

О Т З Ы В

официального оппонента на диссертационную работу Гнездилова Владимира Михайловича «Цикадовые семейства Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea) Западной Палеарктики», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология

Инвентаризация видового состава, разработка системы и реконструкция филогении различных групп насекомых остается приоритетной задачей биологии в связи с огромным объемом этой группы организмов и их многосторонней и важной ролью в поддержании природного гомеостаза. Рецензируемая работа является очередным шагом на пути реализации этой задачи. Актуальность предложенной темы определяется, прежде всего, значительным таксономическим объемом Issidae среди фулгороидных цикадовых, их широким распространением в мире и богатой представленностью на территории южной России.

Кроме того, общебиологическая и теоретическая значимость диссертации обусловлена еще и тем, что сформулированные диссертантом закономерности могут служить моделью для других групп организмов, распространенных, прежде всего, в ландшафтах средиземноморского типа. Работа представляет также определенный практический интерес. Ее результаты могут быть использованы при составлении практических определителей, разработке списков охраняемых таксонов, федеральной и региональных красных книг, изучении закономерностей проникновения адвентивных видов на новые территории, а также в учебном процессе. Так, установлен завоз средиземноморского вида *Agalmatium bilobum* в Калифорнию (США) и зафиксирован первый случай завоза неарктического вида *Thionia simplex* в Европу. Диссертантом уже подготовлено и опубликовано три видовых очерка в Красной книге Краснодарского края и один очерк в списке особо охраняемых видов Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Материалы диссертации используются в учебном практикуме для студентов Аграрного университета Афин (Греция).

Достоверность результатов исследований и обоснованность выводов обусловлена объемом и широтой охвата изученного материала, корректным использованием разнообразных методов исследования и обработки результатов. В целом работа выполнена на высоком научно-методическом уровне, в ней представлен репрезентативный экспериментальный материал.

Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов и 6 приложений. Список литературы включает 689 публикаций, в том числе 492 на иностранных языках. Основной текст изложен на 314 страницах (включая 45 рисунков), приложения занимают 130 страниц и содержат результаты секвенирования, матрицу признаков для морфологической филогении, изображения кладограмм, список имагинальных признаков для филогении, паттерны переднего крыла *Issini* и *Parahiraciini* мировой фауны, кариотипы и числа семенных фолликулов и овариол у представителей семейства *Issidae*, обобщенные экологические данные по видам, таксономический состав фауны семейства *Issidae* Западной Палеарктики и 64 таблицы морфологических иллюстраций. Структура работы представляется нам несколько излишне усложненной и необоснованной с точки зрения адекватного читательского восприятия, прежде всего, в номенклатуре многочисленных приложений. Непонятной для нас является целесообразность выделения единственного подраздела 4.5.1 в разделе 4.5.

Во введении (9 стр.) приводятся формальные характеристики и основные параметры работы: актуальность исследования, степень разработанности темы, цель и задачи исследования, научная новизна, теоретическое значение и практическая ценность работы, методология и методы исследования, положения, выносимые на защиту, степень достоверности и апробация результатов, публикации, структура и объем работы и личный вклад автора. В частности, отмечается, что необходимость изучения *Issidae* продиктована ее таксономическим разнообразием: из Западной Палеарктики указано 57 родов с более чем 400 видами. На основании сочетания различных методов анализа диссидентом разработана

схема филогенетических отношений западнопалеарктических родов Issidae, сформулирована гипотеза о возникновении семейства и разработан фауногенетический сценарий для Issidae Западной Палеарктики. Описан феномен т.н. «иссидизации», проявляющийся в возникновении сходных биоморф иссидного внешнего облика, с нашей точки зрения, вероятно отражающий анагенетические процессы у высших фулгороидных цикадовых. Серьезный вклад внесен в изучение таксономии и номенклатуры группы. В общей сложности в составе семейства Issidae и близких групп описано 2 подсемейства, 3 трибы, 2 подтрибы, 73 рода и подрода и 111 новых видов. Установлено 80 синонимов, в том числе: 3 – на уровне трибы, 35 – на уровне рода и 42 – на уровне вида. Предложено 167 новых комбинаций. Завершают введение многочисленные благодарности.

