

## ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертационную работу Романа Викторовича Яковлева «Древоточцы (Lepidoptera, Cossidae) Старого Света», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология

Диссертационная работа Романа Викторовича Яковлева посвящена семейству древоточцев – сравнительно небольшой группе низших дитризных чешуекрылых, насчитывающей в мировой фауне около 1000 видов. Систематикой этого семейства в прошлом мало кто занимался специально. Можно назвать разве что работы Франца Даниэля середины прошлого века и Пима Схорла 90-х годов 20-го века. Однако Схорл очень рано ушел из жизни, опубликовав в 1990 году единственную серьезную монографию по филогении древоточцев на основе анализа одних только внешнеморфологических признаков. В нашей стране древоточцев изучал Игорь Васильевич Кожанчиков, который готовил по ним монографию в серии «Фауна России и сопредельных стран». Но и он завершить эту работу не успел, оставив после себя лишь рукопись с рисунками, до сих пор хранящуюся в отделении чешуекрылых Зоологического института РАН.

Таким образом, к началу исследований Романа Викторовича Яковлева группа оказалась практически «бесхозной», ее система слабо разработанной, а мировая фауна изученной весьма неполно и фрагментарно. Видовой же состав древоточцев многих локальных и даже региональных, особенно аридных, фаун и вовсе оставался неизвестным. Все эти обстоятельства определяют безусловную актуальность темы рассматриваемой диссертации. Дополнительную актуальность придает ей то обстоятельство, что многие коSSIDы являются вредителями сельского и лесного хозяйства, причем в тропических регионах вред может и недооцениваться, поскольку их гусеницы ведут скрытный образ жизни ризофагов-бурильщиков.

Целью настоящего исследования стало установление фауны, ревизия системы и определение закономерностей распространения древоточцев Старого Света, который понимается несколько расширительно, с включением в него Австралии с Новой Зеландией. Ограничение региона исследования Старым Светом, априорно кажущееся немного искусственным, на самом деле вполне оправданно, учитывая все еще слабую изученность и предполагаемое богатство фауны Нового Света, особенно его Неотропической части. Для достижения заявленной цели диссертант сформулировал следующие задачи: (1) ревизовать таксономическое разнообразие древоточцев Старого Света, (2) разработать общую систему коSSID, (3) построить модель филогении семейства, (4) выявить состав региональных и локальных фаун и определить закономерности распространения группы, (5) определить основные особенности трофических связей в семействе. Эти задачи последовательно решаются в отдельных главах диссертационной работы, которая оформлена в трех томах: основном текстовом и двух томах, содержащих 7 приложений. Текст занимает 249 страниц (со списком литературы – 320) и состоит из Введения и 6 глав.

Глава 1 – История изучения древоточцев (29 страниц). Написана очень подробно и обстоятельно и, по-видимому, исчерпывающе. Вместе с тем, местами она несколько перегружена мелкими деталями, в частности, о дальнейшей судьбе некоторых таксонов. Рубрикация главы очень дробная; подобная дробность может быть уместна в основных содержательных главах, а в литературном обзоре кажется чрезмерной. Основных разделов в главе 4: периоды изучения древоточцев Старого Света; динамика описания новых таксонов; история изучения региональных фаун; фоссилии. Последний раздел смотрится в главе чужеродным, поскольку достоверных ископаемых находок коssid практически нет, и они никак не используются в диссертации в дальнейшем.

Глава 2 – Материал и методы (7 страниц). Использованный в процессе работы над диссертацией материал впечатляет: всего было изучено более 50 тысяч экземпляров. Прежде всего, это собственный материал, собранный в ходе почти полусотни экспедиций в различные регионы азиатской части России, Монголии, северо-западного Китая, в Египет, Южную и Центральную Африку. Кроме того, изучены коллекционные материалы крупнейших музеев России, Украины, Германии, Венгрии, Австрии, Голландии, Бельгии, Франции, Великобритании, Швеции, Японии, а также ряда частных коллекций. Благодаря огромной энергии и коммуникабельности, диссертанту удалось наладить обмен, покупку и получение на исследование материала из самых разных источников от десятков респондентов по всему миру. Особенно следует отметить, что были переисследованы едва ли не все сохранившиеся типовые материалы по коssidам Старого Света и проверены все первоописания таксонов видовой и родовой группы.

