

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Федеральный научный центр биоразнообразия
наземной биоты Восточной Азии»
Дальневосточного отделения Российской академии наук
(ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН)**

690022, г. Владивосток, 22
проспект 100-летия Владивостока, 159
тел.: (423) 231-04-10, факс: 231-01-93
e-mail: info@biosoil.ru

28.09.17 № 16147/1009



"УТВЕРЖДАЮ"
Заместитель директора по науке ФНЦ
Биоразнообразия ДВО РАН
д.б.н., проф.

Евгений Анатольевич Макаренко

"17" сентября 2017 г.

ОТЗЫВ

ведущей организации на диссертацию Д.С. Аристова "РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ
ПРИМИТИВНЫХ ГРИЛЛОНОВЫХ НАСЕКОМЫХ (ИНФРАКЛАСС GRYLLONES, INSECTA)"
представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

Тема диссертационной работы Д.С. Аристова несомненно актуальна. Насекомые являются наиболее разнообразным и биологически успешным классом животных. На суше они населяют практически все местообитания и играют огромную роль в функционировании наземных и пресноводных экосистем. Первые крылатые насекомые известны начиная с карбона, а в современной фауне их описано более одного миллиона видов. Особый интерес представляют начальные этапы дивергенции этой группы, так как именно в палеозое были заложены основы разнообразия насекомых. Исследования карбоновых и пермских гриллоновых (инфракласс Gryllones), которые, по мнению диссертанта, включают и наиболее примитивных известных крылатых насекомых, имеют важное теоретическое значение для общей энтомологии, систематики и филогении насекомых в целом. Кроме того, выявление закономерностей смены комплексов примитивных гриллоновых может быть использовано для корреляции палеозойских отложений.

Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и списка литературы, насчитывающего 293 наименований, в том числе 213 на иностранных языках. Основной текст работы изложен на 238 страницах, включая 43 рисунка и 3 таблицы.

Во "**Введении**" (6 стр.) диссертант акцентирует внимание на актуальности, целях и задачах исследования, его научной новизне, положениях, выносимых на защиту, теоретической и практической ценности работы.

Научная новизна. Впервые ревизован состав всех палеозойских семейств примитивных гриллоновых, уточнено их стратиграфическое распространение и проанализированы данные по динамике разнообразия этой группы в карбоне и перми. Впервые выявлены важнейшие синапоморфии гриллоновых и предложена оригинальная схема филогенетических отношений надотрядов и отрядов инфракласса Gryllones. Автором описаны новые для науки 6 семейств, 55 родов и 87 видов палеозойских гриллоновых.

Глава 1 «**Инфракласс гриллоновых и его место в системе насекомых**» (8 стр.) состоит из 2 подразделов.

В первом подразделе дана общая характеристика инфракласса Gryllones и его примитивных представителей (отряды Paoliida, Eoblattida, Cnemidolestida). Следует отметить, что в диссертационной работе автор последовательно следует системе и номенклатуре высших таксонов насекомых, активно внедряемой московской школой палеоэнтомологов (Родендорф, 1977; Расницын, 1980; Rasnitsyn, Quicke, 2002), согласно которой предлагается распространить правило приоритета на названия таксонов ранга отряда и выше, что не предусмотрено действующим Кодексом зоологической номенклатуры (1999). В результате устоявшиеся в мировой литературе названия отрядов заменяются на новые (например, Orthoptera на Gryllida, Plecoptera на Perlida), а это существенно усложняет восприятие текста большинством современных энтомологов, специально не занимающихся палеонтологическими исследованиями, но интересующихся филогенией и эволюцией насекомых. Впрочем, в диссертации автор довольно часто использует устоявшиеся русские названия, такие как прямокрылые, тараканы, богомолы, термиты, палочники, веснянки и др., что существенно облегчает восприятие текста.

Во втором подразделе кратко, но исчерпывающе изложена история изучения примитивных гриллоновых и изменения взглядов на их систему. Показано, что в систематике примитивных гриллоновых наблюдается ограниченная преемственность от автора к автору, каждый из которых понимает состав одних и тех же таксонов совершенно по-разному. Именно этим обусловлена необходимость ревизии примитивных гриллоновых на уровне выше семейства.

Глава 2 «**Материал и методика**» изложена на 21 странице. В главе показано, что основой для работы послужили коллекции ПИН РАН, где хранится около 3000 экземпляров примитивных гриллоновых, в том числе голотипы более 200 видов. Подробно изложена методика работы с ископаемыми образцами. Особое внимание уделено методам изучения динамики таксономического разнообразия локальных комплексов ископаемых насекомых. Также информативен перечень палеозойских местонахождений примитивных гриллоновых со списками их

систематического состава. В качестве замечания отметим, что на с. 37 у *Tshepanichoptera lacera* отсутствуют данные об авторе и дате описания вида.

