

ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

на диссертационную работу Гаврилова Ильи Александровича
«Морфологические, цитогенетические и онтогенетические основы систематики
псевдококцид (Homoptera: Coccinea: Pseudococridae) Палеарктики»,
представленную на соискание учёной степени доктора биологических наук по
специальности 03.02.05 - энтомология

Диссертационная работа посвящена таксономической ревизии семейства псевдококцид, мучнистых червецов (Homoptera: Coccinea: Pseudococridae), в объеме фауны Палеарктики и решению неразрывно связанных с ней проблем морфологии, филогении и эволюции семейства.

До последнего времени в научной литературе отсутствовал таксономический обзор всей палеарктической фауны псевдококцид, обеспечивающий дальнейшее продвижение решения вопросов теоретического характера и прикладных вопросов, связанных с диагностикой многочисленных вредителей в составе семейства. В связи с этим актуальность проведённых диссертантом многолетних исследований и подготовки им обобщающей работы, прежде всего, в таксономическом отношении сомнений не вызывает.

При достижении этой цели диссертантом были разработаны оригинальные диагнозы всех валидных таксонов родового и видового рангов. Разработаны и модернизированы определительные ключи. Выполнен детальный анализ диагностических морфологических признаков с выявлением и указанием границ их изменчивости. Особое внимание диссертант уделил поиску дополнительных признаков для построения системы исследуемой группы, выявлению возможностей реконструкции филогенеза на основе морфологических данных, а также имеющихся сведений по цитогенетике и репродуктивной биологии.

Новизна научных достижений, положений и выводов, содержащихся в диссертации несомненны. Автором, одним и в соавторстве с

коллегами, описаны как новые для науки 4 рода и 25 видов; установлено более ста новых синонима различного ранга – от видового до ранга семейства, семейства, 87 новых таксономических комбинаций.

В значительной степени усовершенствована вся система семейства псевдококцид с использованием новых таксономических признаков, в том числе кариологических и эмбриологических, разработана филогенетическая схема с использованием признаков различного уровня. В целом, весь комплекс полученных диссертантом результатов, представляет собой крупный вклад в разработку вопросов систематики, эмбриологии, цитогенетики и филогении обширного, сложного и важного семейства равнокрылых хоботных насекомых.

Учитывая тот факт, что в состав исследованного диссертантом семейства входит ряд вредителей сельского хозяйства, ряд полученных им результатов, несомненно, будет весьма полезным в практическом отношении. К ним относятся, в первую очередь разработанные и усовершенствованные определительные ключи и диагнозы таксонов всех рангов, иллюстрированные качественными оригинальными рисунками.

Диссертантом изучены огромные материалы Зоологического института РАН, включая собранные им самим в различных регионах Палеарктики и за её пределами, материалы коллекций ряда других отечественных и зарубежных музеев. Учитывая ту тщательность их обработки и анализа, которая ощущается во всех разделах диссертации, опубликованных статьях и монографии, необходимо отметить, что достоверность полученных результатов сомнений не вызывает.

Все исследования, результаты которых отражены в диссертации, выполнены лично диссертантом. Они отражены в опубликованных статьях И.А. Гаврилова и его двух монографиях в серии «Фауна России и сопредельных стран». При этом личный вклад диссертанта в разработку научной проблемы и – основной, а в подготовку диссертации – абсолютный. При проведении всех исследований диссертант, в целом, обработал и проанализировал огромный фактический материал, репрезентативность которого очень высока.

Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, списка литературы и двух приложений.

Глава 1 «История и современные проблемы систематики псевдококцид» и глава 2 «Материалы и методы» содержат традиционно обязательные сведения, достаточно объемные и в полной мере соответствуют основному содержанию диссертации.

