

ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

на диссертационную работу

Гаврилова Ильи Александровича

«Морфологические, цитогенетические и онтогенетические основы систематики псевдококцид (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) Палеарктики», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология

Несмотря на то, что название диссертации (содержащее слова «псевдококциды» и «Палеарктика») как бы указывает на то, что объект исследования искусственно сужен географическими рамками, в самой диссертации проблемы систематики, филогении, морфологии и цитогенетики псевдококцид рассматриваются настолько широко, насколько это необходимо в данном исследовании. Помимо палеарктических псевдококцид, автором диссертации исследован обширный материал из других зоогеографических областей. Филогения мучнистых червецов (Pseudococcidae) рассматривается в контексте филогении вышестоящих таксонов – Coccinea и Aphidocossa, для чего здесь широко привлекаются данные по морфологии, онтогенезу и цитогенетики не только мучнистых червецов, но и других таксонов червецов и щитовок, а также тлей. В частности, для обсуждения особенностей строения и онтогенеза червецов семейства Pseudococcidae (относимого к надсемейству Coccoidea) в диссертации использованы оригинальные данные о *Phenacoleachia*, *Matsucoccus* и других примитивных червецах плезиоморфона Orthezioidea.

В качестве положительной особенности данной работы следует отметить критическое отношение к молекулярным кладограммам, основанным на «сравнении единичных генов у единичных особей ничтожно малого числа случайно собранных видов». По утверждению автора диссертации, такие кладограммы «значения для систематики группы не имеют». В разделе «Материалы и методы» на стр. 18–22 подробно и аргументировано объясняются причины несостоятельности филогенетических реконструкций на основе молекулярных признаков. На мой взгляд, наиболее принципиальной является причина, названная в диссертации «Смешение понятий «таксономический признак» и «ген»»; эта причина несостоятельности современных молекулярных методов реконструкции филогении связана с тем, что к настоящему времени генетика еще не смогла объяснить явление, которое принципиально важно для систематики, и которое Карл Линней охарактеризовал фразой «то, что в одном роде важно для установления рода, в другом – вообще не имеет значения».

Однако каким бы плохим ни был метод, не следует приписывать ему недостатки, общие для всех методов или встречающиеся лишь в отдельных публикациях. Илья Александрович сетует на отсутствие музейного материала, на котором основаны молекулярные исследования. На самом деле правила генбанка требуют указывать место постоянного хранения т.н. «ваучерного» экземпляра; при этом авторы, небрежно относящиеся к хранению исследованного материала, встречаются не только среди «молекулярных кладистов», но и среди классических систематиков. Указанное в диссертации «отсутствие в практике молекулярного кладизма представления об изменчивости признаков» в той же мере присуще и классической систематике, о чем свидетельствует приведенная в «Приложении 2» синонимия видовых названий. Тот факт, что коллекцию кокцид принято хранить в виде выщелоченных микроскопических препаратов, является недостатком не молекулярных методов, а недостатком этого метода хранения материала, поскольку он затрудняет не только изучение ДНК, но в той же мере затрудняет и изучение анатомии, цитогенетики и онтогенеза кокцид – т.е. тех исследований, на которых основаны многие положения данной диссертации.

Важную часть диссертации составляют представления автора о происхождении и филогении псевдококцид, освещенные в Главе 6. Они основаны на анализе большого объема изученного им материала по морфологии, цитогенетике и онтогенезу мучнистых червецов и кокцид в целом. В начале этой главы автор пытается обосновать свою позицию, утверждая, что он является приверженцем того подхода, который Э. Майр назвал «эволюционной систематикой», и который противопоставляется кладизму.

Однако критикуя кладизм, Илья Александрович повторяет ошибку многих систематиков, когда смешивает все, что кто-либо когда-либо называл словом «кладизм» и при этом путает понятие «кладизма» как классификации филогенетических ветвей (т.е. то, что В. Хенниг определил как «филогенетическую систематику», а Ч. Дарвин определял как систематику вообще) и понятие «кладизма» как произвольные вычисления, не опирающиеся ни на какие научные идеи. На стр. 78–79 воспроизведен старый спор между кладистами и эволюционистами о приемлемости парафилетических таксонов. Такой спор теряет смысл, если воспользоваться понятием «плезиоморфон»: в этом случае становится ясно, что заведомо парафилетические таксоны не признаны никем, ни кладистами, ни эволюционистами, а плезиоморфоны признаны и теми, и другими.

