

Отзыв

на автореферат диссертации **Гаврилова Ильи Александровича**
«Морфологические, цитогенетические и онтогенетические основы систематики
псевдококцид (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) Палеарктики»,
представленной к защите на соискание ученой степени доктора биологических наук по
специальности 03.02.05 – энтомология

К защите представлена работа по одному из крупнейших семейств червецов, которое в фауне Палеарктики составляет основную долю видов кокцид. Эта группа включает большое число видов, вредящих полезным растениям и переносящих их болезни. Однако до последнего времени это семейство оставалось не охвачено общей таксономической ревизией. И.А. Гаврилов давно работает в области изучения палеарктических червецов, в том числе псевдококцид, он автор нескольких десятков публикаций по этому семейству, в том числе соавтор двухтомной монографии в серии «Фауна России», написавший для этого объемного труда основные общие главы, разработавший систему родов и родовых групп и обработавший 42 мелких рода и многие виды крупных родов.

В диссертации проведена общая таксономическая ревизия палеарктических псевдококцид, составлены описания и определительные ключи для 72 родов и почти 500 видов. Описаны 4 новых рода и 25 новых видов. Работа проиллюстрирована более чем 150 тщательно выполненными оригинальными тотальными рисунками. Диссертантом предложена схема родственных отношений основных родов и групп родов псевдококцид мировой фауны. Впервые установлены хромосомные числа и генетические системы для многих видов псевдококцид; впервые опубликован обзор хромосомных чисел и генетических систем для кокцид и тлей.

И.А. Гаврилов строит систему и филогению червецов на основе строения самок. При этом он широко использует модальные числа хромосом, механизм определения пола, характер спермиогенеза и мейоза и особенности индивидуального развития как дополнительные таксономические признаки высших таксонов, являясь одним из первопроходцев в этой области исследований.

Одно из достоинств рецензируемой работы – то, что ее автор придерживается не-кладистических взглядов и использует данные палеонтологии, что мне как палеонтологу особенно импонирует. Он признает естественность предковых (парафилетических) групп, считая таковыми многие рода и около половины родовых групп Pseudococcidae. К сожалению, по части филогенетики диссертант не всегда последователен и иногда сам себе противоречит. Например, вместо филогенетической схемы с овалами и стрелками (как в монографии 2014 г.) он изобразил в диссертации кладограмму (рис. 9а), где многие парафилетические рода разбиты на фрагменты, очутившиеся на разных, иногда далеких веточках древа. При этом рис. 9б диссертации – это упрощенный вариант именно схемы из монографии, а отнюдь не кладограммы (как сказано в подписи), ведь на нем для групп родов *Mirococcus* и *Metadenopus* дано по два варианта происхождения, а на кладограмме возможен только один.

Предлагая предварительное деление семейства на 19 групп родов, И.А. Гаврилов пишет, что они «могут использоваться в качестве самостоятельных триб» и что предлагавшиеся ранее названия триб распространения не получили. Здесь он явно лукавит. В пропущенной в диссертации статье, посвященной названиям группы семейства в псевдококцидах (Williams & Gullan, 2010), таких названий перечислено два десятка, большинство из них предложено классиками кокцидологии, и есть некоторое количество работ, в том числе свежих, где эти трибы обсуждаются. Зная, что на смену родовым группам должны прийти трибы, разумно было бы выбрать в качестве «титულных» типовые рода соответствующих триб. Диссертант поступил ровно наоборот: для трех групп родов (*Antonina*, *Niraecoccus*, *Trionymus*) предпочел старейшие родовые названия, а

для группы *Mirococcus* более позднее, хотя здесь-то типом трибы является старейший род *Ritsemia* – как будто нарочно стремился сделать систему родовых групп наименее похожей на систему триб.

И.А. Гаврилов пишет, что для мучнистых червецов до сих пор не было предложено ни аргументированной общей системы, ни филогенетической реконструкции. При этом он игнорирует работу Кайдана с соавторами (2015), посвященную филогении псевдококцид, по преимуществу палеарктических, в которой морфологическими и молекулярными данными обоснованы подсемейства *Pseudococcinae* и *Phenacoccinae* и трибы *Planococcini*, *Trabutini* и *Pseudococcini*.

Для естественного (в том числе по палеонтологическим данным) объединения кокцид и тлей диссертант использует название *Aphidococca* Kluge, 2010. Непонятно, почему этот таксон не встроен в общую систему хоботных насекомых, предложенную И.А. Гавриловым и Е.М. Данциг в 2012 г., и почему в этой системе колеоринхи получили статус отряда наряду с клопами, а 4 группы стерноринх и цикадовые остались подотрядами равнокрылых. Крайне сомнительны синапоморфии, приведенные для явно парафилетической группы *Hemiptera* (структура сцепного аппарата крыльев, наличие полей восковых желез и фильтрационной камеры).

Не следует со ссылками на работы 70-80х гг. писать, что наездники почти не паразитируют на ортезиоидах, и считать связь с наездниками синапоморфией неококцид – за последнее время число данных о паразитизме перепончатокрылых на ортезиоидах сильно выросло (Trjapitzin & Triapitsyn, 2006; Universal Chalcidoidea Database).

