

« УТВЕРЖДАЮ »

Директор
Федерального государственного бюджетного
учреждения науки Института эволюционной
физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова
Российской академии наук
доктор биологических наук



М. Л. Фирсов

«24» октября 2017 г.

О Т З Ы В

ведущей организации Федерального государственного бюджетного учреждения
науки Института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова
Российской академии наук на диссертационную работу Мусолина Дмитрия
Леонидовича

«ЩИТНИКИ (HETEROPTERA: PENTATOMOIDEA): РАЗНООБРАЗИЕ СЕЗОННЫХ
АДАПТАЦИЙ, МЕХАНИЗМОВ КОНТРОЛЯ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ И РЕАКЦИЙ
НА ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА»,

которая представлена на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 03.02.05 – энтомология.

Санкт-Петербург, 2017 г., 435 с.

Работа Д. Л. Мусолина представляет собой оригинальное законченное междисциплинарное фундаментальное исследование по специальности 03.02.05 – энтомология. По существу она является первым комплексным монографическим исследованием и обобщением огромного фактического материала, который накоплен к настоящему времени по надсемейству щитников (Pentatomoidea). Теоретическое и практическое значение этой группы насекомых общеизвестно и не требует особого представления. Щитники заселяют большинство пригодных для жизни сухопутных мест обитания в различных климатических зонах. Огромное большинство видов являются фитофагами. Ряд видов относится к серьезным вредителям сельского и городского хозяйства. Среди представителей этого надсемейства есть хищники, часть видов которых используется для биологического контроля численности сельскохозяйственных вредителей в условиях как закрытого, так и открытого грунта. Значение этой группы полужесткокрылых для теории и практики убедило автора в необходимости представленного исследования.

Об актуальности, новизне, теоретической и практической значимости представленной работы говорят результаты внешней отечественной и международной экспертизы, а также приглашение автора для участия в крупных исследовательских проектах: «Two-year Postdoctoral Fellowship for Foreign Researchers, Japan Society for the Promotion of Science» (1998), «Two-year Postdoctoral Fellowship for Foreign Researchers, Science and Technology Agency» (2001, Japan), «Long-Term Invitation Fellowship for Research in Japan, Japan Society for the Promotion of Science (2003), Грант РФФИ № 17-04-01486А «Взаимодействие инвазийных патогена и вредителя ясеней на стыке их вторичных ареалов на востоке Европы» (2017, руководитель); 2010–2013: ISEFOR: Increasing Sustainability of European Forests: Modelling for Security against Invasive Pests and Pathogen under Climate Change – an international research project (agreement 245268 ISEFOR) within the European Union Seventh Framework Programme FP7 2007-2013 (KBBE 2009-3); 2012–2016: COST Action (FP1103) Fraxinus dieback in Europe: Elaborating guidelines and strategies for sustainable management (FRAXBACK): Near Neighbour Country representative and Working group member; 2014–now: COST Action (FP1401) A global network of nurseries as early warning system against alien tree pests (Global Warning): Near Neighbour Country representative and Working group member.

Цель исследования Д. Л. Мусолина заключалась в осуществлении комплексного анализа и в систематизации разнообразия сезонных адаптаций, механизмов контроля сезонного развития и реакций на изменение климата у щитников надсемейства Pentatomoidea на основании собственных и многочисленных литературных данных.

Для достижения поставленной цели автор считал необходимым:

1. Экспериментально исследовать и систематизировать разнообразие сезонных адаптаций щитников.
2. Разработать типологию форм диапаузы щитников и проанализировать имеющиеся данные о диапаузе у представителей этого надсемейства.
3. Экспериментально исследовать и систематизировать разнообразие сезонных циклов щитников и реакций, участвующих в их формировании.
4. Экспериментально исследовать и систематизировать разнообразие реакций щитников на изменение климата.
5. На примере модели комплексно экспериментально изучить сезонное развитие щитников в условиях современного и потенциального изменения климата.

