

ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

на диссертационную работу Аристова Даниила Сергеевича «Ранняя эволюция примитивных гриллоновых насекомых (Insecta: Gryllones)», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

Диссертационная работа посвящена анализу, на основе изученного фактического материала, исторического развития трех отрядов примитивных гриллоновых насекомых (Paoliida, Cnemidolestida, Eoblattida) в палеозое, их филогенетических взаимоотношений и отношений с другими гриллоновыми. В связи с этим актуальность проведенных диссертантом многолетних исследований и подготовки им обобщающей работы сомнений не вызывает.

До проведенной диссертантом очень большой и глубокой работы в течение ряда лет исследования в таком объеме и в таком аспекте не проводились. При этом в процессе проведения целенаправленных исследований диссертант на основе результатов изучения морфологии представителей отрядов пересмотрел систематический состав и последовательность смены комплексов палеозойских примитивных гриллоновых, описал историческую динамику разнообразия и реконструировал их экологические особенности. В результате таксономических исследований при достижении поставленной цели Д.С. Аристов, один и в соавторстве с коллегами, описал 6 новых для науки семейств, 55 родов и 87 видов. Таким образом, новизна научных достижений, положений и выводов, содержащихся в диссертации, несомненны.

В целом, весь комплекс полученных диссертантом результатов, представляет собой крупный вклад в разработку вопросов систематики, филогении и эволюции примитивных гриллоновых и всего инфракласса Gryllones, а, в целом, и всех насекомых. Полученные результаты имеют серьезное значение в развитии общих вопросов эволюционной теории, а в практическом отношении – для палеоэкологических реконструкций и

прогнозирования возможных биосферных изменений.

Диссертантом изучены огромные материалы Палеонтологического института РАН, включая собранные им самим в различных регионах Палеарктики и за её пределами, материалы коллекций ряда других отечественных и зарубежных музеев. Достоверность полученных результатов сомнений не вызывает, учитывая тщательность их обработки и анализа, которая отражается во всех разделах диссертации. Все исследования, результаты которых отражены в диссертации, выполнены лично диссертантом. Они отражены в опубликованных Д.С. Аристовым 7 монографиях и 98 статьях. Личный вклад диссертанта в разработку научной проблемы – основной, а в подготовку диссертации – абсолютный. При проведении всех исследований диссертант обработал и проанализировал огромный фактический материал, репрезентативность которого очень высока.

Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 286 источников, иллюстрирована 43 рисунками.

В главе 1 «Инфракласс гриллоновых и его место в системе насекомых» даются общая характеристика инфракласса Gryllones и его примитивных представителей (отрядов Paoliida, Eoblattida и Cnemidolestida). В общих чертах излагаются современные представления о филогенетических связях с более продвинутыми группами, включая современные (раздел 1.1 данной главы). Кроме того, описывается история изучения примитивных гриллоновых и изменения взглядов на систему высших таксонов этой группы (раздел 1.2).

В традиционной главе 2 «Материал и методика» приводятся сведения об изученном диссертантом материале многочисленных отечественных и зарубежных коллекций из 35 палеозойских местонахождений (раздел 2.1). Они дают представление о достаточно обширной географии изученных образцов примитивных гриллоновых. В той же главе излагаются подходы и методы исследования и анализа на всех этапах выполненного исследования (раздел 2.2). Используемые диссертантом показатели облика фауны, ее обновления и оборота, несомненно, повышают уровень объективности результатов анализа

полученных данных. Описание в той же главе местонахождений примитивных гриллоновых с их географической и стратиграфической характеристиками, сопровождаемыми фаунистическими списками (раздел 2.3), дает достаточно полное представление об известном к настоящему времени распространении представителей исследованной группы ископаемых насекомых.

Глава 3. «Морфология и индивидуальное развитие примитивных гриллоновых» содержит базовые сведения, лежащие в основе всех других направлений исследования – таксономического, филогенетического и эволюционного. Особо обращает на себя внимание вывод диссертанта о том, что примитивные гриллоновые, представители пермских эоблаттидовых насекомых семейства *Atactophlebidae*, развивались только по типу гемиметаболии, без стадии субимаго, что уже позволяет достаточно четко отделить их от *Libellulidea* и *Ephemeridea*. При этом археметаболия, по представлениям диссертанта, должна быть свойственна паолиидовым, потомками которых являются палеодиктиоптероиды и поденки. Уже на этом основании напрашивается вывод о парафилетическом происхождении примитивных гриллоновых. В случае кнемидолестидовых было показано, что крылья, интерптерированные прежде как субимагинальные и имагинальные крылья, в действительности, относятся к особям разных родов и видов. Объяснение диссертантом крылового полиморфизма эоблаттидовых брахиптерией – логично. При этом возникает вопрос – что лежит в основе уменьшения подвижности особей в личиночной фазе и брахиптерии имаго?