В главе 3 «**Морфология и индивидуальное развитие примитивных гриллоновых**» (8 стр.) детально дана номенклатура жилок крыла примитивных гриллоновых, однако полностью отсутствует описание морфологии тела имаго, хотя при реконструкции филогенеза в качестве синапоморфий используются такие признаки, как форма параноталий пронотума и аролия или модификация передних конечностей (см. Главу 7). Автором обобщены и проанализированы сведения об индивидуальном развитии примитивных гриллоновых и уточнена систематическая принадлежность ископаемых нимф. Впрочем, если перенести использованные автором обозначения жилок крыла в главу «Материал и методика», то оставшаяся часть заслуживает выделения в небольшую, но логически обоснованную главу «Индивидуальное развитие примитивных гриллоновых».

Глава 4 «**Классификация палеозойских примитивных гриллоновых насекомых**» (108 стр.) представляет собой монографическую ревизию таксонов примитивных гриллоновых. Автором приведены диагнозы всех известных таксонов (инфракласса, отрядов, подотрядов и семейств) с указанием их синонимии, состава и распространения. Впервые составлены определительные таблицы подотрядов, семейств и родов палеозойских гриллоновых насекомых, проиллюстрированные сведенными в 31 таблицу рисунками практически всех рассматриваемых таксонов. Несомненно, это одна из основных глав диссертации. Особо отметим, что автором описаны новые для науки 4 подотряда, 6 семейств, 55 родов и 87 видов палеозойских гриллоновых. Всего им изучено и ревизовано 157 родов из 29 семейств 3 отрядов, причем 10 названий семейств сведены в синонимы. Значение проделанной А.С. Аристовым работы трудно переоценить. Публикация даже одной этой главы в виде авторской монографии вызовет интерес у всех ученых, занимающихся энтомофауной палеозоя, так как позволяет достоверно идентифицировать все описанные к настоящему времени таксоны гриллоновых.

Глава 5 «**Распространение примитивных гриллоновых**» (51 стр.) состоит из 4 подразделов.

В подразделе 5.1 «Распространение примитивных гриллоновых в палеозое» детально изложены имеющиеся данные по распределению описанных гриллоновых по местонахождениям и ярусам.

В подразделе 5.2 «Связь фаун с палеогеографией и климатом» показано, что в карбоне и перми состав фаун примитивных гриллоновых, расположенных на разных палеоширотах и на разном расстоянии от моря, существенно различается. Установлено, что оптимальными для этих насекомых были прибрежноморские условия, тогда как внутриконтинентальные местонахождения бедны. Впервые показано, что представители отряда Eoblattida были более чувствительны к континентальности климата, а Snemidolestida – менее зависимы от степени удаленности от моря.

Далее в этом подразделе (стр. 167-169) обсуждаются особенности состава пермских фаун, расположенных на разных палеоширотах, однако под явно несоответствующим содержанию подзаголовком «Карбоновые элементы в пермских фаунах».

Подраздел 5.3 «Динамика разнообразия примитивных гриллоновых в палеозое» представляет собой первую попытку количественно оценить направление, динамику и баланс процессов формообразования и вымирания этих насекомых. В пермо-триасовом кризисе примитивных гриллоновых автор выделяет следующие фазы: подготовительную (с позднекунгурского по раннеказанский века), парадоксальную (с позднеказанского по позднесеверодвинский века) и успокоительную (с вятского века перми по анизийский век триаса), тогда как драматическая фаза у примитивных гриллоновых отсутствует из-за почти полного прекращения формообразования после раннеказанского века.

Завершает главу подраздел 5.4 «Распространение мезозойских примитивных гриллоновых», в котором автор иллюстрирует постепенное вымирание этой группы, представленной в современной фауне единственным немногочисленным семейством отряда Eoblattida.

Глава 6 «**Экология примитивных гриллоновых**» (7 стр.) посвящена реконструкции внешнего облика и образа жизни отрядов Paoliida, Snemidolestida и Eoblattida. Показано, что представители отряда Paoliida вели образ жизни облигатных, малоподвижных фитофилов, питающихся содержимым спорангиев. Карбоновые фитофильные представители отряда Snemidolestida вели хищный образ жизни и больше всего напоминали богомолы, а пермские формы утратили связь с растениями и перешли к обитанию в подстилке. Палеозойские представители отряда Eoblattida габитуально сходны с тараканами. Они были специализированными обитателями подстилки, а по типу питания – сапрофагами, но некоторые формы с крупной, подвижной головой и мощными челюстями, вероятно, сочетали хищничество с сапрофагией или были облигатными хищниками.