Применявшиеся в процессе сбора и обработки материала методы в основном традиционные. Разве что реконструкция филогении проводилась с использованием метода SYNAP, разработанного не так давно новосибирским ботаником К.С. Байковым и до сих пор нечасто встречающегося в энтомологических исследованиях. Как и любой другой метод, он имеет свои преимущества и недостатки, поэтому в докторской диссертации хотелось бы видеть сравнение результатов различных существующих способов реконструкции филогении, или хотя бы знать аргументы автора, по которым он предпочел именно этот метод. Впрочем, диссертант признает, что построенные методом SYNAP схемы являются лишь некими весьма приблизительными моделями филогенеза и имеют предварительный характер. Более детально филогения семейства может быть разрешена лишь после изучения всей мировой фауны. Географические рубежи оценивались по методике И.В. Стебаева и М.Г. Сергеева, широко принятой в ортоптерологических исследованиях и пока в меньшей степени – в исследованиях чешуекрылых. Сходство фаун определялось расчетом коэффициента Жаккара, а полученные матрицы данных обрабатывались методом кластерного анализа и оценивались с использованием метода корреляционных плед.

Глава 3 – Морфология семейства Cossidae (20 страниц). Материалы этой главы в значительной мере основаны на компиляции данных из литературных источников. Так, строение гусениц дано по А.М. Герасимову, строение и мускулатура птероторакса – по М.В. Козлову и П. Схорлу, и т.д. В целом можно сказать, что морфологическое разнообразие и основные таксономические и диагностические признаки представлены в тексте диссертации



достаточно полно. Вместе с тем, изложение материала и иллюстративную часть нельзя признать удачными. Бросается в глаза нечеткость, а иногда и очевидная ошибочность ряда формулировок. Приведу лишь несколько примеров: «гнатос структурирован (как?), при достаточном (??) развитии его ветвей», «склеротизованные тяжи, плотно сращенные с каудальными краями тегумена мембраной», «по бокам винкулума расположены вальвы», «дистальный конец вальвы крайне мобилен», «сильное сращение вальв мембраной», «мощный пальцевидный корнутус, не отделенный от боковой поверхности эдеагуса», «отверстие везики», «проксимальный отдел бурсы» и др. Не очень понятно, что имеется в виду под «асимметричностью» эдеагуса, ведь симметричными или асимметричными могут быть лишь парные структуры. В главе довольно подробно описана мускулатура птероторакса, а вот особенности хорошо изученной мускулатуры копулятивного аппарата самца даже не упоминаются; впрочем, признаки ни той, ни другой при дальнейшем анализе никак не используются. Некоторые представленные в главе рисунки излишне схематичны (рис. 5, 13, 19), а условные обозначения не сопровождаются стрелками, так что иногда их соответствие той или иной структуре неочевидно (рис. 13, 16 и др.). Схематизм рисунков, кстати, порождает сомнения в правомерности описания некоторых близких видов, различающихся лишь тонкими деталями строения гениталий. Вместе с тем, важно отметить, что в главе фактически впервые обобщены морфологические данные по всем фазам развития коssid, а также унифицирована терминология, применяемая для обозначения жилкования и особенно строения гениталий самца. Последнее обстоятельство имеет особое значение для стандартизации, а значит и лучшей сравнимости диагнозов таксонов. В целом, материалы главы носят вспомогательный, во многом технический характер, образуя логический переход к следующей, первой из основных содержательных глав диссертации.

Глава 4 – Система Cossidae Старого Света (115 страниц). В первом разделе более подробно и аналитически, чем в первой главе, рассматривается история развития взглядов на систематическое положение семейства древоточцев и его собственную таксономическую структуру. Написан он в целом неплохо, хотя вряд ли уместно уже в его рамках приводить аргументы в пользу отнесения отдельных родов к тем или иным подсемействам. Это следовало бы сделать в особом разделе, которого очень не хватает для надежного обоснования принимаемой автором системы.

