

ОТЗЫВ

**официального оппонента доктора биологических наук,
профессора Н.В. Полуконовой
на диссертационную работу Гаврилова Ильи Александровича
на тему: «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**

Всесветно распространенное крупнейшее семейство кокцид Pseudococcidae (мучнистые червецы) в мировой фауне насчитывает около 2200 видов, что составляет основную долю палеарктических видов кокцид. Ряд видов имеет большое практическое значение с точки зрения защиты и карантина растений. Сложилась ситуация, что при наибольшем богатстве и изученности фауны Pseudococcidae Палеарктики, именно этот регион (наряду с Афротропикой) до последнего времени не был охвачен общей таксономической ревизией. Отсутствие широкой таксономической ревизии фауны псевдококцид существенно затрудняло исследования по защите сельскохозяйственных и декоративных растений от вредоносных представителей этого семейства и препятствовало описанию их разнообразия в отдельных регионах. Недостаточное внимание уделялось также и вопросам сравнительной морфологии этой группы, что нередко приводило к выделению новых видов и родов на основании признаков, варьирующих внутривидово или географически.

Целью диссертационного исследования Гаврилова Ильи Александровича было проведение широкого сравнительно-морфологического анализа мучнистых червецов в рамках общей таксономической ревизии семейства Pseudococcidae палеарктического региона и разработка на этой основе системы родов и групп родов.

Актуальность и большая практическая значимость проведенных И.А. Гавриловым исследования не вызывает сомнений.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы (782 публикации, в том числе 636 на иностранных языках) и четырех приложений. Основная часть диссертации изложена на 351 странице, включая три таблицы и 74 рисунка; общий объем диссертации (с приложениями) – 673 страницы.

Научная новизна исследования. Автором впервые проведена общая таксономическая ревизия палеарктических псевдококцид, составлены описания и определительные ключи для 72 родов и 498 видов, предложена схема родственных

отношений основных родов и групп родов псевдококцид мировой фауны. Разработана классификация трубчатых воскоотделяющих желез кокцид и предложена новая терминология.

Впервые установлены хромосомные числа и генетические системы для 31 вида псевдококцид из 17 родов; опубликованы каталог и обзор хромосомных чисел и генетических систем для кокцид мировой фауны и для всей филогенетической ветви кокциды-тли. Впервые показано, что такие признаки, как низкие модальные числа хромосом, продуцирование двух функциональных спермиев (вместо четырех) из четырех ядерной сперматиды, особый физиологический механизм определения пола и ларвальный мейоз, могут рассматриваться как дополнительные признаки высших таксонов, в частности Aphidocossa, семейств и надсемейств внутри подотрядов Aphidinea и Coccinea. Впервые проанализировано распространение форм яйцеживорождения у псевдококцид и других семейств; впервые установлено, что облигатное полное яйцеживорождение является плезиоморфным признаком Pseudococcidae.

Описаны 7 новых для науки рода и 33 новых видов; установлено три новых синонима ранга семейства, 21 новый синоним родового ранга, 95 – видового ранга и 87 новых таксономических комбинаций; для 164 видов изготовлены новые тотальные рисунки.

Теоретическая и практическая значимость работы Гаврилова И. А. Опубликованные результаты работы автора в области морфологии, таксономии, изменчивости, фаунистики конкретных групп кокцид являются основными или даже единственными руководствами для фундаментальных и прикладных энтомологов, соприкасающихся в своей работе с кокцидами, как в нашей стране, так и за рубежом. Полученные данные и обобщения могут использоваться в различных прикладных отраслях, связанных с мониторингом вредных или разведением полезных видов кокцид. Публикуемые определительные ключи послужат основой для научного определения псевдококцид палеарктического региона и изучения локальных фаун, а также для исследований по биоразнообразию и биоконтролю.

Данные по цитогенетике и репродуктивной биологии отдельных таксонов, помимо прикладного значения (разработка методов биологической борьбы с вредителями), имеют также и общебиологическое значение, раскрывая на примере кокцид суть частичной гетерохроматинизация генома, определения пола, партеногенеза, «двухзиготного развития».

Кроме того, представленные автором обобщения позволяют использовать материалы диссертации для преподавания биологии в различных высших учебных заведениях.

Во **введении**, занимающем 7 страниц (с 4 по 10), И.А. Гаврилов обосновывает актуальность темы своих исследований, представляет степень ее разработанности,

обосновывает выбор объекта исследований, формулирует цели и задачи, четыре положения, выносимые на защиту, научную новизну, теоретическое и практическое значение полученных результатов, показывает достаточность апробации результатов при их представлении в своих публикациях, на международных и всероссийских съездах специалистов, демонстрирует их достоверность. Кратко характеризует структуру диссертации и выносит благодарности научным консультантам и коллегам, оказавшим помощь при выполнении работы и подготовке диссертации к защите.