Это в полной мере относится и к обсуждаемому в разделе 6.1 статусу таксона, называемого здесь «*Homoptera*». На стр. 79 написано: «независимо от того, подтвердят ли дальнейшие исследования парафилию *Homoptera* или нет, эти результаты сами по себе не могут быть достаточной причиной для отказа от этого названия»; в этом утверждении диссертант путает понятия «название» и «таксон» и не отличает заведомо парафилетический таксон от плезиоморфона. Если использовать названия в соответствии с принципами циркумскриптной номенклатуры, то название *Homoptera* Latreille 1810 относится к таксону, включающему, помимо прочего, трипсов, т.е. к таксону, объединяющему всех *Hemiptera* Linnaeus 1758 (= *Condylognatha* Börner 1904) кроме *Heteroptera* Latreille 1810; название *Homopterida* Pearce 1936 относится к таксону, не включающему трипсов, т.е. объединяющему всех *Arthroidignatha* кроме *Heteroptera*. Автор диссертации категорически отвергает таксон *Homoptera*, поскольку считает его парафилетическим; но вместо того, чтобы признать эту причину, он придумывает другое, явно неверное объяснение (будто бы «все последующие за Латрейлем авторы использовали это название в его современном смысле»). В то же время он признает таксон *Homopterida* (неверно называя его «*Homoptera*»), поскольку считает его не определенно парафилетическим, а плезиоморфоном – т.е. таксоном спорного филогенетического статуса.

Как и в случае с критикой молекулярных кладограмм, в дискуссии о парафилетических таксонах Илья Александрович добавляет аргументы, не относящиеся к данному вопросу. В частности, он связывает с кладизмом таксон *Hemelytrata* Fallén 1829, хотя вряд ли можно причислить к кладистам К.Ф. Фаллена, жившего задолго до появления этого понятия. На стр. 80 написано: «предпочтение неформальных названий связано все с тем же кладистическим неприятием парафилетических таксонов»; при этом под неформальными названиями понимаются нетипифицированные названия двух инфраотрядов кокцид, введенные Н.С. Борхсениусом и Ф.С. Боденхеимером в 1950, 1952 и 1965 гг. Диссертант не объясняет, как признание или непризнание парафилетических таксонов связано с формальностью названий. Если считать, что предпочтение нетипифицированных (т.е. неформальных) названий присуще кладистам, то непонятна приведенная выше дискуссия о таксоне под нетипифицированным (т.е. неформальным) названием *Homoptera*.

Столь путанные объяснения принципов систематики, высказываемые диссертантом вслед за другими авторами, связаны с тем, что для многих групп живых организмов пока

не удастся построить непротиворечивое и обоснованное филогенетическое древо. Некоторые авторы, считающие себя «кладистами», форсируют это препятствие, публикуя искусственно вычисленные дендрограммы и выдавая их за филогенетические деревья. Другие же, как автор этой диссертации, пытаются свалить всю вину за неудачи на первых.

Анализируя признаки кокцид, Илья Александрович столкнулся со сложной картиной эволюции этой группы, в которой необычные, не встречающиеся у других насекомых признаки, такие как чередование подвижных и безногих стадий, наличие устьиц непонятного назначения и другие, каким-то образом появляются в ходе эволюции, а затем многократно исчезают, возвращаясь к предковому состоянию. Признаки, связанные с редукцией и играющие большую роль в систематике кокцид, по-видимому, независимо повторяются в разных филогенетических ветвях, что сильно затрудняет филогенетический анализ.