Во втором разделе главы, самом объемном в диссертации (102 страницы) приводятся морфологические характеристики всех 7 подсемейств и 118 родов древоточцев Старого Света. Составлены эти характеристики в целом вполне удовлетворительно и, что особенно важно, единообразно, хотя апоморфные признаки выделяются особо лишь для подсемейств. Не останавливаясь подробно на анализе текста, в котором проскальзывают неточные формулировки признаков, уже отмеченные при анализе главы по морфологии, остановлюсь на двух моментах. Во-первых, бросается в глаза высочайшая таксономическая новизна, привнесенная диссертантом в систематику группы. Им описаны 4 из 7 подсемейств, 51 из 118 родов и 254 вида, то есть почти половина всех таксонов древоточцев фауны Старого Света. Во-вторых, нельзя не отметить, что около половины описанных родов являются олиготипическими (по 2-3 вида), а 36, в том числе 22 описанных автором, включают лишь по

одному виду. Такое обилие монотипических родов вряд ли можно считать оправданным, поскольку система группы сильно дробится и в значительной мере теряет при этом одно из важных своих качеств – прогностичность.

Третий раздел главы посвящен построению модели филогенеза для подсемейств и родов с неуточненным систематическим положением на основе уже упомянутого выше метода SYNAP, с использованием преимущественно морфологических признаков (внешнее строение и гениталии самца), но также и некоторых особенностей образа жизни имаго и гусениц, таких как характер суточной активности или тип питания. Предложенная схема (рис. 25) правильно названа в подрисуночной подписи «моделью филогенеза», но в тексте (стр. 162) почему-то совершенно неправомерно трактуется как возможный вариант «эволюционного сценария». Основные моменты, отображенные на этой схеме – раннее обособление от общего ствола *Zeuzerinae*, последующее уклонение мадагаскарских *Pseudocossinae* и слабая разрешенность дальнейших ветвлений, что, кстати, порождает сомнения в необходимости дробления последнего кластера на отдельные подсемейства. Кроме того, стоит отметить предварительное отнесение рода *Culama* к ветви *Chilecomadinae* и *Dieida* к *Stygiinae*. Вряд ли можно считать оправданным вынесение в приложение таблиц 6 и 7, в которых содержится оценка используемых при построении филогении признаков и распределение их апоморфных и плезиоморфных состояний (приложения 2 и 3, соответственно). Это затрудняет осмысление представленных диссертантом материалов, отрывая аналитическую часть главы от фактологической.

В четвертом разделе рассматривается аналогичным образом построенная модель филогенеза для номинативного подсемейства *Cossinae*, которая носит еще более предварительный характер из-за слабой изученности самок и весьма бедного набора хороших признаков в гениталиях самцов. Именно по этим причинам не было сделано даже попытки построения модели филогенеза для другого крупного подсемейства *Zeuzerinae*, поскольку гениталии последних устроены еще проще, а самки большинства родов неизвестны.

Глава 5 – Анализ распространения *Cossidae* Старого Света – вторая по значению и объему в диссертации (73 стр.). В первом разделе выделены и кратко охарактеризованы основные типы ареалов древоотцов Старого Света, при этом точечные карты видовых ареалов вынесены в приложение 6. За основу классификации палеарктических ареалов принята схема, предложенная А.Ф. Емельяновым, а внепалеарктические ареалы классифицировались самим автором с учетом данных по энтомогеографии Д. Холлвея, Р. Де Йонга и О.Л. Крыжановского. Всего выделено 63 типа ареалов. Палеарктические ареалы (20 типов) разделены на 4 большие группы: полизональные, суббореальные, суббореально-субтропические и субтропические. Ориентальные ареалы представлены 17 типами, Австралийские – 7 типами, Афротропические – 18 типами, а панпалеотропический ареал имеет всего один вид. Учитывая то обстоятельство, что ареалы многих видов до сих пор практически не изучены (более 50 % видов известны по единичным находкам из 1-2 локалитетов), предложенная классификация представляется все же излишне дробной. Особенно это относится к некоторым внепалеарктическим регионам.