Основные положения исследования по теме диссертации В.М. Гнездилова изложены в 2 монографиях и 89 статьях (в том числе 66 работах, опубликованных в рецензируемых научных изданиях, входящих в перечень ВАК РФ). Результаты исследований доложены на многочисленных российских и международных конференциях.

Первая глава «Материал и методы исследования» (7 стр.) включает разделы «1.1 Полевые сборы, коллекционные материалы и их камеральная обработка», «1.2 Методы реконструкции филогении по молекулярно-генетическим данным» с тремя подразделами «1.2.1 Материал и выбор таксонов для анализа», «1.2.2 Экстрагирование ДНК и секвенирование», «1.2.3 Обработка данных и анализ» и «1.3 Методы реконструкции филогении по морфологическим данным» с двумя подразделами «1.3.1 Выбор таксонов для анализа и использованные признаки» и «1.3.2 Парсимониальный анализ». Тут описаны источники изученного диссертантом материала, методы его сбора и камеральной обработки, молекулярных исследований, нумерические методы реконструкции филогении (кладистического анализа).

Вторая глава «Краткая физико-географическая характеристика региона Западной Палеарктики» (9 стр.) обосновывает выбор региона исследований в смысле, предложенном А.Ф. Емельяновым.

Третья глава «Таксономический состав семейства Issidae и история изучения группы» (37 стр.) содержит разделы «3.1 Состав семейства Issidae sensu stricto с уточнением объема и классификации семейств иссидоидной группы Fulgoroidea» с шестью подразделами «3.1.1 Семейство Caliscelidae», «3.1.2 Семейство Tropiduchidae», «3.1.3 Семейство Nogodinidae», «3.1.4 Семейство Ricanidae», «3.1.5 Семейство Acanaloniidae» и «3.1.6 Семейство Issidae» и «3.2 История изучения фауны семейства Issidae Западной Палеарктики». Глава содержит авторское обоснование объема и положения семейства Issidae среди фульгороидных и критику прежних концепций системы группы.

Четвертая глава «Морфологические и анатомические особенности представителей семейства Issidae» (51 стр.) включает разделы «4.1 Общий план строения», «4.2 Окраска», «4.3 Внешнее строение имаго», «4.3.1 Голова», «4.3.2 Крыло» с двумя подразделами «4.3.2.1 Переднее крыло» и «4.3.2.2 Заднее крыло», «4.3.3 Ноги», «4.3.4 Брюшко, сенсорные ямки у имаго и личинок» с двумя подразделами «4.4 Половая система самцов» и «4.5 Половая система самок», «4.6 Яйцо», «4.7 Личинка» и «4.8 Кариотип». Тут дается морфологическая характеристика семейства на основе анализа литературных и собственных данных. Особенно подробно рассмотрены строение и жилкование передних и задних крыльев, строение половой системы самцов и самок, яйца и личинки, особенности кариотипа группы. Несколько преждевременно в плане контекста работы, на наш взгляд, здесь обсуждаются некоторые вопросы эволюции морфологических структур иссид.

Пятая глава «Биологические особенности семейства Issidae» (13 стр.) содержит разделы «5.1 Фенология, кормовые растения и типы заселяемых сообществ», «5.2. Паразиты и хищники», «5.3 Мимикрия» и «5.4

Коммуникация». Автор отмечает, что все иссиды относятся к эпифитобионтам и облигатным фитофагам. Личинки и имаго сосут сок на центральной жилке листа, на стеблях и побегах, а также высасывают клетки паренхимы. Наверное, наиболее важным с точки зрения последующих построений является вывод о тяготении ревизуемой группы к аридным и с semiаридным ландшафтам и к ксерофитным растительным сообществам (средиземноморского типа или опустыненным).

Шестая глава «Хорологический анализ фауны семейства *Issidae*» (53 стр.) включает разделы «6.1. Особенности распространения мировой фауны», «6.2. Ареалогический анализ фауны Западной Палеарктики» и «6.3 Оценка фаунистического богатства отдельных хорионов». Отмечается, что первой по количеству описанных видов является палеарктическая фауна, насчитывающая 70 родов с 450 видами и подвидами. Западнопалеарктическая фауна иссид включает 57 родов с 407 видами и подвидами, являясь богатейшей в отношении числа таксонов трибы *Issini*. При описании и типификации ареалов диссертантом использованы подходы А.Ф. Емельянова и В.А. Кривохатского. Все роды разделены им на 10 групп в соответствии с локализацией центров их диверсификации. Проведен сравнительный анализ родового и видового разнообразия отдельных хорионов.