В итоге автор делает вполне обоснованные выводы и обобщения, которые заключаются в следующем:

1. Диапауза как особая форма физиологического покоя является важнейшей сезонной адаптацией щитников надсемейства Pentatomoidea. Она может быть приурочена к любой стадии развития, т. е. у щитников существуют три типа диапаузы: эмбриональная, личиночная и имагинальная (= репродуктивная). В пределах надсемейства наиболее распространённым типом диапаузы является имагинальная ($\approx 82\%$ всех исследованных видов с зимней

диапаузой); личиночная и эмбриональная зимние диапаузы встречаются среди щитников редко (соответственно, ≈ 11 и ≈ 7 % видов). У щитников также есть две формы диапаузы: факультативная и облигатная. Из исследованных щитников примерно у 63 % видов зимняя диапауза факультативная, тогда как у остальных 37 % она облигатная. Факультативная диапауза доминирует и у щитников с имагинальной диапаузой. Также у щитников диапауза делится на два сезонных класса: зимняя и летняя диапаузы. Всё это создаёт основу для значительного биологического разнообразия как отдельных сезонных адаптаций, так и циклов сезонного развития, реализуемых щитниками.

2. У большинства щитников среди экологических факторов, контролирующих индукцию зимней факультативной диапаузы, доминирующим (и по силе влияния, и по распространённости) является длина дня, хотя есть виды, для которых ведущим фактором индукции диапаузы является температура или качество пищи, а длина дня имеет второстепенное значение. Постдиапаузное развитие большинства щитников (независимо от типа диапаузы, её формы и сезонного класса) регулируется преимущественно температурой, длиной дня и наличием пищи.
3. Важное значение для сезонного развития щитников имеют такие сезонные адаптации, как летняя диапауза, сезонные миграции, формирование агрегаций, фотопериодическая регуляция скорости роста личинок, сезонный полифенизм (в первую очередь по окраске имаго). Качественные и количественные проявления ФПР контролируют большой набор физиологических, биохимических и поведенческих процессов — от индукции и терминации диапаузы до скорости роста личинок и полиморфизма. Такие широко распространённые среди других таксонов полужесткокрылых сезонные адаптации, как сезонный полиморфизм по размеру крыльев или степени развития крыловой мускулатуры, очень редко встречаются у щитников. Только у ограниченного количества видов щитников зарегистрированы такие сезонные адаптации, как забота о потомстве, сезонные вариации при распределении репродуктивных ресурсов, выборе растения-хозяина или выборе микростаций. Эти адаптации непосредственно не связаны с периодом зимовки, но являются важными элементами сезонного развития и/или репродуктивного цикла видов.
4. У щитников, распространённых в зоне умеренных широт и в субтропиках, тип, форма или сезонный класс диапаузы чётко не приурочены к определённым таксономическим группам в пределах надсемейства *Pentatomoidea*, т. е. эволюция их сезонных адаптаций не всегда соответствует филогенезу таксона.
5. Сезонный цикл локальной популяции того или иного вида щитников является не простой механической проекцией жизненного цикла вида на региональные климатические условия, а результатом длительной адаптации данной популяции к целому комплексу местных эколого-климатических условий, что проявляется в первую очередь в оптимальной временной приуроченности всех этапов жизненного цикла к тем сезонам года, в которые они могут наиболее успешно реализоваться и гарантировать стабильное сохранение и рост популяции.

