

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ДИССЕРТАЦИОННОГО СОВЕТА 24.1.109.02, СОЗДАННОГО НА БАЗЕ ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ НАУКИ «ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК» МИНИСТЕРСТВА НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ, ПО ДИССЕРТАЦИИ ЕСИНА ЕВГЕНИЯ ВЛАДИСЛАВОВИЧА НА ТЕМУ «ЭВОЛЮЦИЯ МАЛЬМОИДНЫХ ГОЛЬЦОВ (*SALVELINUS MALMA* COMPLEX, SALMONIDAE) КАМЧАТКИ» НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК В ВИДЕ НАУЧНОГО ДОКЛАДА

аттестационное дело N _____

решение диссертационного совета от 17 апреля 2024 г. № 3

О присуждении Есину Евгению Владиславовичу, гражданину Российской Федерации ученой степени доктора биологических наук.

Диссертация в виде научного доклада «Эволюция мальмоидных гольцов (*Salvelinus malma* complex, Salmonidae) Камчатки» по специальности 1.5.13 – «ихтиология» принята к защите 12 января 2024 г., протокол №1, диссертационным советом 24.1.109.02, созданным на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции Российской академии наук Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, 119071, Москва Ленинский проспект д. 33, приказ о создании диссертационного совета №561 н/к от 03.06.2021 г, переутвержденного приказом Министерства науки и высшего образования РФ от 11 апреля 2023 г. за № 760/нк.

Соискатель Есин Евгений Владиславович 29 января 1983 года рождения.

В 2005 году соискатель с отличием окончил МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет по специальности «зоология», с присвоением квалификации «зоолог».

В 2005 году соискатель поступил в основную очную аспирантуру при Федеральном государственном бюджетном учреждении Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по специальностям «ихтиология» и «биологические ресурсы» и окончил ее в 2008 г.

Диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.10 – «ихтиология» «Структура населения и условия обитания рыб типичной малой реки западной Камчатки» защитил в 2008 году в диссертационном совете Д 307.004.01 при Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО).

В настоящее время работает в должности ведущего научного сотрудника лаборатории экологии низших позвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук».

Диссертация выполнена в лаборатории экологии низших позвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук».

Научный консультант:

Голубцов Александр Серафимович, доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии низших позвоночных Федерального государственного бюджетного

учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук».

Официальные оппоненты:

Животовский Лев Анатольевич, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией генетических проблем идентификации Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук»;

Зеленников Олег Владимирович, доктор биологических наук, доцент кафедры ихтиологии и гидробиологии биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»;

Воскобойникова Ольга Степановна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Зоологический институт Российской академии наук»

дали положительные отзывы на диссертацию.

Ведущая организация

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук» (ИСиЭЖ СО РАН) (г. Новосибирск) в своем положительном отзыве, составленном и подписанном Интересовой Еленой Александровной, доктором биологических наук, доцентом, научным сотрудником лаборатории зоомониторинга ИСиЭЖ СО РАН, и Зуйковой Еленой Ивановной, доктором биологических наук, заведующей лабораторией зоомониторинга и тематической группы физиологии и генетики гидробионов ИСиЭЖ СО РАН (председатель заседания и составитель отзыва) и утвержденном директором членом-корреспондентом РАН, доктором биологических наук, профессором Виктором Вячеславовичем Глуповым, указала, что «... анализ представленного для рассмотрения материала (диссертации в виде научного доклада и списка публикаций автора), основных положений и выводов работы позволяет заключить, что диссертация Е.В. Есина «Эволюция мальмоидных гольцов (*Salvelinus malma* complex, Salmonidae) Камчатки» является научно-квалификационной работой, в которой на основании выполненных автором исследований разработаны теоретические положения, совокупность которых можно квалифицировать как новое научное достижение в области эволюционной биологии. Диссертация отвечает требованиям пунктов 9–14 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук, а ее автор, Евгений Владиславович Есин, заслуживает присуждения искомой ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.13. «Ихтиология».