Седьмая глава «Филогения *Issidae*» (50 стр.) содержит разделы «7.1 Анализ молекулярно-генетических данных», «7.2 Анализ морфологических данных» с двумя подразделами «7.2.1 Анализ кладограммы» и «7.2.2 Внутриродовые группировки» и «7.3 Заключение». Этот раздел представляется нам важнейшим для последующих реконструкций и наиболее тщательно выполненным с точки зрения общепризнанных в наше время подходов к филогении насекомых. Однако, как и во всех подобных работах, объем и подбор анализируемого материала никак не обоснованы как вполне достаточные для получения объективного результата. Следует подчеркнуть, что фактически автор применяет в целях обоснования максимально

объективной системы и предпочтительного варианта филогении сочетание различных методов анализа, получивших ранее определение «таксономического паттерна».

Восьмая глава «История формирования фауны семейства Issidae» (72 стр.) включает разделы 8.1 «О возникновении семейства Issidae и путях формирования мировой фауны» с двумя подразделами «8.1.1 Происхождение и расселение Issidae» и «8.1.2 Параллелизмы в эволюции высших Fulgoroidea» и «8.2 Фауногенез Issidae Западной Палеарктики» с двумя подразделами «8.2.1 Палеогеография и биogeография региона» и «8.2.2 Филогенетико-географо-экологический сценарий», последний, в свою очередь, содержит пункты «8.2.2.1 Анализ кладограммы» и «8.2.2.2 Эволюция кариотипа и изменчивость числа фолликулов». Этот раздел является итоговым, целевым обобщением, основанным на всех освещенных ранее в диссертации выводах. Тут приводится обоснование авторской концепции происхождения семейства и основных путей формирования мировой фауны. Обсуждается концепция «иссидизации» в эволюции высших Fulgoroidea. Логично было бы увидеть тут анализ анагенетических особенностей группы на основе «градистического» или подобного анализа в смысле ряда авторов (тем более что проделанный ранее кладистический анализ представляет для этой процедуры вполне достаточно данных). Завершает главу вполне обоснованный с точки зрения примененных в работе аналитических процедур и методических подходов диссертанта филогенетико-географо-экологический сценарий группы.

В Заключении (5 стр.) кратко обсуждается обобщающая картина современного распространения мировой фауны семейства Issidae, его эволюции и фауногенеза, в значительной степени повторяющая (или обобщающая) ранее приведенный в диссертации материал. Целесообразность приведения этого раздела не является для нас обоснованной.

Выводы (3 стр.) сформулированы вполне логично и адекватно отражают содержание работы.

Автореферат полностью соответствует тексту диссертации. Работы, подготовленные В.М. Гнездиловым по материалам диссертации, и сведения об аprobации работы подтверждают, что практически все полученные результаты опубликованы или доложены на различных международных и российских научных конференциях и съездах. Работа выполнена диссертантом самостоятельно. Она основана на обобщении огромного фактического материала, полученного в значительной степени лично автором. Анализ сравнительно-морфологических и молекулярно-генетических данных основан на современных методических подходах и проведен на высоком профессиональном уровне.