6. Все гетеродинамные сезонные циклы щитников делятся на моновольтинные, поливольтинные (в том числе бивольтинные и тривольтинные) и многолетние (семивольтинные). При этом моновольтинизм может быть обусловлен включением в сезонный цикл как облигатной, так и факультативной диапаузы, или сочетанием двух диапауз разной природы. Среди проанализированных видов щитников подавляющее большинство имеют потенциально поливольтинный сезонный цикл с факультативной зимней имагинальной диапаузой, контролируемой ФПР длиннодневного типа, однако в реальных природных условиях умеренных широт лишь немногие виды щитников формируют более одного поколения за вегетационный сезон. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной диапаузы относительно редок в надсемействе щитников.
7. Специфический сезонный цикл свойственен не столько виду в целом, сколько отдельным его популяциям, и он полностью определяется условиями обитания именно конкретной популяции вида в локальных условиях. Использование терминов «поливольтинизм» или «моновольтинизм» применительно к виду не совсем корректно. В зависимости от комплекса условий (в первую очередь географического положения) популяции одного и того же вида могут быть в одних случаях моновольтинными, а в других — поливольтинными. Поэтому эти термины правомерно применять только в отношении сезонного цикла популяции в определенном регионе. Вид в целом допустимо характеризовать как потенциально поливольтинный, а моновольтинный — только в тех случаях, когда известно, что вид завершает одно поколение на протяжении всего своего ареала или экспериментально показано, что невозможно спровоцировать последовательное бездиапаузное развитие череды поколений без применения специальных методов и условий, не встречающихся в природе.
8. Реакции щитников и других таксонов насекомых на изменение климата очень разнообразны и разделены на шесть типов изменений — это изменение ареалов (1 тип), численности (2), фенологии (3), вольтинизма (4), морфологии, физиологии и поведения (5) и взаимоотношений с другими видами в сообществе (6).
9. Влияние потепления климата на насекомых осуществляется через изменение не только температуры, но и всего комплекса внешних условий, причём эти изменения неодинаковы на протяжении разных сезонов года. Растения-хозяева, конкуренты, хищники, паразиты и симбионты насекомых по-разному реагируют на сезонные изменения многих физических и биологических факторов среды — как индивидуально, так и в комплексном взаимодействии.
10. Неблагоприятный эффект повышенных температур у некоторых видов щитников может быть связан не столько с непосредственным воздействием резкого или хронического температурного стресса прямо на их личинок или имаго, сколько с подавлением жизнедеятельности облигатных симбиотических бактерий, населяющих их пищеварительный тракт (как это показано у *N. viridula*). Реакции на потепление климата бывают неожиданными и неоднозначными, особенно в регионах с жарким летом. Виды (или популяции)

из регионов с холодным или умеренным климатом обладают достаточной фенотипической пластичностью, чтобы выжить и успешно развиваться в условиях теплеющего климата, тогда как виды (или популяции), уже сейчас испытывающие стресс от высоких сезонных температур, имеют очень ограниченное «пространство для манёвра», поскольку испытываемые ими температуры уже близки к их верхним температурным порогам. Без реакции на генетическом уровне даже умеренное потепление подвергнет эти виды серьёзному физиологическому стрессу.

В результате экспериментальной работы автору удалось показать, что:

1. У щитников надсемейства *Pentatomoidea* существуют три типа (эмбриональная, личиночная и имагинальная [= репродуктивная]), две формы (факультативная и облигатная) и два сезонных класса (зимняя и летняя) диапаузы. У большинства видов зимняя диапауза факультативная, тогда как у меньшинства она облигатная. Большинство видов щитников зимуют на стадии имаго. Наличие трёх типов, двух форм и двух сезонных классов диапаузы создаёт основу для значительного биологического разнообразия как конкретных сезонных адаптаций, так и циклов сезонного развития, реализуемых щитниками.
2. У большинства щитников доминирующим экологическим фактором при индукции зимней факультативной диапаузы является длина дня, хотя есть виды, для которых таким фактором является температура или состав пищи, а длина дня имеет второстепенное значение. Постдиапаузное развитие большинства щитников (вне зависимости от формы диапаузы, её типа и сезонного класса) регулируется преимущественно температурой, длиной дня и наличием пищи.
3. Эволюция сезонных адаптаций щитников умеренных широт и субтропиков не всегда точно соответствует филогенезу таксона.
4. Гетеродинамные сезонные циклы щитников делятся на моновольтинные, поливольтинные (в том числе бивольтинные) и многолетние (семивольтинные). Подавляющее большинство видов щитников имеют потенциально поливольтинный сезонный цикл с факультативной зимней диапаузой, однако в реальных природных условиях умеренных широт лишь немногие виды образуют более одного поколения за вегетационный сезон.
5. Реакции щитников на изменение климата очень разнообразны и включают изменения ареалов, численности, фенологии, вольтинизма, морфологии, физиологии, поведения и взаимоотношений с другими видами в сообществе. Влияние потепления климата на сезонное развитие щитников проявляется комплексно и различается в зависимости от многих факторов.

