

## ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

кандидата биологических наук, старшего научного сотрудника Института биологии  
внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН А.А. Прокина на диссертацию

**Храмова Александра Валерьевича**

**«ЮРСКИЕ СЕТЧАТОКРЫЛЫЕ (INSECTA: NEUROPTERA)**

**ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ»,**

представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук  
по специальности 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия.

Сетчатокрылые (Neuroptera) – один из древнейших отрядов Holometabola, который известен с нижней перми. В наши дни сетчатокрылые распространены всемирно, кроме Антарктиды, насчитывается более 5000 видов из 15-17 семейств, что сопоставимо с числом вымерших семейств. На сегодняшний день не существует общепринятой системы и филогении отряда. Во многом это обусловлено тем, что ископаемые таксоны выделяются преимущественно по признакам жилкования крыльев, что затрудняет их сопоставление с рецентными, морфология которых изучена значительно полнее и их жилкованию уделяется недостаточно внимания.

Юрский этап эволюции сетчатокрылых, во время которого происходило возникновение ряда рецентных и вымерших семейств, известен исключительно из местонахождений Европы и Азии, причем коллекции из Центральной Азии составляют не менее трети доступного материала.

До исследований Александра Валерьевича Храмова, этот материал не был в достаточной степени описан и систематизирован. Это не позволяло составить целостное представление о юрских сетчатокрылых с одной стороны, а с другой, на основании находок данного отряда насекомых, уточнить стратиграфические, биогеографические и экологические особенности юрских насекомоядных местонахождений Центральной Азии. В связи с вышесказанным актуальность темы диссертационного исследования, выбранной А.В. Храмовым, не вызывает сомнений.

Рецензируемая диссертационная работа удачно названа, имеет стандартное построение. Она состоит из введения, шести глав, заключения и списка литературы, проиллюстрирована 41 рисунком, содержит одну таблицу.

Во **введении** (стр. 4-7) автором хорошо обоснована актуальность темы исследования и показана ее разработанность, удачно сформулированы цель и задачи, научная новизна полученных результатов, их теоретическая и практическая значимость. Здесь же кратко описаны методы исследования, сформулированы положения, выносимые на защиту; приведены сведения об апробации результатов и благодарности.

На наш взгляд, в этом разделе при формулировании научной новизны и положения 2 для описания временной когорты таксонов применена неудачная грамматическая форма «среднеюрская-нижнемеловая», следовало бы – «среднеюрско-нижнемеловая».

**Глава 1** (стр. 8-10) – это обзор литературы, посвященной изучению юрских сетчатокрылых. В главе приводится полный обзор литературы о юрских сетчатокрылых Центральной Азии, а также основные работы, в которых описаны насекомые данного отряда из местонахождений юры Европы.

В то же время, литература, посвященная сетчатокрылым, описанным из китайского местонахождения Даохугоу, освещена крайне недостаточно, что ухудшает общее впечатление от главы.

**Глава 2** (стр. 11-30) «Отряд Neuroptera» состоит из трех разделов, в которых рассматриваются система и биология современных Neuroptera, строение их крыльев и номенклатура жилкования, палеонтологическая летопись отряда.

В первом разделе главы автор излагает существующие представления о системе отряда, принимая его в объеме 16 рецентных и 14 вымерших семейств, и указывает, что по мере изучения материала количество вымерших семейств может возрасти. Далее приводятся данные о существенных различиях в размере и строении крыльев современных сетчатокрылых, известные переходы к двукрылости, как свидетельства значительного разнообразия внешнего облика Neuroptera. Автор указывает, что, несмотря на это большое разнообразие, монофилия отряда не вызывает сомнений, так как подтверждается аутапоморфией – строением ротового аппарата личинок. В связи с этим уникальным строением сосательного ротового аппарата обсуждается образ жизни и питание личинок, а затем перечисляются их другие отличительные особенности – замкнутая средняя кишка, наличие мальпигиевых сосудов, впадающих в заднюю кишку и вырабатывающих шелк.

В данном разделе автор рассматривает различные взгляды на систему и филогению отряда, учитывая палеонтологические данные, и указывает, что в современных филогенетических построениях жилкованию крыльев сетчатокрылых уделено недостаточно внимания, что логически подводит нас к следующему разделу главы.