И.А. Гаврилов строит систему червецов только по признакам самок, а признаки самцов не рассматривает на том основании, что самцы изучены лишь для небольшого процента видов. Однако самки червецов личинкоподобны, многие их признаки сугубо адаптивны и должны быть весьма подвержены параллельным изменениям, в то время как самцы в гораздо большей степени сохраняют план строения имаго равнокрылых, их организация менее лабильна и потому более информативна для разграничения таксонов группы семейства. Построение системы червецов только по самкам, без учета самцов – явный перекокс, подобный преувеличению значения признаков личинок в макросистематике двукрылых.

Когда система, построенная по самкам, противоречит системе по самцам, диссертант вместо критики по существу прибегает к полемическим уловкам. Отрицая самостоятельность семейства *Rhizoecidae*, он пишет, что в определительном ключе К. Ходсона (2012) «признаки полностью перекрываются и никакого фактического противопоставления и дифференциального диагноза «семейства *Rhizoecidae*» по самцам, таким образом, нет». Упомянутый ключ включает 14 признаков, из них лишь некоторые сформулированы с оговорками («обычно», «часто», «иногда»), так что он весьма надежен и ничем не хуже ключа на с. 40 автореферата («Зубчик на коготке имеется; если зубчик отсутствует или слабо развит...»). И.А. Гаврилов приписывает Ходсону грубую ошибку – указание на наличие *ocelli* у червецов, тогда как утрата *ocelli* есть апоморфия всех кокцид. Однако этот устоявшийся термин используют все авторы, изучающие кокцидных самцов, хотя они прекрасно осведомлены о том, что *ocelli* червецов не гомологичны *ocelli* других насекомых.

Несоответствие системы по самкам системе по самцам – пример неравномерной эволюции систем признаков, гетеробатмии. У *Rhizoecidae* эволюция самцов опережает эволюцию самок, у *Putoidae* наоборот, отстает от нее, и в обоих случаях уровень отличий от псевдококцид по самцам выше (семейства), чем по самкам (трибы). Хочется пожелать И.А. Гаврилову преодолеть ограничения своего подхода, подключив к рассмотрению признаки самцов, и постараться не спорить с оппонентами, а учиться у них.

Самый спорный и интересный для меня вопрос в рецензируемой работе – систематическое положение рода *Puto*, который И.А. Гаврилов помещает в отдельную родовую группу в основании псевдококцид и всего надсемейства *Coccoidea*.

Альтернативная точка зрения – монотипное семейство Putoidae Beardsley, 1969 в надсемействе Orthezioidea (Williams et al., 2011) – охарактеризована диссертантом как «таксономический парадокс, который лежит за рамками как эволюционной, так и кладистической систематики и противоречит большинству хорошо известных и доказанных фактов». По строению самцов, личинок 1-го возраста и яичников, как и по системе определения пола, род Puto отличается от псевдококцид гораздо сильнее, чем по внешнему строению самок – обзор можно найти у Михалик с соавторами (2013; статья не цитируется в диссертации). Диссертант обосновывает включение рода Puto в состав Pseudococcidae тем, что этот род парафилетический, то есть не имеет аутапоморфий, а только синапоморфии с псевдококцидами или всеми Coccoidea. Однако совершенно та же ситуация с самим семейством Pseudococcidae – парафилетическим и стоящим в основании Coccoidea. Как показал Ян Котейя (1996), семейство Putoidae представляет собой связующее звено между архекокцидами и неококцидами. Не будучи приверженцем кладизма, нужно понимать, что эту группу можно относить и к тем, и к другим.

В диссертации сказано, что название Putoidae было опубликовано Бёрдсли (1969) как *nomen nudum*, поскольку не сопровождалось диагнозом. Это расширительное толкование ст. 13.1.1 Международного кодекса зоологической номенклатуры, гласящей, что название должно «сопровождаться описанием или диагнозом [в английском оригинале *definition*, определением] со словесным указанием признаков, которые предназначены для того, чтобы дифференцировать данный таксон». В работе Бёрдсли (1969) есть таблица 1, где словесно указаны 11 признаков самцов рода Puto, так что этот критерий соблюден и название Putoidae пригодно с авторством Beardsley, 1969.

Очень жаль, что диссертант не счел себя обязанным выразить благодарность Александру Федоровичу Емельянову, который взял на себя труд прочесть подготовленную к защите работу и высказал целый ряд критических замечаний.

Несмотря на перечисленные огрехи, в основном по части филогенетики, диссертация гораздо лучше многих работ, защищаемых в качестве докторских. И.А. Гаврилов – признанный специалист по богатой видами и практически значимой группе. Представленная им к защите работа соответствует требованиям, предъявляемым ВАК к докторским диссертациям, а сам диссертант заслуживает искомой степени.

Щербаков Дмитрий Евгеньевич

кандидат биологических наук
ведущий научный сотрудник

Палеонтологический институт РАН
Профсоюзная ул. 123
117647 Москва
dshh@narod.ru

ПОДПИСЬ РУКИ	<i>Щербаков Д.Е.</i>
ЗАВЕРЯЕТСЯ	<i>26.09.2016</i>
Нач. прот. отд. Палеонтологического института им. А. А. Борисяка РАН	