Эти положения Д. Л. Мусолин и вынес на защиту.

Работа Дмитрия Леонидовича выполнена на обширном материале и как всякое экспериментальное комплексное мультидисциплинарное исследование чрезвычайно трудоемко. В работе использованы новейшие адекватные поставленным задачам методы и соответствующее оборудование. Ряд методов

оригинальны и разработаны Д. Л. Мусолиным. Важно, что основная часть результатов получена лично автором.

Основные материалы диссертации представлены и обсуждены на XXI (2000, Бразилия), XXII (2004, Австралия), XXIII (2008, ЮАР), XXIV (2012, Корея) и XXV (2016, США); на Международных энтомологических конгрессах: VI Европейском энтомологическом конгрессе (1998, Чехия), III (1998, Великобритания) и IV (2001, Россия); на Европейских симпозиумах по экофизиологии беспозвоночных, I (2005, Дания), II (2007, Новая Зеландия), III (2009, Япония) и IV (2011, Франция); на Международных симпозиумах по экологической физиологии холоднокровных животных и растений, I (1999, Япония) и II (2002, Чехия); на Международных японско-чешских энтомологических семинарах по сезонным адаптациям насекомых и клещей; на Международном симпозиуме по эволюционным и пластичным реакциям животных на температуру (2011, Эстония), II Международном конгрессе по биологическим инвазиям (2013, Китай), III Международном симпозиуме по биологическому контролю членистоногих (2009, Новая Зеландия), Международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (2011), XI (1998), XIII (2007) и XIV (2012), Съездах Русского энтомологического общества, 59-м (1999), 60-м (2000) и 67-м (2007), Ежегодных съездах Энтомологического общества Японии, 47-м (2003,) и 53-м (2008), Ежегодных съездах Японского общества прикладной энтомологии и зоологии, на Чтениях памяти профессора А. С. Данилевского (2010), VII (2013), VIII (2014) и IX (2016), на Чтениях памяти О. А. Катаева, на ежегодных отчетных конференция и семинарах в Университете города Осака (1998—2000), в Национальном сельскохозяйственном исследовательском центре по региону Хоккайдо (Япония, 2001—2005), в Киотском университете (Япония, 2005—2009), в Санкт-Петербургском государственном университете (2009—2012), на семинаре в Университете Стокгольма (2011), в Санкт-Петербургском государственном лесотехническом университете им. С. М. Кирова (2011—2016).

По теме диссертации опубликовано 100 печатных работ, в том числе 1 монография (Саулич, А. Х. Сезонное развитие водных и околотовных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) / А. Х. Саулич, Д. Л. Мусолин. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та. — 2007. — 205 с.), 4 главы в коллективных монографиях, 50 статей в журналах и сборниках (из них 31 статья в журналах из Перечня ВАК), а также 45 тезисов докладов (21 в материалах международных конгрессов, съездов и совещаний).

Диссертационная работа является итогом двадцатилетней работы автора. Исследования проведены на базе Лаборатории энтомологии СПбГУ, на базе заповедника «Лес на Ворскле» («Белогорье», Белгородская область), кафедре биогеографических наук Университета города Осаки (Osaka City University, Осака, Япония), в отделе агроэкологических наук Национального сельскохозяйственного исследовательского центра в регионе Хоккайдо (National Agricultural Research Center for Hokkaido Region, Саппоро, Япония) и в лаборатории экологии насекомых Киотского университета (Kyoto University, Киото, Япония).

Диссертация построена нетрадиционно и состоит введения, 7 глав, заключения, выводов, списка сокращений и условных обозначений, списка литературы, списка иллюстративного материала и трёх приложений.

