

ОТЗЫВ

официального оппонента доктора биологических наук, профессора З. А. Федотовой на диссертационную работу Ильи Александровича Гаврилова на тему: "Морфологические, цитогенетические и онтогенетические основы систематики псевдококцид (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) Палеарктики", представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология

Диссертационная работа И. А. Гаврилова представляет собой достойное монографическое исследование очень слабо изученного семейства кокцид. Интерес к мучнистым червецам (Pseudococcidae) усилился с 1960-х годов, о чём свидетельствует опубликование серьезных работ по фауне и зоогеографии псевдококцид в различных регионах мира, а также массовое описание таксонов видового, родового и надродового рангов. Значительный вклад в изучение псевдококцид Палеарктики был внесён соискателем, который является автором ревизий крупных родов мировой фауны и соавтором монографий по псевдококцидам Палеарктики. Богатый материал, накопленный почти за 100 лет истории изучения данного семейства, а также собственные исследования автора, создали основу данного обзорного исследования, которое необходимо для следующего этапа изучения псевдококцид. Представленная работа соответствует современному состоянию изученности псевдококцид и даёт представление о перспективах её изучения.

Актуальность исследования. Мучнистые червецы, являясь самым крупным семейством кокцид в мировой фауне (2200 видов), наиболее широко представлены в Палеарктике. Не смотря на высокую степень изученности, богатая фауна псевдококцид Палеарктики до настоящего времени не была обобщена и ревизована, в отличие от фаун ориентального, австралийского, неарктического и неотропического регионов. Из-за трудностей, связанных с определением псевдококцид, работы по фаунистике, экологии и биоконтролю проводились в основном в масштабах ограниченных территорий. Проблемы, связанные со слабой изученностью морфологических признаков, степенью их изменчивости и оценкой их таксономического значения, отсутствие определительных таблиц по многим группам удалось решить только при изучении обширных материалов. Изучение псевдококцид, хранящихся в коллекциях ЗИН РАН, помогло решить поставленные задачи. Анализ диагностических признаков, позволивших отвергнуть непригодные признаки ввиду их индивидуальной изменчивости, описание многочисленных новых родов и более сотни новых видов из разных регионов Палеарктики, а также работа над вопросами надродовой систематики псевдококцид как палеарктической, так и мировой фаун представляют основу данной диссертационной работы. Уровень изученности мучнистых червецов Палеарктики достиг такого состояния, когда дальнейшее их изучение становится невозможным без обработки и обобщения накопленных знаний. В связи с необходимостью ревизии семейства с использованием современных методов изучения и анализа признаков, актуальность проведенного исследования не вызывает сомнений.

Цель исследования состояла в проведении широкого сравнительного морфологического анализа мучнистых червецов в рамках общей таксономической ревизии семейства Pseudococcidae Палеарктики и разработка на этой основе системы родов и групп родов.

Задачи исследования поэтапно раскрывают поставленную цель. Включают сбор материалов из регионов, слабо представленных в коллекции ЗИН РАН, изучение типовых материалов видов, описанных из различных регионов Палеарктики; ревизии таксономического разнообразия на уровне родов и видов псевдококцид и их изменчивости; разработку усовершенствованной системы псевдококцид; построение модели филогенеза на основе морфологических данных и имеющихся сведений по цитогенетике и репродуктивной биологии.

Научная новизна диссертационной работы весьма значительна и не вызывает сомнения. Работа представляет собой крупное обзорное исследование, которое по значимости соответствует достижению мирового уровня. Автором впервые проведена общая таксономическая ревизия палеарктических псевдококцид с включением описаний и определительных ключей для 72 родов и 497 видов, а также предложена схема родственных отношений основных родов и групп родов псев-

дококцид мировой фауны; предложена новая терминология и классификация трубчатых воскоотделяющих желез кокцид. Впервые подготовлены и опубликованы каталог и обзор хромосомных чисел и генетических систем для кокцид мировой фауны и для всей филогенетической ветви кокциды – тли. Установлено, что хромосомные составляющие могут служить дополнительными таксономическими признаками высших таксонов – Aphidococca, семейств и подсемейств внутри подотрядов Aphidinea и Coccinea. Впервые показано, что облигатное полное яйцеживорождение является плезиоморфным признаком Pseudococcidae.