Во втором разделе главы рассматриваются закономерности географического распределения коssid в пределах крупных регионов Старого Света: Палеарктики, Ориентальной и Папуасской областей, Австралии и Афротропической области. Для каждого из этих регионов подробно охарактеризованы основные зоогеографические рубежи, центры видового и родового разнообразия и эндемизма. На примере изучаемой группы обсуждаются границы между Палеарктикой и Ориентальной и Афротропической областями. В третьем и четвертом разделах проведен типологический и кластерный анализ неоднородности фауны древоточцев Старого Света. Всего выделено 143 относительно небольших участка, для которых оказалось возможным дать достоверный набор видов. Кластерный анализ осуществлен с использованием коэффициента Жаккара отдельно для видов, родов и надродовых объединений таксонов; он показал наличие 16 кластеров, обозначенных как типы фаун. Методом корреляционных плеяд установлено 6 надтипов фауны: трансемператный, сахаро-центральноазиатский, Африканский, Мальгашский, Ориентальный и Австралийско-Тасманийский. Последний, кстати, правильнее было бы назвать Австралийско-Новозеландским, поскольку он на ошибочно пронумерованном рис. 8 (в тексте стоит между рисунками 36 и 37), включает также Новую Зеландию.

Завершает главу раздел, в котором охарактеризованы фауны крупных зоогеографических выделов – царств, областей, подобластей и надпровинций; за основу при этом взята схема зоогеографического деления суши О.Л. Крыжановского (2002). Новым является выделение Восточно-Гобийского хорона в отдельную надпровинцию, имеющую весьма своеобразную фауну древоточцев.

Глава 6 – Трофические связи Cossidae Старого Света – занимает всего 3 страницы текста, а перечень 60 видов с известными кормовыми растениями вынесен в приложение 7. Совершенно очевидно, что любые заключения о пищевой специализации и приуроченности к тем или иным ботаническим таксонам в условиях, когда трофические связи установлены, да и то частично, лишь для 8 % видов, могут быть лишь сугубо предварительными. Однако и они имеют важное значение, поскольку являются первой попыткой обобщения в данной области.

Завершают работу 8 выводов, которые достаточно убедительно обоснованы в материалах основных глав диссертации и полностью соответствуют ее содержанию. Однако часть выводов (2, 3, 5) сформулированы слишком пространно и перегружены частностями, например названиями родов и отдельных морфологических структур, или же дословно повторяют заключительные фразы соответствующих разделов диссертации.

Список литературы включает 739 названий, в том числе 594 на иностранных языках. Оформлен он в соответствии с существующим ГОСТом, однако не слишком тщательно выверен. В частности, приводятся разные варианты сокращений названий одних и тех же журналов, не всегда правильно указаны названия томов, иногда для статей пишутся не номера страниц, а их общее количество.

Приложение 1 представляет собой каталог древоточцев (Cossidae) Старого Света на 220 страницах. Составлен по традиционному для аннотированных каталогов шаблону, со ссылкой на первоописание таксона, синонимией, указаниями типовых видов (для родов), типовой местности и местах хранения типового материала (для видов), а также с данными об

общем распространении видов. В Приложение 2 вынесена таблица признаков подсемейств и родов с неуточненным положением, взятых для кладистического анализа, и их вес. Всего приведено 35 признаков: 33 морфологических и два экологических (образ жизни имаго и тип питания гусениц). Большинство морфологических признаков относятся к строению гениталий самца, а признаки строения гениталий самки не представлены вовсе; впрочем, это неудивительно, учитывая, что самки известны лишь для ограниченного числа видов и не для всех родов. Приложение 3 – Распределение апоморфных и плезиоморфных признаков (правильнее – состояний признаков) в подсемействах и родах с неуточненным положением. Здесь представлена матрица, в которой кодированы не только апоморфии и плезиоморфии, но и случаи полиморфизма и отсутствия явного вектора признака. Приложение 4 – Признаки родов подсемейства *Cossinae*, взятые для филогенетического анализа, и их вес. Всего приведено 110 признаков, почти исключительно морфологических, большинство из которых относятся к гениталиям самца. Далеко не все они представляются существенными для проведения филогенетического анализа и зачастую касаются столь мелких особенностей строения, что говорить о какой-то полярности вряд ли возможно. К тому же некоторые состояния признаков сформулированы весьма неопределенно, например, «тегумен средней толщины», «вальвы средней длины» и пр. В Приложении 5 дано распределение апоморфных и плезиоморфных признаков в родах подсемейства *Cossinae*. Приложение 6 – Карты ареалов древоточцев Старого Света. Здесь даны точечные карты ареалов для всех 739 видов Старого Света, которые весьма наглядно иллюстрируют и документируют распространение. Хотелось бы только, чтобы эти карты и проставленные на них точки были выдержаны в одном масштабе – тем самым легче было бы их сравнивать между собой. А то в одних случаях не сразу можно догадаться, о каком регионе идет речь (карты 56, 229, 543), а в других размер точек исчезающе мал (карты 89-97). Обращает на себя внимание, что более 380 видов коssid известны по единственному местонахождению, и было бы целесообразно сократить общее число карт, показав на некоторых из них распространение сразу нескольких видов, обозначив их разными значками. Приложение 7 содержит каталог известных к настоящему времени кормовых растений *Cossidae* Старого Света.