В списке литературы приведено 770 источников, в том числе 675 на иностранных языках, включая японский язык. Основная часть диссертации изложена на 301 странице. Она проиллюстрирована 7 таблицами и 123 рисунками, число и содержание которых необходимо и достаточно для полноценного четкого восприятия представленных материалов. Общий объём диссертации (с приложениями) — 435 страниц. Литература охватывает примерно столетний период – с 1923 года (Butler, E.A. *Biology of British Hemiptera-Heteroptera* / E.A. Butler. — London : H.F. and G. Witherby, 1923. — viii + 682 p.) по настоящее время. Глубина, качество библиографического анализа, а также созданная автором и постоянно пополняемая база публикаций по сезонным адаптациям и сезонным циклам полужесткокрылых (около 5 000 публикаций) делает диссертацию полноценным справочником по исследуемой проблеме.

Во введении охарактеризована тема исследований, кратко проанализирована степень её разработанности, сформулированы цель и задачи представленной работы, изложена точка зрения автора на её возможную теоретическую и практическую значимость. Здесь же автор формулирует положения, которые он выносит на защиту, перечисляет, где и когда были обнародованы полученные результаты, представляет объём публикаций по теме, кратко описывает структуру и объём диссертации, пишет о личном вкладе в представленную работу и благодарит научного консультанта, коллег-энтомологов и семью за помощь и поддержку.

Глава 1 представляет собой общий обзор литературы. В первом разделе обзора даётся общая характеристика надсемейства щитников (Pentatomoidea) и характеристика 16 семейств. Второй раздел описывает современное изменение климата, его масштаб и имеющиеся прогнозы. В третьем разделе характеризуются категории реакций насекомых на климатические изменения: изменения ареалов, численности, фенологии, вольтинизма, морфологические, физиологические и этологические изменения, изменения межвидовых взаимоотношений. В четвёртом разделе рассматривается негативное влияние изменения климата на насекомых. Глава снабжена необходимыми иллюстрациями.

Глава 2 посвящена краткому описанию материалов и методов исследования. Подробно методики изложены в оригинальных публикациях, ссылки на них даются в соответствующих разделах диссертации. В работе приведены данные по исследованию 7 видов щитников: итальянский щитник *Graphosoma lineatum* L. и зелёный древесный щитник *Palomena prasina* L. (фитофаги), двузубчатый щитник *Picromerus bidens* (L.) (хищник-полифаг), подизус *Podisus maculiventris* (Say) (эндемик Северной Америки, хищник-полифаг), незара зелёная *Nezara viridula* (L.) (фитофаг), мраморный клоп *Halyomorpha halys* (Stål) (фитофаг) (все Pentatomidae) и клеверный клоп *Coptosoma scutellatum* (Geoffroy) (фитофаг) (Plataspidae). Таким образом в качестве основных объектов в работе

использованы два хищника-полифага и пять фитофагов. Одни из них являются российскими «аборигенами», а часть – «инородцами».

В работе использованы адекватные классические и современные методы и оборудование, соответствующие поставленным задачам. Классические лабораторные исследования экофизиологических адаптаций проведены по классическим методикам на базе лабораторного оборудования для экофизиологических экспериментов, основные принципы устройства которого были сформулированы в 1966 году Н.И. Горышиным (СПбГУ). Кроме того, ряд экспериментов проведён с использованием промышленных инкубаторов разных моделей (преимущественно — NK Systems, Осака, Япония). В работе использованы и методики квазиприродных исследований, в которых эксперименты проводили в садках, размещённых практически в местах обитания объектов с естественным фотопериодом, динамикой температуры и влажности (практически на «открытом воздухе») как в летний, так и в зимний периоды. Для исследования потенциального влияния изменения климата на развитие насекомых была разработана специальная методика и спроектирована экспериментальная установка. Опыты по этой методике проводили под открытым небом, используя экспериментальные режимы двух типов – квазиприродный и режим имитации потепления климата. Для определения современной северной границы ареала *N. viridula* в центральной Японии, в 2006–2007 гг. было проведено стандартное полевое исследование, «в процессе которого было обследовано шесть префектур в центральной Японии (Вакаяма и ближайшие к ней префектуры, расположенные на север и северо-восток), преимущественно прибрежные районы, подножия гор и холмов». Для исследования бактериальных симбионтов *N. viridula*, в том числе для изучения влияния стерилизации поверхности яйцекладки на рост личинок, количественной оценки симбиотической кишечной фауны при содержании *N. viridula* в квазиприродных и стрессовых условиях использованы современные микробиологические методики, принятые для анализа её генетического материала, использовано адекватное оборудование и программное обеспечение.