Теоретическое и практическое значение работы обусловлены особенностями морфологии, таксономии, изменчивости и фаунистики отдельных групп кокцид, которые были скрупулёзно проанализированы автором при решении фундаментальных и прикладных задач, поставленных в работе. Опубликованные определительные ключи являются основой для практического определения псевдококцид Палеарктики, работ по изучению вопросов биоразнообразия, формирования локальных фаун и разработки мероприятий по выявлению карантинных видов и проведения работ по защите растений. Новые данные по цитогенетике и репродуктивной биологии имеют общебиологическое значение. Установлено, что система родов палеарктической и мировой фауны псевдококцид включает 19 монофилетических групп, которые могут использоваться в качестве самостоятельных триб. Значительный практический и теоретический интерес представляет оценка апоморфных и плезиоморфных состояний хромосомных признаков, которые позволили создать модель филогенетических отношений в семействе псевдококцид и открыли перспективы их изучения на современном уровне.

Диссертационная работа вносит существенный вклад в познание семейства псевдококцид палеарктической и мировой фаун, а автор заслуживает уважения за трудолюбие, организованность и объём совершенной работы, основанной на оригинальных материалах, изучении богатейших коллекционных фондов по мучнистым червецам и обобщения данных, накопленных кокцидологами к настоящему времени.

Личный вклад соискателя в работу представляется очень значительным, что явилось результатом чрезвычайной активности и высокой квалификации исследователя. Автором описано 4 новых для науки рода и 25 новых видов, установлены новые синонимы ранга семейств, родов и видов, а также таксономические комбинации. Для 156 видов изготовлены новые тотальные рисунки.

Результаты исследований опубликованы в 53 статьях (30 из них в рецензируемых научных изданиях из списка ВАК РФ) и двух монографиях. При подготовке представленной к защите работы автор сделал много подготовительной скрупулёзной и трудоёмкой работы, обработав все палеарктические виды, неизвестные с территории бывшего СССР из крупных родов, а также большую часть олиготипных и монотипных родов. Данная работа была бы невозможна без поддержки очень многих коллег, оказавших поддержку автору при сборе полевых материалов, поиску псевдококцид в музеях мира и помощь в предоставлении этих материалов для обработки. В работе были использованы современные методы, как при сборе и монтировке материала, так и при его обработке, в том числе и с использованием генетических методов. Не ясно, какие программы были использованы для обработки материалов методом кластерного анализа.

Содержание диссертации соответствует поставленной цели и задачам, хорошо продумано, рационально разделено на главы и подглавы и подробно освещает все полученные результаты. Каждая из глав представляет самостоятельную оригинальную разработку, интересную как отдельное исследование, так и в комплексе с другими главами, представляющими основу для дальнейших исследований.

Структура и объём диссертации. Диссертация изложена на 647 страницах текста и включает введение, 7 глав, выводы, список литературы из 752 публикаций (606 на иностранных языках) и трех приложений. Диссертация включает 3 таблицы и 64 рисунка.

В главе 1 «История и современные проблемы систематики псевдококцид» освещены взгляды автора на причину слабой изученности и малой популярности этой группы у специалистов и трудности ее изучения.

В главе 2 «Материалы и методы» критически обсуждаются различные проблемы, связанные с применением и комплексным использованием различных методов классической систематики и

молекулярного кладизма в систематике кокцид. Особо подчеркивается важность работы с живым материалом и необходимость изучения изменчивости при установлении валидности таксонов, установлением границ между видами, а также проблемы, связанные с восстановлением таксонов из синонимов.