Подводя итоги рецензирования, отметим результаты исследования В.М. Гнездилова, которые кажутся нам наиболее значимыми. Во-первых, диссидентанту удалось обосновать объем семейства *Issidae sensu stricto* в составе 3 триб (*Issini*, *Hemisphaeriini* и *Parahiraciini*) с четкой атрибуцией родов к этим трибам, на основе морфологических и молекулярных данных подтвердить самостоятельность семейств *Caliscelidae* и *Acanaloniidae*, обосновать принадлежность триб *Trienopini* Fennah и *Elicini* Melichar к семейству *Tropiduchidae*, трибы *Adenissini* Dlabola – к семейству *Caliscelidae*, а *Tongini* Kirkaldy и *Colpopterini* Gnedilov – к семейству *Nogodinidae*. Таким образом, объективно установлен объем *Issidae* в узком смысле, что позволяет более корректно проводить филогенетические, биogeографические и фауногенетические исследования этого семейства в Западной Палеарктике, регионе, обладающем одной из самых богатых и своеобразных фаун этого семейства. Необходимость установления таксономического положения таксонов, исключенных из состава семейства *Issidae*, повлекла за собой переоценку и разработку классификации таких семейств, как *Caliscelidae*, *Tropiduchidae*, *Nogodinidae*, *Acanaloniidae* и отчасти *Ricaniidae*, что выходит за рамки заявленной темы, но является основанием для ревизии иссиоидных семейств высших *Fulgoroidea* в объеме мировой фауны в целом.

Во-вторых, проведен анализ распространения мировой фауны семейства, в частности, весьма важным для фауногенетических реконструкций является установленный факт отсутствия *Issidae* s. str. в Южной Африке, на Мадагаскаре, на Сейшельских и Коморских островах, а также адвентивный характер фауны Маскаренских островов. В результате диссертантом предложена гипотеза возникновения семейства в Юго-Восточной Азии и обоснован сценарий его расселения. Проведен детальный хорологический анализ западнопалеарктической фауны *Issina*, позволивший выявить центры диверсификации родов и установить ведущую роль Восточного Средиземноморья в генезисе Средиземноморской фауны.

В-третьих, проведена подробная морфологическая характеристика семейства, что послужило основой для разработки филогении подтрибы *Issina* – впервые получено древо с 7 группами родов, которое успешно использовано в фауногенетическом сценарии. Впервые интенсивно разработаны признаки строения яйцеклада и показана их важность в систематике как *Issidae*, так и других семейств высших фулгороидов. Рассмотрены феномены возникновения сходных биоморф у разных групп *Fulgoroidea* (предложено название «иссидизация») и параллельно-конвергентного возникновения изогнутого вентрально яйцеклада у представителей габитуально сходных *Issidae* и *Nogodinidae*, а также случаи сохранения личиночных сенсорных ямок у имаго на брюшных стернитах у представителей *Issidae*, *Tropiduchidae* и *Nogodinidae*.

Наконец, проведена полная инвентаризация фауны семейства *Issidae* Западной Палеарктики, которое включает 57 родов с более чем 400 видами. В ходе работы создан и опубликован иллюстрированный каталог западнопалеарктической фауны семейства с фотографиями представителей каждого рода и подрода. В рамках каталога проведена ревизия данных по распространению для каждого вида – установлены реальные ареалы и суммированы номенклатурные изменения в группе за последние 50 лет.

У нас нет принципиальных или концептуальных замечаний к методологии работы. Право автора решать, каким образом интерпретировать результаты проведенных им аналитических процедур в интересах построения оптимального таксономического паттерна группы. Однако данные молекулярных исследований, на наш взгляд, не вполне репрезентативны для реконструкции филогении семейства в целом. Также раздел по палеогеографии и биogeографии региона исследований представляется необоснованно перегруженным данными.

Объективно проведенное В.М. Гнездиловым обобщение имеет очевидную перспективу, которая позволит уточнить результаты проведенного анализа – продолжение разработки системы семейства уже на материале мировой фауны и продолжение филогенетических исследований с привлечением новых таксонов. Кроме того, использование дополнительных морфологических признаков и других данных в анализе также может существенно скорректировать сделанные в диссертации выводы.

В целом диссертация Гнездилова Владимира Михайловича «Цикадовые семейства Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea) Западной Палеарктики» представляет собой научно-квалификационную работу, которая соответствует критериям, установленным Положением о порядке присуждения ученых степеней, утвержденным постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842 (в редакции Постановления Правительства РФ № 335 от 21 апреля 2016 г.), а ее автор заслуживает присуждения искомой ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология.

Заведующий кафедрой фитопатологии,
энтомологии и защиты растений
КубГАУ, доктор биологических наук,
профессор

Подпись профессора А.С. Замотайлова удостоверяю

Секретарь Ученого совета КубГАУ,
доктор экономических наук, профессор

А.С. Замотайлова

Н.К. Васильева