В главе 4. «Классификация палеозойских примитивных гриллоновых» отражены результаты многолетней таксономической работы диссертанта, в результате которой описаны 4 подотряда 6 семейств, 55 родов как новые для науки, 10 семейств сведены в синонимы, проведены другие таксономические и номенклатурные действия. Приведенные в диссертации оригинальные описания всех таксонов примитивных гриллоновых ранга семейства и выше дают целостную картину об объеме этой обширной базисной для всех насекомых группе. При этом выполнен детальный анализ диагностических

морфологических признаков, необходимых для построения системы исследуемой группы и реконструкции филогенеза.

Глава 5. «Распространение примитивных гриллоновых» – одна из основных. Перечисление обнаруженных в разные века Пермского периода ископаемые остатки примитивных гриллоновых (раздел главы (раздел главы 5.1) воссоздают общую картину встречаемости разных семейств. Сравнительный анализ встречаемости примитивных гриллоновых в перми на разных широтах и на разных по степени континентальности территориях (раздел 5.2) привел диссертанта к выводу о преимущественном заселении ими территорий с семиаридным увлажненным климатом. В определенном противоречии с таким выводом находятся свидетельства, приведенные диссертантом, о преобладании карбоновых реликтов в перми нескольких семейств кнемидолестидовых в высоких широтах. При этом отличие от кнемидолестидовых, карбоновые семейства эоблаттидовых в перми приурочены к прибрежноморским семиаридным условиям умеренных широт. Остается неясным из текста диссертации, какая возможная причина лежит в основе этих палеогеографических особенностей исследованных групп – различные экологические требования у их представителей или же недостаточный объем материала для проведения более детального анализа?

Использование показателей облика фауны, индекс ее обновления оборота (раздел 5.3) позволил Д.С. Аристову провести качественный анализ динамики разнообразия примитивных гриллоновых в палеозое и выявить доминирующие отряды в отложениях разных веков карбона и перми. Отчетливо, на объективной основе, установленные два этапа динамики разнообразия, с ростом разнообразия примитивных гриллоновых в период с намюрского века карбона по кунгурский век перми и его угасания в период с уфимского века перми по современность, отражают общие исторические процессы эволюции базовой группы насекомых практически за всю историю существования этого класса. Более детальный анализ динамики разнообразия примитивных гриллоновых позволил диссертанту выделить еще три более кратких этапа их

эволюции в палеозое и начале мезозоя, начиная с появления группы. При этом диссертант не просто констатирует смены фаун разных отрядов и изменения их объемов, но и увязывает эти процессы с динамикой климатических условий, а также и с тафономическими обстоятельствами. Такой разносторонний анализ придает результатам анализа объективность и целостность создаваемой реконструкции исторического развития примитивных гриллоновых, которое прошло и через время пермотриасового кризиса биосферы.

В главе 6 «Экология примитивных гриллоновых» диссертант сделал по большинству обсуждаемых положений вполне обоснованную попытку увязать образ жизни представителей трех анализируемых отрядов с особенностями их морфологии. Вполне убедительны доводы в пользу слабого полета и питания паолиидовых спорангиями растений, на которых они обитали. В то же время, не столь убедительны доказательства в пользу хищничества части эоблаттидовых и переход хищных кнемидолестидовых, от обитания на растениях в карбоне к обитанию в подстилке в перми.

Филогенетические взаимоотношения надотрядов и отрядов инфракласса Gryllones и их историческое развитие в палеозое детально рассмотрены в одноименной главе 7. На основе критического рассмотрения предложенных ранее филогенетических схем и противоречий между ними (раздел 7.1), диссертант доказательно сформулировал свои предложения в отношении филогении низших гриллоновых. При этом Д.С. Аристов использовал комплекс подходов, включающих методы кладистики, молекулярной филогенетики, и филетики (раздел 7.2). На основе комплекса плезиоморфий морфологического и биологического характера диссертант доказывает наибольшую примитивность отряда Paoliida, с которыми наиболее тесно филогенетически связаны Snemidolestida (раздел 7.3). В пределах же последнего на основе синапоморфий жилкования крыльев вполне очерчивает основные линии эволюции, начиная от гипотетических, сходных с карбоновыми представителями семейства Spanioderidae (раздел 7.4). При этом современными потомками сестринских групп сформировавшегося в перми семейства Tyllardembiidae являются отряды

веснянок и ухверток (раздел 7.5). Характерное для прямокрылообразных жилкование карбоновых кнемидолестидовых семейства *Parmapteridae* дает основание диссертанту рассматривать их в качестве предков всего надотряда *Orthopteridea* (раздел 7.6). От общего же предка с кнемидолестидами произошли примитивные *Eoblattida* ставшие предками всего надотряда *Blattidea* (раздел 7.7). В разделе 7.8. на основе жилкования и, прежде всего особенностей жилки CuA приводит четкие доводы в пользу происхождения богомолов и термитов от сходных с *Eoblattidae*, но с менее полимеризованной CuA , такой, например, как у *Cacurgidae*).