Даны очень подробные методики фиксации, препарирования и окраски кокцид при изготовлении препаратов, а также ссылки на дополнительные методики. Эти методики успешно применялись автором при изучении способов размножения, генетических систем и кариологии кокцид. Особенно ценно, что при их описании приводятся комментарии автора по более точному применению этих методик с указанием тонких особенностей, установленных на основании личного опыта соискателя. Обсуждены методы приготовления препаратов хромосом кокцид с использованием лактоацетоорсеина и ацетокармина и его преимущества перед другими, а также применения семенников и дробящихся эмбрионов.

Основу диссертационной работы составляет глава 3 «Морфология», где приводится подробная характеристика всех морфологических признаков псевдококцид, многие из которых установлены автором впервые. Проанализированы проблемы, связанные с изучением псевдококцид, причина которых кроется в особенностях биологии и слабой изученности самцов. По подсчетам автора, среди почти пяти сотен видов псевдококцид палеарктической фауны самцы известны не более чем для 30 видов из 20 родов, что составляет около 6 % видового разнообразия. По этой причине систематика группы основана в основном на признаках взрослых самок. При описании отдельных частей и органов тела псевдококцид автором обсуждаются некоторые актуальные проблемы, по которым у специалистов пока не было общего мнения. По большинству из этих вопросов Илья Александрович излагает собственную точку зрения, основанную на доказательствах, заслуживающих внимания. Особенно обстоятельно анализируются таксономические признаки. Приводятся оригинальные представления автора о происхождении и функциональном значении брюшных устьиц, особенностях их строения и разнообразия у различных систематических групп псевдококцид. По каждому из обсуждаемых признаков оценены их апоморфные и плезиоморфные состояния. При описании анального аппарата псевдококцид выявлены особенности его строения у аридных обитателей. Показано, что функциональная необходимость сложных структур, окружающих анальное отверстие, объясняется образом жизни и характером пищи кокцид. Особый интерес представляет описание и классификация восковых желез, строение и расположение которых являются важнейшими диагностическими признаками в систематике мучнистых червецов и кокцид в целом. В некоторых случаях, при обсуждении разнообразия и происхождения отдельных структур представлены убедительные обоснования ведения новой терминологии или их классификации. Например, выделены псевдоцерарии и мамелоны (стр. 39, 40). Все обсуждаемые структуры сопровождаются подробным описанием в их сравнительном аспекте и иллюстрациями.

Глава 4 «Цитогенетика» рассматривает вопросы строения хромосом, имеющих голокинетический тип, и генетические системы псевдококцид. Хромосомные числа ($2n$ от 8 до 64) к настоящему времени установлены примерно для 130 видов из 47 родов, что составляет около 6 % от общего числа видов мировой фауны. В Палеарктике – 7% (40 видов из 23 родов). Автором представлен полный обзор видов мировой фауны, для которых получены такие данные, которые объединены в три генетические системы. Установлено, что у некоторых видов внутривидовая изменчивость хромосомных чисел определяется наличием добавочных или В-хромосом. Факультативный партеногенез, который чаще встречается у псевдококцид, связан с их специфическим образом жизни. Самцы оплодотворяют только тех самок, которые находятся снаружи колонии. Неоплодотворенные самки размножаются партеногенетически. На основе сравнительного анализа хромосомных чисел и генетических систем псевдококцид и других семейств кокцид, а также близкородственных групп тлей автором впервые были выделены плезиоморфные и апоморфные цитогенетические признаки псевдококцид и всего подотряда Coccinea. Известны хромосомные числа всего для 6 % псевдококцид. Не обсуждается вопрос: корректно ли распространять эти данные на всех Coccinea. Не ясно, на основании каких программ или эмпирическим путём построены филогении кокцид на рис. 7. Основные плезиоморфии – относительно низкие модальные числа хромосом и личиночный мейоз. Выявлены состояния тотального педогенеза у тлей и неотении у кокцид (стр. 55). Домини-

руют апоморфии: физиологическое определение пола; гетерохроматизация части хромосомного набора; формирование двух функциональных спермиев вместо четырех из каждой четырехъядерной сперматиды.

