению Максима Витальевича, в освоении различных ландшафтов чернотелками трибы Helopini сыграла тенденция к расширению или изменению пищевого спектра при трансформации природных экосистем, а также развитие преимагинальных стадий в почве, что избавило от привязки к старым деревьям с трухлявой древесиной.

Впервые показано, что одним из основных лимитирующих факторов для Helopini кроме температурного режима (а они являются термофобами) в высоких широтах является наличие или отсутствие кормовых лишайников кустистой или листоватой жизненных форм. Масштабные исследования трофических связей конкретных видов позволили значительно расширить наши знания об экологии Helopini в целом. Жуки в трибе Helopini, и это можно считать доказанным, являются преимущественно лишенофагами, лишь немногие ксерофильные группы перешли на растительную пищу. Причем лишенофагия достоверно установлена для большинства видов именно Максимом Витальевичем. Очевидно, что в свете широкого применения лишеноиндикации в экологических исследованиях, ее методы должны быть усовершенствованы, с учетом новых данных о представителях трибы Helopini.

Вынесенный в приложение Каталог жуков-чернотелок трибы Helopini дополняет текст диссертации, наглядно иллюстрируя сегодняшнее состояние системы данной группы, достигнутое стараниями автора.

Выводы, как уже было отмечено выше, **обоснованы** и подтверждаются результатами полученными автором и изложенными в диссертации.

Автореферат диссертации полностью соответствует ее содержанию.

Заключение.

Таким образом, диссертация Максима Витальевича Набоженко на соискание ученой степени доктора биологических наук является научно-квалификационной работой, в которой на основании выполненных автором исследований разработаны теоретические положения, совокупность которых можно квалифицировать как научное достижение, имеющее важное теоретическое и прикладное значение, что соответствует требованиям пп. 9–14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней» от 24.09.2013, № 842, а ее автор, Набоженко Максим Витальевич **заслуживает присуждения искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология.**

Гильденков Михаил Юрьевич

доктор биологических наук (03.00.09 – энтомология), профессор,
заведующий кафедрой экологии и химии
ФГБУ ВО «Смоленский государственный университет».
Адрес раб.: 214000, г. Смоленск, ул. Пржевальского 4, СмолГУ.
Адрес дом.: 214036, г. Смоленск, ул. Рыленкова, д. 42., кв. 135.
Тел. сот.: +7 920 301 43 32
E-mail: mgildenkov@mail.ru

Подпись Гильденков М.Ю.
удостоверяю. Нач.отдела кадров СмолГУ