В разделе 2.2 «Строение и номенклатура жилкования Neuroptera» приведена принятая в диссертации номенклатура жилкования, различные взгляды на строение медиальной жилки, из которых им принимается наиболее распространенная среди палеоэнтомологов концепция Мартынова. Здесь же рассматривается опушение крыльев, наличие трихозорий, нигмат,

птеростигмы, рельеф, а также более подробно – ступенчатые ряды поперечных жилок и типы ветвления продольных.

В третьем разделе главы «Палеонтологическая летопись Neuroptera» приведен подробный поэтапный обзор ископаемых сетчатокрылых от перми до кайнозоя, особенностей их морфологии, дана развернутая характеристика наиболее богатых комплексов Neuroptera основных лагершеттов. Отдельно от местонахождений в осадочных породах рассмотрены меловые и позднеэоценовые янтари.

В качестве замечаний к главе можно указать на ее неудачное название, которое следовало бы уточнить, так как принятое автором «Отряд Neuroptera» – слишком общее, не раскрывающее конкретику содержания. То же относится к разделу 2.2, который следовало бы назвать «Строение крыльев и номенклатура жилкования Neuroptera», так как кроме жилкования в нем рассмотрены и другие морфологические особенности крыльев.

На стр. 20 при описании тафоценоза Даохугоу конхострак следовало бы упоминать в кавычках, так как в настоящее время таксон Conchostraca считается сборной группой, представленной в рецентной фауне тремя отрядами Spinicaudata, Laevicaudata и Cyclestherida. При рассмотрении формации Исянь следовало бы более критично относиться к датировке всей формации как аптской, указывать конкретные местонахождения, из которых происходят находки сетчатокрылых. Действительно, как указывалось нами ранее (Kirejtshuk et al., 2010) в местонахождениях этой формации из провинции Хебей присутствуют типичные нижнемеловые жуки *Coptoclava longipoda* Ping, 1928, в то время как в местонахождениях из провинции Ляонин их нет, а по комплексу жесткокрылых эти местонахождения имеют весьма своеобразный облик. В.Н. Макаркин с соавторами при составлении обзора фауны сетчатокрылых Исяня, принимает оценки возраста различных местонахождений провинции Ляонин как верхний баррем-нижний апт, нижний апт и т.д. (Makarkin et al., 2012). Также следовало бы указать серии и толщи из которых происходят находки Neuroptera в местонахождении Бон-Цаган. Оно формировалось длительное время, причем толщи дунд-аргалантской серии возможно имеют юрский возраст (Синица, 1993; Пономаренко, Прокин, 2014). Это не позволяет определять общий временной отрезок формирования местонахождения в целом как баррем-апт, что сделано автором.

**Глава 3** (стр. 31-41) посвящена описанию материалов и методов исследования. Здесь указано общее количество обработанного материала, описаны местонахождения центрально-азиатских Neuroptera, предполагаемые условия их формирования и возможные датировки, состав тафоценозов.

На стр. 36 сказано «в водной энтомофауне доминируют личинки ручейников (домики)», что не совсем верно, так как большое количество домиков ручейников совсем не обязательно

указывает на доминирование их личинок в палеоводоеме. Оно может быть вызвано транспортом из впадавших в палеоводоем водотоков и более успешным захоронением домиков в отличие от трупов насекомых. Лучше было бы написать: «в тафоценозе доминируют домики ручейников». В легенде рис. 3 замечены опечатки – не отображены знаки перед указанием доли сетчатокрылых от общего числа найденных насекомых.

**Глава 4** (стр. 42-78) содержит обзор фаун юрских Neuroptera Центральной Азии. В главе дается общая характеристика комплексов сетчатокрылых каждого местонахождения и обзор по семействам, с указанием основных отличительных особенностей видов и обсуждением их систематического положения. Наиболее подробно рассмотрены самые богатые находками сетчатокрылых местонахождения Сай-Сагул и Каратау. На основании строения заднего крыла *Sauktangida aenigmatica* Khramov, 2014 из местонахождения Саук-Таньга реконструируется процесс постепенного соединения жилок MA и Rs в семействе Osmilydae. При рассмотрении калиграмматид из Каратау автор обобщает данные об их биологии и распространении. Особенно интересно предположение автора об опылении и питании сетчатокрылых этого семейства на хейролепидиевых и гнетовых, что, кроме строения их ротового аппарата, косвенно подтверждается совпадением их хронологического и территориального распространения со встречаемостью хейролепидиевого комплекса (*Classopollis-Brachyphyllum-Pagiophyllum*). Здесь же рассмотрены основные этапы эволюционной истории хризопид, в том числе делается оригинальное предположение о вымирании Limaiinae в связи с появлением муравьев, от которых они не сумели выработать эффективных способов защиты. Также весьма интересны и рассуждения диссертанта о причинах относительно низкого эволюционного успеха мантиспид, по сравнению с богомолами, характеризующимися тем же типом жизненной формы с передними хватательными конечностями. Автор связывает это с лимитацией размеров имаго мантиспид количеством питательных веществ в теле жертвы личинки. На примере эволюции беротид, которые в ходе эволюции существенно изменили спектр экологических ниш, мало изменившись морфологически, автор подтверждает ограниченные возможности применения принципа актуализма в палеонтологических реконструкциях.