В главе 5 «Особенности индивидуального развития» показано, что развитие самок псевдококцид не отличается от такового у большинства кокцид других семейств и происходит по типу эпиморфоза. У псевдококцид своеобразен характер начальных этапов эмбрионального развития (двухзиготное развитие, сходное с двойным оплодотворением цветковых растений. Основу исследования автора составляли вопросы распространенности живорождения и яйцеживорождения у кокцид, у которых не выявлено истинного или псевдоплацентарного живорождения, характерного для тлей. Приводятся разнообразные признаки, по которым можно диагностировать наличие яйцеживорождения у псевдококцид. Вероятно, всех псевдококцид следует считать яйцеживородящими, так как они на стадии эмбриогенеза обладают развитым хорионом и запасом собственных питательных веществ (вверху стр. 59). Внизу этой стр.: ... полностью облигатно яйцеживородящей является группа рода *Allomutinosoccus*, судя по отсутствию у всех ее представителей трубчатых и многоячеистых желёз, необходимых для продуцирования яйцевого мешка.

Фраза на стр. 60. Полное облигатное яйцеживорождение во всех примитивных родах, а также у предполагаемой, предковой для псевдококцид группы – *Phenacoleachiidae*, ... можно с уверенностью говорить о плезиоморфности яйцеживорождения у *Pseudococcidae*. Далее это положение опровергается. В эволюции же кокцидно-тлевой ветви в целом ситуация, вероятно, была обратной. От яйцекладущих предков, обладающих развитым яйцекладом, произошли факультативно яйцеживородящие, а затем облигатно (яйце)живородящие кокциды и тли. Если принять брюшное устье мучнистых червецов за рудимент марзупия, то происхождение облигатно яйцеживородящих мазурпальных монофлебин представляется вполне логичным [?]. Полное отсутствие брюшных устьиц и марзупия не обсуждается, хотя именно такие состояния могли бы быть плезиоморфными, поскольку указанные новообразования можно было бы рассматривать как морфофункциональные адаптации к яйцеживорождению. Не обсуждаются экологические аспекты, например, неблагоприятные условия среды, которые могли бы привести к появлению яйцеживорождения. Причины данного явления широко обсуждаются автором со ссылками на публикации, касающиеся этих вопросов. Рассмотренные далее примеры яйцеживорождения у других насекомых подкрепляются примерами нормальной откладки неразвитых яиц до начала их дробления. Вероятно, именно это состояние признаков является плезиоморфным. Причем, автор согласен с представлениями многих исследователей о многократном и независимом происхождении живорождения в ходе эволюции у многих животных.

Трудно согласиться с утверждением, что переход к живорождению (стр. 63) невыгоден с эволюционной точки зрения, так как сопровождается резким снижением числа потомков. Напротив, хорошо известно, что педогенез, отмеченный и у псевдококцид, ведёт к увеличению числа потомков, смещению функции размножения на стадию личинки, а также появлению различных редуций в строении отдельных частей тела. У кокцид – это утрата или сокращение числа воскоотделяющих желез на теле кокцид.

Очень сильной стороной данной главы является обзор случаев яйцеживорождения, отмеченных у насекомых разных групп, и сравнение их особенностей с результатами собственных исследований по тотальному яйцеживорождению у псевдококцид. Хотя глава во многом носит дискуссионный характер, Илья Александрович очень чётко определил проблемные стороны вопроса, связанные с местом псевдококцид в филогенезе *Coccinea* в целом.

В главе 6 «Классификация и филогения» очень глубоко и комплексно рассматриваются вопросы возникновения псевдококцид и их отдельных систематических групп в процессе эволюции с учетом материалов, обсужденных в предыдущих главах. Очень подробно освещена история становления и развития классификации псевдококцид. Освещены вопросы критического отношения автора к ряду классификаций, предлагаемых разными авторами, а также множеству различных названий, использовавшихся для отдельных таксонов. Весьма доказательными представляются обоснования автора по отклонению названия отряда *Hemiptera* Linnaeus, 1758 в пользу *Arthroidignatha* Spinola, 1850 и предложения по его возрождению. В процессе обсуждения валидности Но-