В заключение остановлюсь на некоторых замечаниях общего характера. Первое из них касается терминологии. Диссертант не всегда уделяет ей нужное внимание, допуская неточные, двусмысленные, а иногда и откровенно бессмысленные словосочетания, затрудняющие понимание мысли автора. К уже упомянутым при разборе морфологической главы можно добавить такие, как «отсутствие яйцеклада», «рассмотрение [рода] *Culama* в качестве номинативного подсемейства», «эффективность Копетдага», «тенденция бедности фауны», «наличие слабо очерченного переходного кластера», «переходная зона от надтипа фауны», и целый ряд других. Претензии можно предъявить и к последовательности изложения материала. Морфологический обзор носит сугубо описательный характер, тогда как сравнительно-морфологический анализ с построением и поляризацией трансформационных рядов проведен не был или, по крайней мере, остался «за кадром». Приведенная в приложениях авторская интерпретация апоморфных и плезиоморфных состояний признаков постулируется, но никак не обосновывается, в связи с чем у читателя в



ряде случаев возникают закономерные сомнения в ее правомерности. После морфологического обзора и анализа признаков логичнее было бы перейти к построению моделей филогенеза и уже с учетом этих моделей предлагать новую систему группы. Однако в диссертации система предваряет филогенетический анализ; при этом сама система выглядит не столь убедительной, а анализ оказывается некоей самоцелью. Наконец, нельзя не упомянуть явную склонность диссертанта к дробительству, которое проявляется как в таксономической (обилие монотипических таксонов), так и в зоогеографической (обилие узкоареальных видов) частях работы. При этом отсутствие какого бы то ни было анализа индивидуальной и географической изменчивости признаков заставляет задаться вопросом: а все ли описанные по нескольким экземплярам из одной точки морфологически сходные виды действительно имеют видовой статус?

Вместе с тем, несмотря на немалое число замечаний, ни в коей мере не хочу ставить под сомнение общий хороший уровень представленной работы и огромный вклад, внесенный диссертантом в изучение коssid Старого Света. Большинство из этих замечаний носят редакционный характер или могут рассматриваться как пожелания, которые следовало бы учесть в дальнейшей работе. Считаю, что на основании выполненных многолетних оригинальных исследований Романом Викторовичем Яковлевым разработаны теоретические положения, совокупность которых можно квалифицировать как научное достижение в области систематики и зоогеографии изучаемой им группы чешуекрылых. Его работа отличается значительной таксономической и фаунистической новизной, базируется на огромном и в целом вполне корректно обработанном фактическом материале, что обеспечивает достоверность сформулированных выводов. Основные положения диссертации достаточно полно отражены в 86 публикациях, в том числе в двух монографиях и 25 статьях в журналах, рекомендованных ВАК РФ. Автореферат полностью соответствует содержанию работы. Таким образом, диссертация Романа Викторовича Яковлева «Древоточцы (Lepidoptera, Cossidae) Старого Света» соответствует требованиям Постановления Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. №842 «О порядке присуждения ученых степеней», а ее автор заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.05 – энтомология.



Синев Сергей Юрьевич, доктор биологических наук, заведующий лабораторией систематики насекомых, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1; тел. (812) 3281212; e-mail: sergey.sinev@zin.ru