Главы с третьей по седьмую представляют собой «наномонографии» с обзорами литературы, многочисленными библиографическими ссылками, с изложением материалов и методов, с собственными данными автора, с общим анализом литературных и собственных данных и с вполне обоснованными заключениями автора.

В главе 3 «Зимняя диапауза в сезонном цикле полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea)» охарактеризованы три фазы развития щитников – преддиапауза, диапауза и постдиапауза (по: Košťál, 2006). Показано, что у щитников наличие трёх типов (эмбриональная, личиночная и имагинальная), двух форм (облигатная и факультативная) и двух сезонных классов (зимняя и летняя) диапаузы создаёт основу для значительного биологического разнообразия как отдельных сезонных адаптаций, так и циклов сезонного развития. В этой главе автор анализирует многочисленные примеры качественных и количественных проявлений ФПР, обсуждает «свойства

чувствительной к длине дня стадии развития, пакета фотопериодической информации, температурного оптимума проявления ФПР и т.п.» Он делает вывод, что главным фактором, контролирующим наступление зимней диапаузы щитников, служит длина дня. При этом отмечает, что есть виды, для которых ведущими факторами индукции диапаузы являются температура или качество пищи. Постдиапаузное развитие регулируется преимущественно температурой, длиной дня и наличием пищи. Здесь же автор рассматривает особенности диапаузы самцов и самок.

В главе 4 «Сопряжённые с диапаузой сезонные адаптации полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea)» рассмотрены разнообразные адаптации, которые непосредственно не связаны с зимовкой, но в целом повышают способность щитников выживать и размножаться в условиях среды с ярко выраженной сезонностью климата. Здесь рассматривается роль миграций, агрегаций, фотопериодической регуляции скорости роста личинок, генетического и экологического полиморфизма, сезонных изменений окраски тела имаго, личинок и вызывающих их абиотических факторов среды, сезонных изменений формы тела. Отдельно рассматривается роль летней диапаузы. Особо упоминаются такие важнейшие сезонные адаптации некоторых щитников, как забота о потомстве, сезонные вариации при распределении репродуктивных ресурсов, выборе растения-хозяина или выборе микростаций.

Глава 5 «Сезонные циклы полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea)» посвящена обсуждению и сравнению гомодинамного и гетеродинамного типов сезонного развития. Особенно подробно в ней рассматриваются формы гетеродинамного сезонного цикла, в котором различают моновольтинизм, поливольтинизм, а также семивольтинизм, и даются их характеристики. Здесь обсуждаются возможности адаптации к новым условиям у инвазионных видов щитников. В конце главы делается общий вывод о том, что «этот раздел экологии насекомых (исследования сезонных циклов насекомых и их регуляции) ещё далёк от желаемого уровня изученности».

В главе 6 «Сезонное развитие полужесткокрылых (Heteroptera) в условиях изменения климата» предлагается разделить реакции насекомых на изменение климата на 6 категорий и приводится их анализ. Отдельно оценивается возможность прогнозирования изменений развития под действием изменяющихся климатических условий. В результате автор приходит к заключению, что «насекомые будут испытывать на себе влияние потепления (*похолодания, прим. рец.*) климата через изменение не только температуры, но и всего комплекса меняющихся внешних условий, причём эти изменения не будут одинаковыми на протяжении всех сезонов. Растения-хозяева, конкуренты, хищники, паразиты и симбионты *также будут вынуждены (прим. рец.)* реагировать на сезонные изменения многих физических и биологических факторов среды как индивидуально, так и в комплексном взаимодействии». Очевидно, «что эти соображения делают прогнозирование последствий ... любого изменения внешних условий ... трудно предсказуемым».