Из филогенетического древа на рис. 8 (стр. 56) явствует, что автор диссертации считает таксон, принятый здесь в ранге надсемейства *Coccoidea*, голофилетическим. На этом же древе семейство *Pseudococcidae* изображено как голофилетическое, сестринское для всех прочих *Coccoidea*. Однако на рис. 9а и 9б (но не на рис. 9с) семейство *Pseudococcidae* изображено как парафилетическое, предковое для *Egicoccidae*. Из отдельных фраз в тексте явствует, что автор диссертации считает семейство *Pseudococcidae* предковым не только для *Egicoccidae*, но и для всех остальных *Coccoidea* (стр. 33: «Рудиментарный характер брюшного устьяца подтверждается его отсутствием у многих видов мучнистых червецов и у всех происходящих от мучнистых червецов неоккокцид»); однако это никак не отражено на филогенетических схемах. В то же время в тексте диссертации (стр. 35, 44, 89) наличие трехячейстых желез и спинных устьиц названо синапоморфиями *Pseudococcidae* и *Phenacoleachiidae*, что можно истолковать как утверждение, что *Pseudococcidae* – это голофилетический таксон, происходящий из *Phenacoleachiidae* и не являющийся предковым для каких-либо иных таксонов. Возможно, здесь имеется в виду предположение, что трехячейстые железы и спинные устьяца являются синапоморфиями не *Phenacoleachiidae* и *Pseudococcidae*, а синапоморфиями *Phenacoleachiidae* и *Coccoidea*, но среди *Coccoidea* сохранились только у части *Pseudococcidae*, будучи полностью утрачены у всех остальных. В диссертации я не нашел такого предположения в явном виде; только слова «... два северо-африканских вида, *C. maghribiensis* и *C. monicae* ... отличаются от представителей ... рода войлочников *Acanthococcus* Signoret, 1875 лишь наличием небольшого числа трехячейстых желез возле дыхалец» можно истолковать в том смысле, что при происхождении войлочников от мучнистых червецов произошла утрата трехячейстых желез. На стр. 89–90 в разделе «Синапоморфные признаки *Puto* и остальных *Pseudococcidae*» указаны признаки (наличие церариев, простые трубчатые железы и непарный мицетом), названные здесь «уникальными апоморфиями мучнистых червецов», что можно истолковать как утверждение о том, что семейство *Pseudococcidae* является не парафилетическим, а голофилетическим.

Вполне нормально, что, разбираясь в такой большой и сложной группе как червецы, автор выдвигает разнообразные, иногда прямо противоречивые предположения об их филогенетических связях. Однако следует не вынуждать читателя выискивать такие противоречия в тексте, а ясно формулировать их как вопросы, нуждающиеся в дальнейшем исследовании.

Филогенетическая схема надвидовых таксонов представлена в диссертации на стр. 99–101 в трех версиях (рис. 9а, рис. 9б и рис. 9с), из которых только рис. 9б воспроизведен в автореферате. На рис. 9а группы родов изображены овалами (хотя из подписей это непонятно), а многие роды представлены как плезиоморфоны; на рис. 9б (неверно названной «кладистический вариант») изображено почти полностью разрешенное дихотомическое древо. Способ изображения, использованный на рис. 9а (с овалами, родами-плезиоморфонами и альтернативными предположениями о филогенетических связях), наиболее адекватен для отражения таких представлений о филогении, в которых

многие вопросы остаются не разрешенными; однако здесь следует ясно подписать, какому таксону соответствует каждый овал, что означают стрелки и что означают линии без стрелок, что символизирует размер шрифта; если какие-то символы относятся к таксонам внутри рода, то такой род следует изобразить в виде овала, поместив эти символы внутрь него, а не пытаться формально унифицировать схему, изображая все группы родов только овалами, а все роды только названиями. В пояснении к этой схеме, содержащем перечень признаков, следует указать, какие признаки, по мнению автора, определенно являются апоморфиями или плезиоморфиями, а какие – признаками неясной полярности или многократно повторяющимися.

Несколько замечаний касаются номенклатуры.

Под заголовком «Семейство Pseudocossidae» (стр. 113) указаны три названия, видимо приведенные в качестве синонимов. Однако в ранговой номенклатуре, принятой в Международном кодексе зоологической номенклатуры, название *Putoini* не может быть синонимом названия Pseudocossidae, потому что эти названия относятся к таксонам разного ранга; здесь следует писать не «*Putoini*», а «*Putoidae*», независимо от авторства, исходного ранга и исходной циркумскрипции.

В составе семейства Pseudocossidae автор рассматривает 17 групп родов, каждая из которых озаглавлена по названию старшего родового названия. В подзаголовке к каждой из этих групп он указывает то, что называет «номенклатурным соответствием», подразумевая название группы семейства; на самом деле зоологическая номенклатура включает не только названия группы семейства, но и названия группы рода, употребляемые автором; поэтому правильно писать не «номенклатурное соответствие», а «название группы семейства». Для краткого и ёмкого указания названий обеих групп (группы рода и группы семейства) можно использовать названия в базовом формате.

В диссертации содержатся отдельные неудачные выражения и термины.

Нужно определиться, на каком языке написан текст. Если на русском, то в нем уместны только русские слова и международные латинские термины и названия, но не английские слова, такие как «group of genera» (на рис. 19a), «type species», «by original designation and monotypy» и др. в авторстве и синонимии названий.

Автор диссертации не признает трибы, фигурирующие в монографии Тана (Tang 1992), и при этом пишет, что «с номенклатурной точки зрения, указанные названия надродовых таксонов являются валидными» (стр. 12). В действительности эти названия являются не валидными, но пригодными.