На наш взгляд, безусловно, интересное и важное содержание главы 4 в отношении биологии юрских сетчатокрылых и эволюционной роли их адаптаций было бы лучше выделить в отдельную главу, не смешивая с обзором фаун.

**Глава 5** (стр. 79-136) представляет собой иллюстрированные описания 16 родов и 33 видов Neuroptera, сделанные автором. Во всех описаниях присутствуют сведения об этимологии названия, сравнительные характеристики. Для родов указаны типовые виды и видовой состав. В видовых описаниях указаны голотипы с указанием адреса местонахождения и его возраста,

типовые серии, места хранения материала, приводятся промеры и иллюстрации. В некоторых сложных случаях (например, стр. 123: *Prohemerobius minor* Khramov, 2011) в описаниях добавляется еще один раздел – замечания, в котором излагаются авторские взгляды на предпочтительное место в системе и объем того или иного таксона.

На стр. 107 устанавливается новая синонимия родов *Kalligrammula* Handlirsch, 1919 и *Limnogramma* Ren, 2003, которая, однако, никак не объясняется и не доказывается. Это, на наш взгляд, является очевидным недостатком работы.

**Глава 6** (стр. 137-155) посвящена сравнительному анализу фаун юрских сетчатокрылых Центральной Азии. В ней рассматривается сходства и различия локальных палеофаун отдельных местонахождений Центральной Азии между собой и с другими местонахождениями юры, прежде всего – китайским лагерштеттом Даохугоу. Автор убедительно доказывает преимущество использования для сравнительного анализа фаун таксонов родового ранга, а также необходимость привлечения для анализа немногочисленных коллекций. В первом разделе главы последовательно проводится сравнение количественного состава наиболее богатых юрских местонахождений – Каратау и Даохугоу, затем в этот анализ добавляются монгольские местонахождения. Установлено, что фауна сетчатокрылых Каратау ближе таковым Исяня и Байсы, чем Даохугоу и монгольских местонахождений, что объясняется автором биогеографическими причинами – существованием Монголо-Охотского моря, разделявшего Азию до начала мела. В разделе 6.2. выделяются две временных когорты сетчатокрылых: юрская и «среднеюрская-нижнемеловая» (см. замечание об этом термине выше). Для надежного отделения юрской когорты применены три необходимых и достаточных на наш взгляд критерия, которым должны удовлетворять таксоны: (1) встречаются в местонахождениях заведомо более древних, чем Даохугоу и Каратау, (2) имеются в средней или верхней юре, (3) отсутствуют в нижнем мелу. Этот подход является весьма важным методологическим достижением диссертанта. В разделе 6.3 рассматриваются изменения в фауне Neuroptera Азии, которые произошли на временном интервале от Сай-Сагула до Даохугоу и Каратау. Автор вполне доказательно связывает эти изменения с климатическим сдвигом в сторону аридизации на территории Центральной Азии в батский век, ориентируясь на представления Вахрамеева (1988 и др.) о росте концентрации пыльцы *Cassopollis* как индикаторе именно этого процесса. Важно, что автор различает и региональные особенности расположения местонахождений, в частности, для Исяня незначительный процент *Cassopollis* объясняется более влажным климатом, характерным для побережья Тетиса. В заключении раздела 6.3 сказано, что вымирание представителей среднеюрско-нижнемеловой когорты в конце нижнего мела могло быть связано не только с климатическими изменениями, но и с меловым биоценоотическим кризисом, который затронул

множество групп насекомых, что в особенности касается сетчатокрылых, напрямую ассоциированных с голосеменными растениями, таких как Kalligrammatidae для которых экспансия покрытосеменных могла стать непосредственной причиной исчезновения. В разделе 6.4. приводится полный систематический список сетчатокрылых, описанных из юры Центральной Азии. Раздел 6.5 представляет собой таблицу, в которой обобщены данные о распространении семейств и родов Neuroptera, известных из юры Центральной Азии, с учетом их находок в других регионах и в мелу.