В главе 3 «Морфология» И.А. Гаврилов приводит очень подробное описание как общего строения тела и его отделов, так и микроструктур. Оно дает не только полное представление об организации этих своеобразных насекомых, но и возможность энтомологу и специалисту по защите растений изучить детали строения для полноценной идентификации видов. Особое значение в этой главе имеют описания, основанные на международной терминологии, восковых желез и других микроструктур (шипов, церариев) и их классификации, сопровождаемые оригинальными схематичными рисунками. Эти схемы обеспечивают полное их понимание и практическое использование.

Глава 4. «Цитогенетика» посвящена анализу чисел хромосом, и генетических систем у кокцид, сравнительному анализу особенностей мейоза и спермиогенеза у кокцид и тлей. При этом диссертанту впервые удалось выделить плезиоморфные и апоморфные цитогенетические признаки псевдококцид и всего подотряда Coccinea, такие как модальные хромосомные числа, физиологическое определение пола, гетерохроматизация части хромосомного набора, формирование двух функциональных спермиев, вместо четырёх, личиночный мейоз. Эти признаки в качестве дополнительных диссертант вполне успешно использовал для выяснения филогенетических взаимоотношений групп родов исследуемого семейства. Правда, с учётом того, что хромосомные числа к настоящему времени установлены всего лишь для 6% от общего числа видов мировой фауны псевдококцид, возможности использования цитогенетических признаков при построении филогенетической схемы следует пока считать ограниченными. Кроме того, положение о том, что низкие модальные числа хромосом ($2n = 8, 10, 12, 18$) представляют собой

плезиоморфию *Pseudococcidae* и всего подотряда *Coccinea*, приведено без достаточно убедительных доказательств.

В главе 5. «Особенности индивидуального развития» отражены диссертант большое внимание уделяет особенностям эмбриогенеза псевококцид – «двухзиготному развитию», и яйцеживорождению, первую из которых можно рассматривать как уникальную. Однако крайне малое число видов (всего у пяти), у которых известно двухзиготное развитие, не позволяют сделать пока каких-либо выводов об их эволюционном значении.

В отношении же яйцеживорождения, учитывая широкую распространенность полного облигатного яйцеживорождения его среди во всех примитивных родах, а также у предполагаемой предковой для псевдококцид семейства *Phenacoleachiidae*, диссертант высказывается о плезиоморфности, первичности, этого способа размножения у *Pseudococcidae*. Хотя, как подчёркивает автор, в эволюции всей кокцидно-тлевой ветви ситуация, вероятно, была обратной, то есть, от яйцекладущих предков к яйцеживородящим, а затем к облигатно яйцеживородящим и живородящим кокцидам и тлям. Автор склонен рассматривать переход к яйцеживорождению и, последовательно, к живорождению как реализацию запасного пути эволюционного развития, актуального лишь в тех случаях, когда по разным причинам откладка яиц становится невозможной или плохо совместимой с новоприобретенными в ходе эволюции морфо-анатомическими особенностями. Но, в целом, как становится ясным из текста, к решению этого сложного эволюционного вопроса у диссертанта, за неимением пока достаточно обширного фактического материала и, соответственно, убедительной доказательной базы, пока существуют только подходы.

Глава 6. «Классификация и филогения», несомненно, – ключевая в диссертации, в которой в аккумулярованном виде нашли отражение результаты морфологических, цитогенетических и эмбриологических исследований.

Подробный критический анализ существующих классификаций и названий таксонов высшего ранга гемиптероидных насекомых, который диссертант дал в

разделе 6.1. «Таксономическое положение псевдококцид и номенклатура высших таксонов», представляет собой обоснование принятия кокцид и родственные группы хоботных насекомых в качестве подотрядов отряда Homoptera – Aphidinea, Coccinea, Aleyrodinea, Psyllinea, Cicadinea.

Точно также вполне обоснованным представляется принятие диссертантом в составе надсемейства кокцид (Coccoidea) 14 рецентных семейств, включая Pseudococcidae.

