

ОТЗЫВ

на автореферат диссертации Максима Витальевича Набоженко
«Жуки-чернотелки трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) мировой фауны»,
представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 03.02.05 - энтомология

Объектом исследований М.В. Набоженко выбраны жуки-чернотелки трибы Helopini, обладающие довольно большим видовым разнообразием (в мировой фауне 814 видов из 49 родов). Преимущественно бескрылые, с личинкой, развивающейся в почве, Helopini оказались удобным объектом для фауногенетических исследований. Очевидно, что выбор М.В. Набоженко темы и объекта диссертационного исследования представляется актуальным и обоснованным.

Автором описано более 100 новых видов Helopini и 26 таксонов надвидового ранга (включая 2 ископаемых таксона), предложено около 150 новых комбинаций, 61 таксон синонимизирован. Обработанный материал хранится в 57 научных учреждениях и частных коллекциях Европы, Азии и Северной Америки. Проанализированы сведения, содержащиеся в 490 литературных источниках, ссылки на эти работы присутствуют в тексте.

Диссертация построена по традиционному плану, она состоит из 8 глав и приложения, включающего каталог жуков-чернотелок трибы Helopini мировой фауны.

Вводная часть содержит изложение истории изучения Helopini с конца XVIII века до настоящего времени. Отмечается существенный вклад отечественных энтомологов Г.С. Медведева, Н.Г. Скопина, С.М. Яблокова-Хнзоряна и А.В. Богачева, которые ревизовали среднеазиатских и закавказских Helopini, а также М.С. Гилярова с соавторами, впервые использовавших признаки личинок для систематики трибы.

Глава «Материал и методы» включает перечень источников материала, описание способов сбора и обработки жуков, а также характеристику использованных алгоритмов классификации и филогенетического анализа. Впечатляет объем изученного материала (более 8000 экземпляров имаго, из которых более 400 – типовые), изготовлено более 800 постоянных и временных препаратов крыльев, гениталий самцов и самок, а также половых протоков самок. Наряду с изучением морфологии, проведены также молекулярно-генетические, исследования на ядерной и митохондриальной ДНК. Важно отметить, что большая часть материала собрана автором самостоятельно в ходе многочисленных полевых экспедиций.

В главе «Морфологический очерк» представлен детальный морфологический обзор строения имаго, личинок и куколок, впервые выявлены признаки, имеющие важное таксономическое значение для построения сбалансированной классификации трибы. Установлено, что монофилия трибы Helopini поддерживается такими аутапоморфиями, как хелопоидный тип брюшных защитных желез и наличием целоконических сенсилл на надкрыльях. Наибольшее значение для высшей систематики трибы имеют наличие или отсутствие стридуляционного органа и шипов на передних бедрах, ширина эпиплевры, строение VIII внутреннего стернита, эдеагуса и половых протоков самки. Все многообразие строения эдеагуса у Helopini укладывается в 3 типа: эноплопоидный, налассоидно-цилиндриноидный и хелопоидный, соответствующие трем подтрибам (Eporlopina, Cyldrinoidea и Helopina). Группировки таксонов в подтрибе Cyldrinoidea, выделенные по

типу строения сперматеки, в целом соответствуют таковым по типу строения эдеагуса, с рядом переходных форм и модификаций. Эти выводы подтверждаются строением личинок (хелопоидный и цилиндриноидный типы).

В главе 4 представлена палеонтологическая летопись для отдельных ветвей и подсемейств Tenebrionidae, восполнены некоторые пробелы по трибе Helopini. Установлено, что древнейшими представителями семейства являются чернотелки тенебриоидной ветви, к которой относятся и Helopini. Находки из подсемейств Alleculinae и Tenebrioninae известны из поздней юры – раннего мела. Вместе с тем, в среднем и позднем мелу виды семейства не выявлены. В палеоцене впервые появляются чернотелки из триб Opatrini, Amarygmini, а также Helopini, уже обладающими чертами специализации, характерными для современных чернотелок этих групп. Подродовая структура многих родов оформилась к среднему эоцену.