В главе 7 «Реакция настоящего щитника *Nezara viridula* (Pentatomidae) на изменение климата» изложены результаты многолетнего мониторинга и большой серии полевых и лабораторных экспериментов, целью которых было определение реакции широко распространённого щитника *N. viridula* на изменение климата в центральной Японии. В этом разделе работы даётся общая история его распространения из Эфиопского региона Африки на другие континенты. Обсуждается смещение северной границы ареала и его причины, излагаются результаты экспериментального исследования возможного влияния изменения климата на зимовку и репродукцию (выживаемость имаго зимой и весной, постдиапаузная репродукция), влияния изменения климата на фенологию и параметры жизненного цикла (личиночное развитие, размер и физическое состояние имаго, окраска имаго). Отдельный раздел отведен описанию результатов трёх экспериментов, в которых автор исследовал потенциальное влияние изменения климата на бактерий-симбионтов *N. viridula*. Подитоживая результаты всех трёх проведённых экспериментов, автор приходит к заключению, что «высокие субоптимальные температуры (30.0 и 32.5 °C) могут подавить облигатных бактериальных симбионтов *N. viridula*, тем самым косвенно повреждая хозяина и вызывая целый набор симптомов патологического развития». С другой стороны здесь же он отмечает, что аналогичные результаты («повреждение» организма хозяина) были получены при «благоприятной» температуре 25 °C вследствие применения антибиотика (рифампицина) для подавления бактериальной флоры щитника. Это приводит автора к заключению о правомерности первой из двух высказанных гипотез, а именно: «субоптимально высокие температуры в первую очередь сказываются на уязвимых облигатных симбионтах, и их подавление закономерно приводит к появлению симптомов патологического развития у хозяина». (Содержание второй гипотезы заключалось в предположении, что «субоптимально высокие температуры в первую очередь влияют на хозяина и, как следствие, нарушают физиологию хозяина, оказывая негативное влияние на население симбионта»).

Далее следуют разделы «Заключение», «Выводы», «Список сокращений и условных обозначений», «Список литературы», «Список иллюстративного материала» и три «Приложения».

Автореферат диссертации написан по схеме близкой к классической, а его содержание соответствует содержанию диссертации. Все основные положения работы опубликованы в рецензируемых изданиях.

Мы считаем, что Д. Л. Мусолин безусловно решил поставленные задачи, достиг поставленной цели а основные выводы работы обоснованы и соответствуют представленному экспериментальному материалу. Следует признать, что сделать такое заключение удалось не сразу после прочтения, а в результате тщательного «препарирования» текста этой обширной фундаментальной работы.

К общим можно отнести следующие замечания, которые носят редакционный или рекомендательный характер. Стиль написания работы и ее структура ближе всего к стилю монографии, а не диссертации. Хотелось бы увидеть более четкую группировку выводов, связанных с методическими достижениями автора, с его экспериментальными результатами и общетеоретическими заключениями. Работа приобрела бы большую ясность и четкость, если бы автор не писал к каждому разделу отдельный литературный обзор, не обсуждал и не комментировал каждую группу своих результатов в каждом подразделе в сравнении с литературными данными. Нам кажется, что было бы полезно написать общее обсуждение, возможно из нескольких частей. Кроме того, было бы важно более четко обосновать выбор семи основных объектов исследования часть из которых фитофаги, а часть хищники, одни аборигены, а другие занесены из других областей. Интересно было бы, если это возможно, сравнить физиологические параметры островной и материковой фауны щитников. Очевидно, что в диссертации разрабатываются две важнейшие, безусловно связанные между собой, проблемы – одна, связанная с циклами и диапаузой (Главы 3–5), и другая – с влиянием изменений климата (Главы 6 и 7). Можно предположить, что работа выиграла бы, если бы автор нашел в себе силы и представил свои исследования и заключения только по одной из них. Судя по представленному обширному материалу по каждой проблеме, этого было бы вполне достаточно для полноценной диссертации на соискание учёной степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология.