Выбор официальных оппонентов и ведущей организации обосновывается их высокой научной квалификацией, компетентностью в тематике рассматриваемой диссертации и наличием в течение последних пяти лет достаточного количества публикаций, рассматривающих вопросы, близкие по содержанию к проведенным соискателем исследованиям.

По теме диссертации за последние 10 лет соискателем опубликовано 58 работ, в том числе 34 статьи в журналах Q1-Q2 по JCR Science Edition и/или SJR (приравниваются к журналам перечня ВАК из K1), 17 статей в журналах перечня ВАК из K1, три статьи в журналах перечня ВАК из K2 (всего 54 статьи), а также 4 коллективные монографии. В опубликованных работах в полной мере представлены все результаты диссертационного исследования.

В своих работах соискатель анализировал пути и механизмы начальных этапов экологического (адаптивного) видообразования у полиплоидных низших позвоночных. Удалось подтвердить, что модельный объект исследования, *Salvelinus malma*, представляет собой видовой комплекс, который в условиях разнообразия нагульно-нерестовых водоёмов Камчатки реализовал весь спектр направлений эволюции, известных для семейства лососевых рыб и костистых рыб без сложного репродуктивного поведения в целом. Соискатель обнаружил и описал десятки ранее неизвестных эндемичных группировок *S. malma*, находящихся на разных стадиях эволюционной диверсификации. Повторяемость выявленного набора эволюционных направлений и фенотипических вариантов подтвердило универсальность сценариев видообразования лососевых рыб и позволило выделить такие варианты как адаптация с сохранением динамического баланса существования группировок с разной миграционной активностью; педоморфоз при изоляции в небольших водоёмах или водоёмах с неблагоприятными условиями среды; симпатрическая дивергенция предка на пару репродуктивно обособленных адаптивных форм, использующих разные ресурсы экосистемы; радиация с образованием пучков форм, находящихся на разных этапах эволюционной специализации и диверсификации. В результате на примере мозаики разнообразия *S. malma* удалось сформулировать концепцию взаимосвязи экологических факторов, изменчивости онтогенеза и морфогенеза и направления эволюционных адаптаций в условиях освоения предковой популяцией новых местообитаний и пищевых/нерестовых ниш. Кроме того, в процессе экспериментов по инкубации и выращиванию эндемичных форм соискатель оценил специфические особенности их биологии, потенциально полезные для селекции отечественных пород гольцов для нужд аквакультуры замкнутого цикла. Недостоверные сведения об опубликованных работах в диссертации отсутствуют.

Наиболее значимые работы соискателя по теме диссертации следующие:

1. **Esin E.V.**, Markevich G.N., Melnik N.O., Kapitanova D.V., Shkil F.N. Natural toxic impact and thyroid signaling interplay orchestrates riverine adaptive divergence of salmonid fish // *Journal of Animal Ecology*. - 2021. - Vol. 90(4). - P. 1004-1019.
2. **Esin E.V.**, Markevich G.N., Shkil F.N. Rapid miniaturization of *Salvelinus* fish as an adaptation to the volcanic impact // *Hydrobiologia*. - 2020. - V. 847. - P. 2947-2962.
3. **Esin E.V.**, Nikiforova A.I., Shulgina E.V., Metal'nikova K.V., Novosadova A.V., Zlenko D.V., Markevich G.N., Leman V.N. Unspecific histological and hematological alterations in anadromous and resident *Salvelinus malma* induced by volcanogenic pollution // *Hydrobiologia*. - 2018. - Vol. 822(1). - P. 237-257
4. Melnik N.O., Markevich G.N., Taylor E.B., Loktyushkin A.V., **Esin E.V.** Evidence for divergence between sympatric stone charr and Dolly Varden along unique environmental gradients in Kamchatka // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. - 2020. - Vol. 58. - P. 1135-1150.
5. Markevich G.N., Izvekova E.I., Anisimova L.A., Muge N.S., Bonk T.V., **Esin E.V.** Annual temperatures and dynamics of food availability are associated with the pelagic-benthic diversification in a sympatric pair of salmonid fish // *Evolutionary Biology*. - 2022. - Vol. 49. - P. 142-155.
6. Markevich G. N., Zlenko D.V., Shkil F.N., Schliewen U.K., Anisimova L.A., Sharapkova A.A., **Esin E.V.** Natural barriers and internal sources for the reproductive isolation in sympatric salmonids from the lake-river system // *Evolutionary Biology*. - 2021. - Vol. 48(4). - P. 407-421.
7. Markevich G.N., Pavlova N.S., Kapitanova D.V., **Esin E.V.** Bone calcification rate as a factor of craniofacial transformations in salmonid fish: Insights from an experiment with hormonal treatment of calcium metabolism // *Evolution & Development*. - 2023. - Vol. 25(4-5). - P. 274-288.