Вполне оправданным представляется детальный анализ таксономического положения рода *Puto* Signoret, которому диссертант посвятил целый раздел (6.2) этой главы с таким же названием. На основе критического анализа плезиоморфных, апоморфных и синапоморфных морфологических и молекулярных признаков, в том числе использовавшихся для выделения Вильямсом с соавторами (Williams et al., 2011) этого рода в самостоятельное семейство, диссертант убедительно доказывает правильность традиционного понимания *Puto* как несомненного представителя псевдококцид.

Точно так же в следующем разделе (6.3) диссертант подробно рассматривает и уточняет таксономическое положение некоторых групп родов в составе семейства.

В целом, детально рассматривая вопросы классификации семейства Pseudococcidae в разделах 6.2 и 6.3, диссертант приводит убедительные доводы, направленные на противодействие его необоснованного дробления некоторыми авторами.

Центральное место в этой главе занимает раздел 6.4. «Проблемы реконструкции филогенеза». Как сам диссертант отмечает, «Реконструкция филогенеза псевдококцид находится в настоящее время в зачаточном состоянии, так как отсутствуют основные необходимые условия для такой работы – морфологическая однородность внутри родов мировой фауны и дискретность этих родов». Тем не менее, он все же считает возможным и необходимым осторожно, с обоснованными оговорками предложить предварительную схему родственных отношений псевдококцид с близкими

группами и групп родов внутри семейства. Она основана на результатах анализа признаков голарктических таксонов родового и надродового рангов, а также других крупных родов мировой, преимущественно ориентальной, фауны, которые автор рассматривает как естественные. При этом в качестве наиболее древней и примитивной группы *Pseudococcidae* диссертант на основе предыдущего анализа признаков помещает основу в филогенетическую схему род *Puto*.

Изображённая и подробно описанная схема псевдококцид не имеет традиционного дихотомического вида, а сочетает в себе элементы дихотомии и политомии, что вполне оправдано, при существующем пока недостатке доказанных син- и аутапоморфных признаков таксонов и их групп. При этом сам диссертант, отмечает, что по некоторым признакам он не исключает гомоплазий (с. 94). Тем не менее, представленная схема даёт вполне отчётливую общую картину родственных взаимоотношений родов и их групп и адекватна разработанным диссертантом определительным ключам. Подробный анализ филогенетических взаимоотношений насыщен доказательствами обоснованности взаимного расположения ветвей этой схемы. Критический анализ деталей предложенной диссертантом схемы возможен только со стороны систематиков, специалистов по данной группе. Я бы только отметил, что, возможно, утверждение диссертанта на с. 94 о том, что «...многие родовые группы и почти все крупные рода псевдококцид представляются нам парафилетическими...», в будущем может быть и скорректировано. В принципе, в схему изначально заложена монофилия группы: в её основу положен конкретный род *Puto*, эволюционные преобразования признаков которого можно обнаружить чуть ли не во всех группах родов. Некоторые недостатки обсуждаемой схемы методического характера будут отражены в отзыве ниже.

Несомненно, диссертант внес очень большой вклад в усовершенствование системы семейства, о чем свидетельствуют определительные таблицы групп родов, родов, видов и диагнозы родов в главе 7, которые следует рассматривать

как абсолютно оригинальные или кардинально усовершенствованные по сравнению с опубликованными ранее. Представляется вполне обоснованным решение диссертанта об отказе выделения подсемейств в составе семейства ввиду множества отклонений в признаках видов в каждом из двух традиционно выделяемых подсемейств (*Phenacossinae* и *Pseudocossinae*). По-видимому, такое же решение принял диссертант и в отношении отсутствия необходимости выделения триб в составе семейства. Признаки, использованные И.А. Гавриловым в определительных таблицах таксонов всех рангов, достаточно чёткие и выразительные, обеспечивают возможность вполне уверенного определения таксонов. Иллюстрации, размещенные в приложении, выполнены на высоком профессиональном уровне.