мортера автором уточнены надежно подтвержденные синапоморфии: структура сцепного аппарата крыльев, наличие полей восковых желез и фильтрационной камеры пищеварительного тракта, а также способность к выделению медвяной росы. Дискуссионным остается неприятие парафилетических таксонов, в отношении которых автор аргументированно выражает собственное мнение. Обосновано выделение 19 рецентных семейств кокцид, хорошо разделяемых (без перекрываний) по морфологическим признакам в противовес к попыткам других авторов выделить более 50 семейств в мировой фауне (36 рецентных). Интересны представления Ильи Александровича и его доводы в пользу самостоятельности Margarodidae в ранге семейства.

Автор подчеркивает, что сложность при реконструкции филогенеза псевдококцид и кокцид в целом связана с невозможностью применения опыта и данных филогенетической работы по другим группам хоботных насекомых, так как большинство морфологических признаков кокцид являются личиночными признаками (при полном метаморфозе самцов), а не имагинальными и при этом во многом уникальными, так как отсутствуют в какой-либо другой группе насекомых. Отсутствует морфологическая однородность внутри родов мировой фауны и дискретность этих родов. В работе преимущественно проанализированы признаки самок. Предлагаемая схема родственных отношений основана на анализе голарктических родов и групп родов и крупных родов мировой фауны. Особый интерес представляют роды ориентальной фауны, так как этот регион, судя по богатству и разнообразию форм следует считать центром происхождения псевдококцид. Очень подробно, с детальным анализом установленных апоморфных и плезиоморфных признаков, представлена реконструкция филогенеза псевдококцид на уровне установленных автором групп родов. Большинство базальных линий псевдококцид связано с наиболее архаичным родом *Puto*. Упрощенный вариант схемы 9a в виде схемы 9b не совсем корректный, так как показывает филогенетическое происхождение последующей группы родов от предыдущей, упрощая связь их с общим предком. Так же не точны выражения, часто встречающиеся в тексте. Например, ...от видов *Hypogeococcus* с малым числом церариев легко можно предположить возникновение двух южнопалеарктических родов *Adelosoma* и *Trabutina*; для этого достаточно лишь утраты последней пары церариев (стр. 88). Очевидно, речь идёт о происхождении этих родов от общих предков с видами *Hypogeococcus* (но почему – не с ...родом *Hypogeococcus*).

Более точное отношение автора к особенностям филогении, систематики и видообразованию у псевдококцид выражено в следующем заключении (стр. 94): «... многие родовые группы и почти все крупные рода псевдококцид представляются нам парафилетическими, так как от них происходят или легко могут быть выведены по морфологическим или иным признакам все остальные, более мелкие и монотипные рода. Подобное положение дел ... мы считаем ... совершенно естественным в рамках эволюционного подхода к филогении и систематике, так как все живые организмы возникают в природе от вполне конкретных **предковых групп**, а не от неизвестных и обязательно исчезнувших (в кладистической методологии) **таксонов**».

Глава 7 «Система родов и родовых групп псевдококцид Палеарктики» содержит описание родовых групп, определительную таблицу этих групп и определительные таблицы родов, входящих в эти группы, и включают ключ видов рода *Puto*. К сожалению признаки, включенные в тезы и антитезы родов, не иллюстрированы. Диагнозы не всех родов сопровождаются рисунками, и только одного вида. В замечаниях, которые приводятся следом за диагнозами родов, даны предложения автора по возможной синонимии или новым комбинациям, акцентируется внимание на особо значимые признаки, представлен объем видов.

К сожалению, выводы работы, которые должны соответствовать поставленным задачам, очень слабо отражают её богатое содержание.