Замечание: отсутствует задача №5, после задачи №4 сразу идет задача №6.

Глава 1 «История и современные проблемы систематики псевдококцид» (6 страниц, с 11 по 16), в которой автор убедительно раскрывает основные объективные причины слабой изученности псевдококцид в отношении проблем сравнительной морфологии, цитогенетики, репродуктивной биологии, систематики и филогении.

Единственным недостатком изложения является отсутствие абзацев на страницах 11, 12 и 15, что затрудняет восприятие текста.

Глава 2 «Материалы и методы» (10 страниц, с 17 по 27), в которой автор перечисляет источники материалов своего исследования: в основном из коллекции Зоологического института РАН, собранной за 100-летний период, а также - собранные лично автором из Центральной России, Крыма, Сев. Кавказа, Нижнего Поволжья, Западной Европы (Португалия, Франция, Венгрия, Италия, Болгария), Макаронезии (о. Тенерифе), Северо-Западной Африки (Марокко), Малой Азии (Восточная Анатолия), Юго-Восточной Азии и Австралии (северный Лаос и северный Тайланд, Малакский полуостров, о-ва Суматра, Ява, Борнео, Сулавеси, Новая Гвинея, Бали, Флорес), Северной Америки (штаты Иллинойс и Миссури) и, наконец, из коллекций Парижского Музея Естественной Истории (Muséum National d'Histoire Naturelle – далее MNHN), Лондона (Англия), Мадрида (Испания), Будапешта (Венгрия) и Падуи (Италия).

Далее автор талантливо вскрывает одну из наиболее животрепещущих проблем современной систематики и филогении, возникшую с момента применения молекулярно-генетического подхода, основанного на установлении нуклеотидных последовательностей генов и их фрагментов, а именно: как относиться к молекулярным филограммам и насколько правдиво молекулярные дендрограммы отражают истинный ход эволюционных событий и филогению, особенно, при рассмотрении крупных таксономических групп?

Автор выдвигает четыре основные, на его взгляд, практические проблемы использования молекулярных кладограмм для реконструкции филогенеза и таксономических построений: «ничтожно малая репрезентативность материала и практическая невозможность преодоления этой проблемы»; «смешение понятий

«таксономический признак» и «ген»»; «слабая совместимость молекулярного кладизма с понятийным и методическим аппаратом систематики» и «практическая непроверяемость», приводящая в конечном итоге к тому, что вместо заявляемого повышения объективности происходит выхолащивание из систематики того немногого, что как раз и позволяло проверить результаты теоретических таксономических изысканий на практике.

На мой взгляд, проблема «молекулярных кладограмм» и возможностей молекулярно-генетического анализа будет существовать еще долгое время, однако конструктивным при ее решении, как и решении любой проблемы, представляется правильная формулировка частных проблем, что и было успешно сделано автором диссертации.

В этой же главе подробнейшим образом описаны и обсуждены, как достоинства, так и недостатки методов подготовки микропрепаратов кокцид для морфологического и цитогенетического анализа.

К несущественным недостаткам можно отнести отдельные выражения, основанные, по-видимому, на не несогласованности падежей, например, на с. 20- 21 «Все это суть повседневная обязательная работа таксономиста, которую молекулярный кладизм предпочтает игнорировать».

Глава 3 «Морфология» (19 страниц, с 28 по 46) включает два раздела: 3.1. «Общая морфология псевдококцид» и 3.2. «Морфология фенаколиций как предполагаемой предковой группы».

В этой главе автор подробно описывает морфологические особенности строения в основном самок мучнистых червецов включая: их ротовой аппарат, усики, ноги, дыхальца, брюшные и спинные устья, анальный аппарат, восковые железы (особенно подробно), шипы. Определенное внимание уделено описанию внутри и межвидовой изменчивости отдельных признаков этих структур и их выраженности у представителей отдельных родов псевдококцид.

Значительно меньше внимания уделено особенностям морфологии взрослых самцов, т.к. они известны у очень ограниченного числа видов мучнистых червецов из-за факультативного или облигатного партеногенеза многих видов в этой группе, а также трудностью нахождения самцов в природе и очень коротким промежутком жизни во взрослом состоянии. Личинкам также посвящена незначительная часть описания, т.к. они также известны для ограниченного числа видов.

Текст главы проиллюстрирован четкими рисунками и содержит таблицу.

С. 43 в предложении «В ряде случаев, однако, **бескрылые самцы обладают хорошо развитыми** ногами и **крыльями** – см., например Рис. 15.», пропущена запятая после слова «например».