На стр. 31 автор повторяет ошибку многих энтомологов, когда пишет, что «Дыхальца имеются в числе двух пар на средне- и заднегруди»; в действительности у всех *Amyocerata* сегментарных грудных дыхалец нет, а на груди имеются только 2 пары межсегментарных дыхалец – стеноторакальные и криптоторакальные. В остальных местах диссертации эта ошибка не повторяется, и дыхальца названы просто «грудными».

В диссертации говорится, что «Глазки (ocelli) всегда отсутствуют, что является уникальной апоморфией всех кокцид» (стр. 41) и «полная утрата ocelli есть апоморфия всех кокцид, отличающая их, в частности, от других Hemiptera» (стр. 94). Это действительно апоморфия кокцид, но не уникальная, поскольку глазки утрачены у многих других насекомых, в том числе среди *Arthroidea* (названных в этой фразе «Hemiptera»).

Неудачными представляются термины, выбранные для описания самца (стр. 41): задние крылья названы «жужжальцами»; однако в отличие от настоящих жужжалец двукрылых задние крылья кокцид имеют точно такое же строение и функцию, что и задние крылья тлей: в полете они сцеплены с передними, благодаря чему движутся пассивно и могут не иметь никакого значения для полета. Никто не называет «жужжальцами» уменьшенные задние крылья некоторых тлей и аналогичным образом уменьшенные задние крылья мелких перепончатокрылых, поденок и других переднемоторных насекомых. Из слов

«сцепленных с передней парой специальной щетинкой (hamulus)» неясно, как следует называть весь пучок сцепочных щетинок, который присущ тлям и кокцидам (но у некоторых кокцид редуцирован до одной щетинки).

На стр. 57 допущена неточность в формулировке: «вплоть до сохранения у *Aphidocossa* и *Parasita* только 3 этапов постэмбрионального развития вместо 6, обычных для большинства *Paraneoptera*». Если «этапами» здесь называются возраста включая имагинальный (как это можно понять из схемы на стр. 59), то общими для *Aphidocossa* являются 5 возрастов, и среди *Aphidocossa* 3 возраста имеются лишь у самок кокцид; у *Parasita* имеются 4 возраста (включая имагинальный).

На стр. 70 содержится, на мой взгляд, неосторожное упоминание вымершего таксона *Archescytinoidea* в качестве члена «кокцидно-тлевой ветви» (т.е. *Aphidocossa*). В палеонтологической литературе этот таксон, действительно, связывают с тлями, но без каких-либо оснований; систематическое положение архесцитинид неясно, но я считаю, что они вообще не относятся к *Plantisuga* – таксону, объединяющему *Aphidocossa* и *Psyllaleyroda*.

В главе 5 (на стр. 72–75) приведены интересные рассуждения автора о живорождении, в которых он критически оценивает антропоцентрические представления о значении живорождения в эволюции животных. Указывая на многократное независимое возникновение живорождения в разных группах животных, автор отмечает, что «полностью отсутствует яйцеворождение ... у псиллид, алейродид, пухоедов, вшей»; к этому можно добавить, что среди пухоедов живорождение указано для *Meinertzhageniella* Eichler 1940 (Hinton 1981).

Диссертация Ильи Александровича Гаврилова представляет собой крупное фундаментальное исследование по систематике обширного таксона насекомых, которым является семейство *Pseudocossidae*. В процессе плодотворной работы автора им получено много новых данных, в том числе описано большое число новых для науки таксонов, что адекватно охарактеризовано в разделе «Научная новизна». Материалы диссертации полностью опубликованы в многочисленных статьях и в двухтомной монографии, что отражено в разделе «Степень достоверности и апробация результатов» и в списке публикаций. Диссертация выполнена на высоком профессиональном уровне, соответствующем искомой степени доктора биологических наук.

Приведенные выше замечания по большей части касаются таких вопросов, которые являются дискуссионными в современной науке, и поэтому никак не ставят под сомнение докторский уровень обсуждаемой работы.

Автореферат отражает основные положения диссертации.

Диссертация Ильи Александровича Гаврилова полностью соответствует всем требованиям, предъявляемым к докторским диссертациям, а ее автор несомненно заслуживает искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология.

Доктор биологических наук,
профессор кафедры энтомологии
Федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего образования
«Санкт-Петербургский государственный университет»



Н.Ю. Клюге

Клюге Никита Юлиевич,
195213, Санкт-Петербург, Заневский пр., д.43, кв.102
Тел.: 251-35-76; сот.тел.: +7 9218770657
E-mail: n.kluge@spbu.ru