Построенная диссертантом филогенетическая схема на основе рационально и продуманно отобранных морфологических синапоморфий ископаемых и современных гриллоновых во многом совпадает с молекулярными схемами предыдущих авторов. Преимущество же схемы Д.С. Аристова заключается в использовании реальных особенностей организации филогенетически связанных древних групп. Этим же объясняются и предлагаемые диссертантом исправления явно ошибочных представлений молекулярных филогенетиков в отношении, например, филогенетических и таксономических взаимоотношений современных тараканообразных, прямокрылых, эмбий и палочников.

В заключении и выводах диссертации Д.С. Аристов четко и логично излагает суть основных положений, основанных на выполненной огромной работы по изучению древних гриллоновых насекомых в таксономическом, филогенетическом и эволюционном аспектах.

В качестве замечаний я хотел бы только отметить некоторую нечеткость доказательств в отношении предполагаемого образа жизни некоторых гриллоновых, представленного в главе 6. В частности, вытянутое, гибкое тело, с укороченными ногами и мягкие крылья со слаборельефным жилкованием пермских *Cnemidolestida* не обязательно свидетельствуют об обитании в подстилке. Пример, хотя и не относящийся к рассматриваемой группе, – поденки, которые обладают такими же чертами. Точно так же, на основе

сохранения у части представителей этого же отряда облика карбоновых формы не можем утверждать сохранение того же образа жизни и характера питания. Аналогично, палеозойские Eoblattida с крупной, подвижной головой и мощными челюстями, определенно были хищниками. Но почему при этом они могли сочетать хищничество с сапрофагией остается неясным.

Кроме того, как было уже отмечено выше при обсуждении главы 3 «Морфология и индивидуальное развитие примитивных гриллоновых», остается открытым вопрос, каковы причины развития брахиптерии у имаго эоблаттидовых? Как известно, при малоподвижности личинок у имаго могут быть хорошо развитые крылья, причем обеих их пар.

Высказанные здесь замечания носят скорее дискуссионный характер и не отражаются на логичном отражении результатов проведенного фундаментального исследования, глубине и качестве их изложения в диссертации.

Заключение.

Диссертационная работа Д.С. Аристова выполнена на высоком научном уровне. Результатом работы является решение важной задачи актуального направления в решении проблем систематики, морфологии, филогении и эволюции низших гриллоновых насекомых в палеозое. Приведенные результаты Д.С. Аристова можно классифицировать как новые, обоснованные и имеющие большое научное и практическое значение. Диссертация написана доходчиво, грамотно и аккуратно оформлена. Автореферат соответствует основному содержанию диссертации.

Соискатель имеет 98 опубликованных работ; положения диссертации изложены в 66 статьях, опубликованных в рецензируемых научных изданиях из списка ВАК РФ и входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования; диссертант – соавтор 7 монографий.

Представленная диссертация «Ранняя эволюция примитивных гриллоновых насекомых (Insecta: Gryllones)» является завершенной научно-квалификационной работой, в которой на основании выполненных автором

исследований разработаны теоретические положения, совокупность которых можно квалифицировать как научное достижение.

Диссертация Д.С. Аристова «Ранняя эволюция примитивных гриллоновых насекомых (Insecta: Gryllones)» соответствует пп. 9-11, 13, 14 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 г., а ее автор, Аристов Даниил Сергеевич, заслуживает присуждения искомой ученой степени доктора биологических наук по специальности – 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия.

Я, Голуб Виктор Борисович, даю свое согласие на включение своих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета и их дальнейшую обработку.

Профессор кафедры экологии и систематики
беспозвоночных животных ФГБОУ ВО
«Воронежский государственный
университет»,
доктор биологических наук,
профессор
06.10.2017 г.



Голуб Виктор Борисович

Почтовый адрес: 394018 г. Воронеж,
Университетская пл., д. 1
e-mail: v.golub@inbox.ru
тел.: +7(473)2208796