На с. 28 нет ни одного абзаца, что затрудняет прочтение текста.

Глава 4 «Цитогенетика» (14 страниц, с 47 по 60), посвящена описанию кариотипов, механизмов определения пола и генетических систем, связанных с особенностями функционирования генома, особенностей мейоза и гаметогенеза у представителей отдельных систематических групп мучнистых червецов, всех кокцид и даже тлей.

Текст главы проиллюстрирован четкими рисунками и содержит две таблицы.

И.А. Гаврилов внес неоспоримо большой вклад в цитогенетику псевдококцид, им получено более 20% данных об их кариотипической структуре. Одновременно автором исследована генетическая система и особенности мейоза псевдококцид. Впервые показано, что такие признаки, как низкие модальные числа хромосом, продуцирование двух функциональных спермиев (вместо четырех) из четырехядерной сперматиды, особый физиологический механизм определения пола и ларвальный мейоз, могут рассматриваться как дополнительные признаки высших таксонов, в частности Aphidosocsa, семейств и надсемейств внутри подотрядов Aphidinea и Coccinea. Большая, трудоемкая и кропотливая работа, проведенная И.А. Гавриловым, позволила ему выделить плезиоморфные и апоморфные цитогенетические признаки псевдококцид и всего подотряда Coccinea.

С. 60 нет ни одного абзаца, что затрудняет прочтение текста

Глава 5 «Особенности индивидуального развития» (15 страниц, с 61 по 76) посвящена тщательному анализу распространенности живорождения и яйцеживорождения у кокцид. На основании результатов, полученных автором, им выделены три группы видов с разным характером яйцеживорождения, кроме того, этот признак использован и для построения филогенетических связей внутри семейства. Умозаключения и филогенетические схемы возникновения и эволюции определенных признаков у отдельных систематических групп насекомых и животных в целом, представленные в главе 5, демонстрируют несомненный профессионализм И.А. Гаврилова в своей области, как ученого.

Есть несколько несущественных замечаний:

С. 65. В предложении «К сожалению, малое число видов, изученных в работе Н.Ю. Клюге (Kluge, 2010) пока не позволяет составить целостную картину разнообразия личинных процессов у кокцид...» пропущена запятая.

На с. 70 нарушена последовательность ссылок на авторов (Гаврилов, 2009; Gavrilov-Zimin, 2015; Gavrilov-Zimin & Danzig, 2012), ссылки нужно указывать в порядке возрастания года.

С. 70 «то-есть» пишется без дефиса.

С. 70 В предложении «Кроме того предположительно яйцеживородящими являются представители небольшого aberrantного семейства Carayonemidae» пропущены две запятые.

Например на с. 71, в предложении «Более того, у специально изученных ... видов из родов *Icerya* и *Steatococcus*» можно опустить слово «родов», т.к. понятно, что это рода и получается повторение - родов *родов*.

С. 74. В предложении «... так как сопровождается снижением числа потомков, а следовательно и сокращением возможностей для естественного отбора и неизбежным при этом снижением разнообразия во всех отношениях» пропущены запятые, отделяющие слово «следовательно».

Глава 6 «Классификация и филогения» (35 страниц, с 77 по 112) содержит четыре раздела: 6.1. «Таксономическое положение псевдококцид и номенклатура высших таксонов»; 6.2. «Таксономическое положение рода *Puto* Signoret, 1875»; 6.3. «Таксономическое положение групп родов *Rhizoecus* Kunkel d'Herculais, 1878 и *Xenococcus* Silvestri, 1924» и 6.4. «Проблемы реконструкции филогенеза».

В данной главе автор представляет и обсуждает различные подходы к систематике и номенклатуре высших таксонов хоботных насекомых и родственных им групп. На высоком профессиональном уровне автор анализирует проблемы реконструкции филогенеза мучнистых червецов. И в результате И.А. Гаврилов предлагает свою обоснованную схему филогенетических отношений между группами родов псевдококцид и близких им семейств, основанную как на анализе голарктических родов и их групп, так и родов мировой фауны. По мнению автора, многие родовые группы и почти все крупные широко распространенные рода псевдококцид представляются парафилетическими, так как от них происходят или, по крайней мере, могут быть легко выведены по морфологическим и иным признакам все остальные, более мелкие и монотипные рода.

Замечания несущественные и касаются в основном пропусков запятых и отсутствия абзацев:

С. 77 в предложении «... мы следуем принципу, предложенному Родендорфом (1977) и рассматриваем имена подотрядов...» пропущена запятая.

С. 86. «Таким образом, хиатус на самом деле отсутствует и мы имеем полный ряд изменчивости...» пропущена запятая.