В качестве основного замечания к разделу 6.1 можно привести отсутствие применения каких-либо индексов сходства-различия фаун. Существует большое число качественных и количественных индексов сходства-различия многовидовых совокупностей, которые давно применяются в таксономическом анализе. Они широко используются в палеоэнтомологии, в том числе отечественной, начиная с работ А.Г. Пономаренко, А.П. Расницына (1966), А.П. Расницына (1972) и др. Существуют даже специальные пакеты статистических программ для палеонтологов (PAST), позволяющие разными способами визуализировать полученные данные. Безусловно, применение индексов сходства-различия и вариантов их визуализации позволило бы более глубоко проанализировать обнаруженные автором закономерности и облегчить их понимание для читателей. Неудачным представляется название подраздела «6.1.2. Фауны Каратау, Даохугоу и монгольских местонахождений (Бахар, Хоутийн-Хотгор, Шар-Тэг)», так как в тексте и на рис. 40 приводятся данные о составе фауны центрально-азиатского местонахождения Сай-Сагул, а на том же рисунке, кроме того, по литературным данным о Байсе и Исяне. На наш взгляд, весьма интересным для сравнения палеоэнтомокомплексов был бы анализ данных о доле сетчатокрылых от общего числа найденных насекомых, содержащиеся в легенде рис. 3 (стр. 32), который, к сожалению, не проведен. В рисунке 41 (стр. 147) неверно названо местонахождение «Ошин-Боро-Ула», следует писать «Ошин-Боро-Удзюр-Ула». Таблица 1 (раздел 6.5) содержит пустые ячейки, что нежелательно для научных работ, их стоило бы заполнить обозначениями отсутствия тех или иных таксонов.

**Заключение** (стр. 156-157) состоит из четырех хорошо сформулированных и обоснованных выводов, которые полностью соответствуют поставленной цели и задачам, свидетельствуют об их выполнении в ходе диссертационного исследования. Также в заключении приводятся рекомендации и перспективы дальнейшей разработки темы, которые представляются весьма удачными и многообещающими для изучения данного отряда насекомых.

**Список литературы** (стр. 158-173) включает 223 источника, из которых 184 – на иностранных языках.



Оценивая диссертацию Александра Валерьевича Храмова в целом, следует отметить, что она представляет собой актуальное и законченное исследование, выполненное на высоком профессиональном уровне, основывается на большом фактическом материале и всестороннем анализе мировой литературы по рассматриваемой тематике. Рецензируемая диссертация содержит интересные и важные выводы о юрском этапе эволюции сетчатокрылых, составе их фаун, а также об исторических и биогеографических связях этих фаун, что позволяет более широко использовать Neuroptera в стратиграфических целях. В диссертации сделано большое количество оригинальных хорошо обоснованных предположений об особенностях биологии и экологии юрских сетчатокрылых, возможных причинах эволюционного успеха и вымирания отдельных групп, связи фауногенеза с климатическими и экосистемными перестройками. Работа проиллюстрирована большим количеством оригинальных рисунков хорошего качества. Сделанные выше замечания в целом не снижают высокую оценку диссертационного исследования А.В. Храмова.

Автореферат диссертации полностью отражает ее содержание.

Диссертация А.В. Храмова «Юрские сетчатокрылые (Insecta: Neuroptera) Центральной Азии» в полной мере отвечает требованиям, предъявляемым к диссертациям на соискание степени кандидата биологических наук по специальности 25.00.02 «Палеонтология и стратиграфия», а ее автор АЛЕКСАНДР ВАЛЕРЬЕВИЧ ХРАМОВ заслуживает присуждения искомой степени.

(А.А. Прокина)

Прокин Александр Александрович,  
кандидат биологических наук,  
старший научный сотрудник  
лаборатории экологии водных беспозвоночных,  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Паланина Российской Академии Наук  
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, ИБВВ РАН  
(48547)24124 (р.т.)  
8-910-3445630 (моб.т.)  
e-mail: [prokina@mail.ru](mailto:prokina@mail.ru)

«Я, Прокин Александр Александрович, даю согласие на включение своих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета и их дальнейшую обработку».

19 января 2015 г.

(А.А. Прокина)

Подпись старшего научного сотрудника  
ИБВВ РАН А.А. Прокина удостоверяю

зам. директора ИБВВ РАН по науке,  
д.б.н. В.Т. Комов