Глава 7 «**Филогения надотрядов и отрядов Gryllones и историческое развитие инфракласса в палеозое**» (22 стр.) разделена на 8 подразделов. Сразу отметим, что подраздел 7.1 логичнее было бы изложить во втором подразделе главы 1, где изложена история изучения примитивных гриллоновых и изменения взглядов на их систему, а подраздел 7.2 следовало бы поместить в главу 2, специально посвященную материалам и методам.

Наиболее примитивными крылатыми насекомыми считаются карбоновые (намюрские и ранневестфальские) представители отряда Paoliida, отнесенного автором к надотряду Paoliidea инфракласса Gryllones. Однако включению паолиид в этот инфракласс препятствует отсутствие у них основной синапоморфии гриллоновых – подворачивающейся в покое анальной области заднего крыла (см. рис. 7.1). Вероятно, было бы более предпочтительным оставить паолиид в качестве отдельной кагорты (Расницын, 1980) или отряда Paoliida (Rasnitsyn, Quicke, 2002) как

предковой формы, от которой, по всей вероятности, произошли оба инфракласса крылатых насекомых (Gryllones и Scarabeones). А в остальном предложенная А.С. Аристовым схема филогенеза гриллоновых не вызывает серьезных возражений. На основании анализа литературных данных и собственных исследований автор считает, что предком современных надотрядов веснянкообразных и прямокрылообразных был отряд *Cnemidolestida*, тогда как тараканообразные (включая эмбий и современных мантофазматид) обособились в разные геологические эпохи от представителей отряда *Eoblattida*.

В «**Заключении**» (1 стр.) кратко обобщено основное содержание диссертации.

Выводы (1 стр.) завершают основную часть диссертации и отражают ее содержание.

Список литературы (22 стр.) включает 293 источников, из которых 213 на иностранных языках.

Автореферат адекватно отражает содержание диссертации. Основные результаты диссертации опубликованы в 98 научных работах, в том числе в 66 статьях в журналах из перечня ВАК и изданиях, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования, а также в 6 разделах коллективных монографий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полная ревизия палеозойских гриллоновых насекомых, диагнозы таксонов с указанием их синонимии, состава и распространения, а также оригинальные определительные таблицы представляют особую ценность для широкого круга палеоэнтомологов и открывают новые перспективы их исследования. Результаты исследований примитивных гриллоновых имеет важное теоретическое значение для общей энтомологии, систематики и филогении как инфракласса *Gryllones*, так и насекомых в целом, равно как и для эволюционной теории. Выявленная зависимость фаун примитивных гриллоновых от степени континентальности климата делает эту группу важной для палеоэкологических реконструкций. Результаты многолетнего изучения палеозойских гриллоновых могут быть использованы для оценки как ископаемого биоразнообразия, так и моделирования его динамики. Выявленные комплексы примитивных гриллоновых и определение закономерностей их смены позволяет использовать полученные результаты для корреляции палеозойских отложений. Материалы диссертации, опубликованные в разные годы, могут быть включены в курсы лекций по палеонтологии, зоологии беспозвоночных, энтомологии и эволюционному учению для студентов биологических и геологических факультетов ВУЗов.

Сделанные замечания носят преимущественно технический или рекомендательный характер, связаны с большим и многоплановым объемом выполненной работы, и не умаляют достоинств диссертации.

Считаем, что работа Даниила Сергеевича Аристова содержит новые теоретические обобщения, основанные на изучении палеозойских гриллоновых, и представляет собой заметный вклад в изучение класса насекомых в целом. Диссертация соответствует требованиям Положения о присуждении ученых степеней, а ее автор, Даниил Сергеевич, безусловно, заслуживает присуждения ему ученой степени доктора биологических наук по специальности 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия.

Отзыв заслушан и обсужден на заседании лаборатории энтомологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН 26 сентября 2017 г., протокол № 11.

Доктор биологических наук по специальности
03.02.05 – энтомология, профессор,
заведующий лабораторией энтомологии

Аркадий Степанович Лелей

Доктор биологических наук по специальности
03.02.05 – энтомология, профессор,
главный научный сотрудник лаб. энтомологии

Сергей Юрьевич Стороженко

Кандидат биологических наук по специальности
03.02.05 – энтомология,
старший научный сотрудник лаб. энтомологии

Владимир Николаевич Макаркин

А.С. Лелей, С.Ю. Стороженко
Подпись *В.Н. Макаркин* заверяю
Ученый секретарь
ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН
О.Корень к.б.н. О.Г.Корень