В главе 5 «Филогения трибы Helopini» проведены филогенетические реконструкции на основании морфологических признаков и генетических маркеров. Использовано 97 признаков имаго и личинок. Для снижения влияния гомоплазий построены отдельные реконструкции для подтриб Helopina и Cyldrinothina. В качестве внешней группы использован род *Accanthopus* (подтриба Enothropina). В полученной модели трибы Helopini выделяются две ветви: подтриба Cyldrinothina и кластер Helopina с Enothropina, монофилия которых подтверждена. Налассоидные таксоны в составе Cyldrinothina оказались парафилетическими, с неясными филогенетическими отношениями между собой. В ряде случаев, по мнению автора, близость таксонов на кладограмме носит случайный характер, не отражающий родство между группами. Неясными представляются также филогенетические отношения между многими родами подтрибы Helopina. Нет существенных отличий между американскими родами *Coscinoptilix*, *Tarpela* и *Nautes* и японским *Nipponohelops*. Филогенетические реконструкции, полученные на основании генетических маркеров, во многом соответствуют модели на основе морфологических признаков, и поддерживают разделение трибы Helopini на Enothropina, Helopina и Cyldrinothina. Enothropina находится в базальном положении по отношению к подтрибам Helopina и Cyldrinothina. Установлено, что использование генетического маркера Mr20 дает адекватные результаты в обосновании выделения подтриб и для классификации подтрибы Helopina, тогда как для классификации «родственных» таксонов в подтрибе Cyldrinothina целесообразнее использовать морфологические признаки.

В главе 7 «Географическое распространение трибы Helopini» показано, что триба распространена преимущественно в умеренной и субтропической зонах Северного полушария. Большое число видов связано с Палеарктикой (349 видов) и Неарктикой (104 вида), существенно меньше их в Неотропике (52 вида), Афротропике (10 видов) и в Индо-Малайском царстве (4 вида). Отмечено, что распространение некоторых родов отражает историю формирования ландшафтов. Высказано предположение, что предковые формы Helopini формировались на распавшихся континентах и островах Лавразии, где и проходила начальная «островная» дифференциация группы.

В главе 8 «Образ жизни и трофические связи» автор подробно останавливается на ландшафтно-биотопическом распределении трибы и отмечает, что важнейшие преобразования в эволюции Helopini связаны с адаптацией к условиям засушливых ландшафтов. Многие таксоны сформировались при переходе из лесов в открытые ландшафты редколесий, степей, альпийских лугов, морских побережий, полупустынь и

пустынь. Однако, даже в условиях аридных ландшафтов, многие Helopini не теряют связь с древесно-кустарниковой растительностью. Экологические исследования М.В. Набоженко показали, что большинство Helopini представлено фотофобами, умеренными термофобами и гигрофилами. Установлено, что имаго большинства Helopini относятся к лихенофагам, обитающим преимущественно в хвойных и в меньшей степени в широколиственных лесах и редколесьях; некоторые ксероморфные таксоны в условиях полупустынь и пустынь перешли на фитофагию.

Следует отметить, что текст автореферата оформлен очень аккуратно. Из незначительных замечаний отметим лишь неясно сформулированные особенности системы Helopini по Алларду (Allard) в главе 6 на странице 22, а также опечатку в написании конфокальная микроскопия. Эти замечания ничуть не умаляют ценности работы.

С нашей точки зрения, диссертационная работа Максима Витальевича Набоженко представляет оригинальное научное исследование, выполненное на обширном материале с использованием новых подходов. Среди результатов работы — детальный каталог трибы Helopini мировой фауны. Положения, выносимые на защиту, отличаются новизной и способны повлиять на развитие таксономии Helopini в дальнейшем. Отдельно необходимо отметить вклад М.В. Набоженко в изучение других жесткокрылых: благодаря его сборам, значительно пополнена коллекция жуков-долгоносиков в ЗИН РАН, из них несколько видов описаны как новые для науки.

Текст автореферата соответствует содержанию диссертации. Положения диссертации опубликованы в 107 работах, 67 из которых вышли в свет на страницах журналов из списка ВАК.

Диссертационное исследование М.В. Набоженко соответствует п. 8 требований ВАК РФ, предъявляемым к докторским диссертациям, а его автор несомненно заслуживает присуждения ему искомой учёной степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 — энтомология.

Кандидат биологических наук
Старший научный сотрудник

Давидьян
Генрик Эдисонович

Федерального государственного бюджетного научного учреждения
Всероссийский научно-исследовательский
институт защиты растений (ФГБНУ ВИЗР)
Санкт-Петербург, г. Пушкин, 196608, шоссе Подбельского, д. 3,
Тел. +79046115195, e-mail: gvidian@yandex.ru

Доктор биологических наук
Русское энтомологическое общество,
Ростовское отделение
Ростов-на-Дону, 344092, аб/я 24,
Тел. +79085070053, e-mail: arz99@mail.ru

Арзанов
Юрий Генрихович

Подпись руки

Удостоверяю

Секретарь
директора

Косыгина



Арзанова Ю.Г.