Кое-где в текстах диссертации и автореферата встречается узкоспециальный жаргон, есть некоторые неточности, немногочисленные опечатки и неудачные выражения. Например, в тексте диссертации (Список литературы) в четырёх ссылках не указан год издания: Estrella, N., Sparks, T.H., Menzel, A. (Global Change Biology); Faúndez, E.I., Carvajal, M.A. (Journal of Medical Entomology); Strathdee, A.T., Bale, J.S., Block, W.C., Coulson, S.J., Hodkinson, I.D., Webb N.R. (Oecologia); Whittaker, J.B., Tribe, N.P. (Journal of Animal Ecology).

Как следует из текста отзыва, основные замечания не затрагивают выводов, которые соответствуют поставленным задачам и вполне обоснованы. Работа в целом написана простым языком, отлично иллюстрирована, логична. Недостатки, перечисленные в отзыве, носят в основном редакционный характер и не касаются существа работы. Актуальность, её теоретическая ценность и практическая значимость не оставляют сомнений.

Материалы диссертации и основные выводы могут найти применение в практике научных исследований, в курсах лекций по физиологии, биохимии, биофизики, энтомологии, таких научных и учебных учреждений как ФГАОУ ВПО К(П)ФУ (Казань), СПбГУ (Санкт-Петербург), МГУ им. М. В. Ломоносова (Москва), ЗИН РАН (Санкт-Петербург), ИЭФБ РАН (Санкт-Петербург), ИФ РАН (Санкт-Петербург), ИБР (Москва), СПбГЛТУ (Санкт-Петербург), ВИЗР (Санкт-Петербург) и др. Они могут быть полезны как полноценный справочный материал, а также могут быть использованы в практической энтомологии.

Судя по содержанию диссертации, автореферата и публикаций автора, тематика исследования соответствует профилю Диссертационного Совета Д 002.223.01, созданного на базе ФГБУН Зоологический институт РАН.

Таким образом по актуальности проблемы, объему, новизне и достоверности полученных результатов, по научно-методическому уровню, теоретической и практической значимости исследование «Щитники (Heteroptera: Pentatomoidea): разнообразие сезонных адаптаций, механизмов контроля сезонного развития и реакций на изменение климата» соответствует всем требованиям ВАК Российской Федерации, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология, а ее автор – Дмитрий Леонидович Мусолин заслуживает присуждения искомой степени доктора биологических наук.

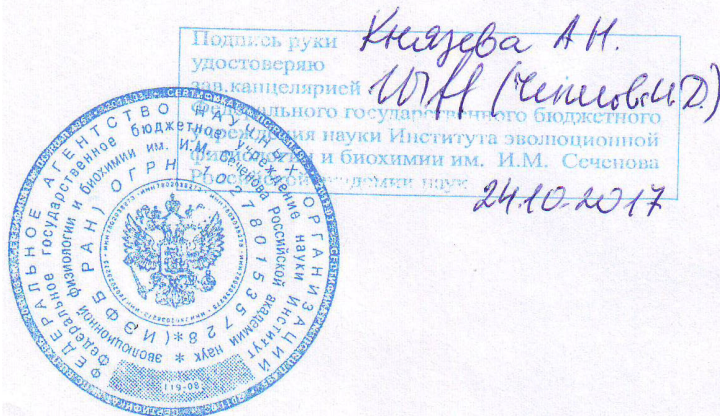
Отзыв заслушан, обсужден и утвержден на совместном заседании лабораторий эволюции органов чувств и сравнительной физиологии сенсорных систем ФГБУН ИЭФБ РАН, протокол №5 от 10 октября 2017 г.

Заведующий лабораторией сравнительной физиологии
сенсорных систем Федерального государственного
бюджетного учреждения науки

Института эволюционной физиологии и биохимии
им. И. М. Сеченова Российской академии наук,
с. н. с., к. б. н.

А.Н. Князев

Санкт-Петербург, 10 октября 2017 года



Князев Александр Николаевич
194 223 Санкт-Петербург,
пр. Тореца, д. 44
007 812 552 79 01
ank50@mail.ru