С. 90 «...в статье Кук с соавторами (Cook, Gullan & Trueman, 2002)» нужно было указать Cook et al., 2002.

С. 91 не хватает 2-3 абзацев для удобства прочтения текста.

Глава 7 «Система родов и родовых групп псевдококцид Палеарктики» (177 страниц, со 113 по 290) самая объемная в диссертации и включает 17 разделов в соответствии с числом выделенных автором групп родов мучнистых червецов Палеарктики: 7.1 «Группа рода (г/р) *Puto* Signoret, 1876», 7.2 «Группа рода (г/р) *Phenacoccus* Cockerell, 1893», 7.3 «Группа рода (г/р) *Peliococcus* Borchsenius, 1948», 7.4 «Группа рода (г/р) *Heliococcus* Šulc, 1912», 7.5 «Группа рода (г/р) *Coccidohystrix* Lindinger, 1943», 7.6 «Группа рода (г/р) *Heterococcus* Ferris, 1918», 7.7 «Группа рода

(г/р) *Boreococcus* Danzig, 1960», 7.8 «Группа рода (г/р) *Mirococcus* Borchsenius, 1947», 7.10 «Группа рода (г/р) *Trionymus* Berg, 1899», 7.11 «Группа рода (г/р) *Pseudococcus* Westwood, 1840», 7.12 «Группа рода (г/р) *Neotrionymus* Borchsenius, 1948», 7.13 «Группа рода (г/р) *Metadenopus* Šulc, 1933», 7.14 «Группа рода (г/р) *Mirococcopsis* Borchsenius, 1948», 7.15 «Группа рода (г/р) *Rhizoecus* Künkel d'Herculaïs, 1878», 7.16 «Группа рода (г/р) *Nipaeococcus* Šulc, 1945» и 7.17 «Группа рода (г/р) *Antonina* Signoret, 1872».

Перечисленным разделам предшествует определительная таблица, и в каждом разделе представлены хорошо сделанные определительные таблицы родов и видов по важным диагностическим признакам. Всего в данной главе рассматриваются 19 групп родов псевдококцид мировой фауны, из которых 17 представлены в фауне Палеарктики. Для всех 72 палеарктических родов, признанных валидными в ходе представленной в диссертации ревизии, даются диагнозы, а также подробные таксономические и номенклатурные комментарии, большинство типовых видов проиллюстрированы оригинальными тотальными рисунками.

Замечания несущественные и касаются в основном пропусков запятых и недостаточности структурированности текста абзацами:

С. 167 «Помещение родов *Annulococcus* James, 1936 ..., *Laingiococcus* Morrison, 1945 ... и *Boreococcus* Danzig, 1980 ... в группу рода *Heterococcus* ... на наш взгляд является спорным», отсутствуют запятые.

На с. 174, 175 нет абзацев.

Выводы в целом соответствуют поставленным задачам, хотя, как уже указывалось выше о пропущенной задаче, на четыре задачи приходится семь выводов.

После выводов представлены практические рекомендации.

Список литературы включает 782 источника, из которых 636 на иностранных языках, и соответствует требованиям оформления.

Приложения (321 страница, с 352 по 673) включают: приложение 1 «Определительная таблица палеарктических семейств кокцид (Coccinea)» и приложение 2 «Сравнительно морфологические описания видов, образ жизни, распространение, изученный материал».

Замечаний нет.

Автореферат полностью отражает содержание, основные положения и основные выводы диссертации.

Диссертация И.А. Гаврилова вносит существенный вклад в познание фауны псевдококцид Палеарктики, содержит большой элемент новизны в отношении их систематики, филогении, цитогенетики и биологии размножения. Результаты получены на большом исследовательском материале. Основные положения диссертации опубликованы в 38 статьях, опубликованных в журналах, входящих в

перечень международных реферативных баз данных и список ВАК, в двух монографиях и трех работах, опубликованных в других изданиях.

Считаю, что по уровню и глубине решаемых задач, большому научному и практическому значению диссертация Ильи Александровича Гаврилова «Морфологические, цитогенетические и онтогенетические основы систематики псевдококцид (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) Палеарктики», соответствует требованиям, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук, а ее автор Гаврилов И.А. заслуживает присуждения искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 - энтомология.

Профессор кафедры общей биологии,
фармакогнозии и ботаники
Федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего
образования «Саратовский государственный
медицинский университет имени В. И. Разумовского»
Министерства здравоохранения Российской Федерации,

доктор биол. наук, профессор
410012 Саратов, Б.Казачья, 112.
89603446347

polukonovanv@yandex.ru

Наталья Владимировна Полуконова

Подписи
ЗАВЕРЯЮ:
Начальник ОК