В выводе 1 указано, что ряд признаков ... непригодны для таксономических целей в связи с многочисленными доказанными нами примерами внутривидового варьирования этих признаков. Возможно, эти данные есть в опубликованных статьях, но в тексте диссертации указанные доказательства ни в количественном, ни в качественном отношении специально не анализируются и нет рисунков, по которым можно было бы оценить такую изменчивость. Границы изменчивости (задача 5) на примере групп видов на существенном, необходимом для этого количестве изученных экземпляров, в тексте работы нами не обнаружены. В определительных таблицах отвергаемые

признаки часто используются (количество члеников усиков, число церариев и др.). Выводы 3, 4 и 5 очень дробные и касаются частных проблем систематики отдельных групп псевдококцид, которые не были заявлены в задачах. Вывод 6 о выявлении облигатного живорождения у псевдококцид не полностью отражает содержание шестой задачи по изучению дополнительных (неморфологических) признаков в области цитогенетики и репродуктивной биологии, которые были бы полезны для целей систематики, хотя эти сведения использовались в реконструкции филогенеза псевдококцид. Существенные закономерности, обнаруженные автором в процессе цитогенетических исследований, описанию которых посвящена значительная часть текста диссертации и опубликованных статей, в выводах лишь только перечислены, без указания их роли в реконструкции филогенеза. Вывод о закономерностях, выявленных в результате реконструкции филогенеза (задача 7), отсутствует.

В тексте работы были выявлены ещё некоторые неточности, которые не имеют принципиального значения, но, возможно, помогут автору при подготовке рукописи к изданию.

Первое упоминание об экологии псевдококцид и их пищевой специализации приводится лишь на 9 стр. автореферата. Все обширные сведения по этим вопросам включены в приложение 2, но в тексте они почти не обсуждаются.

Не понятны аргументы автора о полном игнорировании триб в работе и отказе автора от поиска аналогов среди известных триб для выделенных им групп родов.

Масштаб изученного материала (по количеству экземпляров из разных районов исследования) виден только из приложения 2, но не из содержания главы 2 «Материалы и методы исследования». В изученном материале следовало указать число видов, для которых изучен типовой материал, объём дополнительного впервые изученного материала, и количество видов, впервые отмеченных для Палеарктики. Из текста работы не ясно, существует ли в настоящее время каталог псевдококцид Палеарктики или монографии, опубликованные автором, являются самым первым полным обзором по фауне Палеарктики.

Не понятна критика автором работ предшественников, которые выделяли трибы на основании изучения узколокальных фаун без анализа мировой фауны. В действительности, определение материала и описание таксона любого ранга предполагает, что специалист знаком с системой группы и имеет представление о мировом разнообразии. Так же заслуживают дополнительного изучения обилие семейств (3), родов (21) и видов (95), которых автор предлагает рассматривать в составе синонимов на основании морфологических и частично генетических исследований, не анализируя их трофические и зоогеографические связи.

В тексте есть неудачные предложения и выражения : « ...сем. Pseudococcidae ... в последние десятилетия почти не фигурирует при описании новых для науки видов, тогда как новые виды псевдококцид постоянно описываются даже из такого хорошо изученного региона как Европа (стр. 8-9 автореферата)».

Присутствуют противоречивые утверждения (стр. 14). «Особое внимание ... уделено родам ориентальной фауны, так как этот регион, судя по богатству и разнообразию форм, вероятно, следует считать центром происхождения псевдококцид. Фауны неотропической, афротропической и австралийской областей, помимо ряда общих с Голарктикой и/или ориентальной областью родов, формально изобилуют многочисленными монотипическими или олиготипическими эндемичными родами. Однако значительная часть этих родов, судя по их оригинальным описаниям и рисункам, не имеет принципиальных отличий от морфологически сходных (и ранее описанных) родов из северного полушария». Из второго предложения не видна оригинальность ориентальной фауны и ее значительная эндемичность. Состав фауны по зоогеографическим областям в работе не рассматривается, поэтому предыдущее утверждение кажется голословным.

Чрезвычайно важное и интересное приложение 2 «Сравнительно-морфологические описания видов» насыщено сведениям по трофическим связям, распространению и современному состоянию изученности псевдококцид с указанием материала, который удалось исследовать автору. К сожалению, эти данные не были проанализированы в диссертационной работе.