Замечания

1. В главе 4 относительно низкие модальные числа хромосом ($2n = 8, 10, 12, 18$ (плезиоморфия *Pseudocossidae* и всего подотряда *Cossinea*) диссертант рассматривает как плезиоморфный признак. В то же время, известно, что у представителей таких специализированных отрядов, как *Mallophaga* и *Anoplura* также невысокие хромосомные числа ($2n=4-24$). В диссертации, на мой взгляд, не приведены убедительные доказательства того, что низкие модальные числа представляют собой плезиоморфное состояние признака, именно, в семействе *Pseudocossidae*.

2. При построении филогенетической схемы диссертант использовал для каждого таксона родового и надродового рангов всего лишь по одному синапоморфному признаку. При этом любой новый использованный признак для построения филогенетической схемы или для её усовершенствования, может «перечеркнуть» ранее использованный единственный признак. Поэтому целесообразнее было бы использовать, хотя бы для части групп родов, по два стабильных доказанных апоморфных признака, не обязательно морфологических и генетических. Кроме того, в узлах, кроме синапоморфий, можно было указать, с использованием существующих программ, с какой вероятностью выделяется та или иная ветвь.

3. В главе 7 диссертант обосновал отсутствие возможности и нежелательность выделения подсемейств в составе семейства. Однако такого обоснования игнорирования выделения триб им не дано. В то же время, судя по определительным ключам групп родов и их диагнозам, они большей частью вполне отчётливо различаются между собой.

4. В диссертации отсутствует зоогеографический анализ исследуемой фауны. Он и не «заложен» в тему диссертации. Соответственно, не отражён в содержании как глава или раздел. Однако краткое описание приуроченности родов к тем или иным частям Палеарктики, могло бы приблизить к решению важного вопроса о фауногенезе семейства в различных частях Палеарктики.

Указанные недостатки, скорее относятся к категории недоработок, которые диссертант в будущем, в процессе дальнейших исследований, несомненно, устранил.

Заключение.

Диссертационная работа И.А. Гаврилова выполнена на высоком научном уровне. Результатом работы является решение важной задачи актуального направления в решении проблем систематики, морфологии, цитогенетики, эмбриологии и филогении важного в теоретическом и практическом отношении семейства кокцид – мучнистых червецов (Homoptera: Coccinea: Pseudococridae). Приведенные результаты И.А. Гаврилова можно классифицировать как новые, обоснованные и имеющие большое научное и практическое значение. Диссертация написана доходчиво, грамотно и аккуратно оформлена. Автореферат соответствует основному содержанию диссертации.

Соискатель имеет 53 опубликованные работы; положения диссертации изложены в 30 статьях в рецензируемых научных изданиях из списка ВАК РФ и в двух монографиях.

Представленная диссертация «Морфологические, цитогенетические и онтогенетические основы систематики псевдококцид (Homoptera: Coccinea: Pseudococridae) Палеарктики» является завершённой научно-квалификационной работой, в которой на основании выполненных автором

исследований разработаны теоретические положения, совокупность которых можно квалифицировать как научное достижение.

Диссертация И.А. Гаврилова «Морфологические, цитогенетические и онтогенетические основы систематики псевдококцид (Homoptera: Coccinea: Pseudococridae) Палеарктики» соответствует пп. 9-11, 13, 14 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 г., а ее автор, Гаврилов Илья Александрович, заслуживает присуждения искомой ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология.

Профессор кафедры экологии и систематики
беспозвоночных животных ФГБОУ ВО
«Воронежский государственный
университет»,

доктор биологических наук

Голуб Голуб Виктор Борисович

22.09.2016 г.

Почтовый адрес: 394018 г. Воронеж,

Университетская пл., д. 1

e-mail: v.golub@inbox.ru

тел.: +7(473)2208796



федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
Воронежский государственный университет
(ФГБОУ ВО «ВГУ»)

подпись *Голуб В.Б.*

заверено *С.С. Смирнов* подлинность *22.09.2016*

подпись, расшифровка подписи