7. **Esin E.V.**, Markevich G.N., Melnik N.O., Zlenko D.V., Shkil F.N. Ambient temperature as a factor contributing to the developmental divergence in sympatric salmonids // *Plos One*. - 2021. - Vol. 16(10). - e0258536.

8. **Esin E.V.**, Fedosov A. The effect of chronic volcanic pollution on the morphometric characteristics of juvenile Dolly Varden (*Salvelinus malma* W.) on the Kamchatka peninsula // *Hydrobiologia*. - 2016. - Vol. 783(1). - P. 295-307.

9. **Esin E.V.**, Melnik N.O., Pelgunova L.A., Markevich G.N. Probing for depth-gradient diversification in the riverine-spawning Dolly Varden: Insights from a recently discovered ecomorph assemblage // *Ecology of Freshwater Fish*. - 2022. - Vol. 32(2). - P. 322-335.

10. **Esin E.V.**, Markevich G.N. Parallel late ontogeny transformations in contrasting landlocked phenotypes of *Salvelinus malma* (Salmonidae) from small volcanic lakes // *Ecology of Freshwater Fish*. - 2019. - Vol. 28(4). - P. 624-638.

11. **Esin E.V.**, Shulgina E.V., Shkil F.N. Rapid hyperthyroidism-induced adaptation of salmonid fish in response to environmental pollution // *Journal of Evolutionary Biology*. - 2023. - Vol. 36. - P. 1471-1483

12. **Esin E.V.**, Markevich G.N., Pichugin M.Yu. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish ecomorphs arises before moving to different lacustrine habitats // *Journal of Evolutionary Biology*. - 2018. - Vol. 31(7). - P. 1018-1034.

13. **Esin E.V.**, Bocharova E.S., Borisova E.A., Markevich G.N. Interaction among morphological, trophic and genetic groups in the rapidly radiating *Salvelinus* fishes from Lake Kronotskoe // *Evolutionary Ecology*. - 2020. - Vol. 34. - P. 611-632.

14. **Esin E.V.**, Melnik N. O., Zlenko D.V., Shkil' F.N., Markevich G.N. Sympatric diversification of Dolly Varden *Salvelinus malma* (Salmonidae) in an extremely small ecosystem // *Journal of Ichthyology*. - 2019. - Vol. 59(6). - P. 958-961.

15. Markevich G.N., **Esin E.V.** Evolution of the charrs, genus *Salvelinus* (Salmonidae). 2. Sympatric inner-lake diversification (ecological peculiarities and evolutionary mechanisms illustrated by different groups of fish) // *Journal of Ichthyology*. - 2018. - Vol. 58(3). - P. 333-352.

На диссертацию и автореферат поступило 15 отзывов, все положительно характеризуют диссертацию. Из них 10 не содержат замечаний и 5 с вопросами и замечаниями.

Отзывы без замечаний прислали:

1. Мина Михаил Валентинович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук».

2. Алексеев Сергей Сергеевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук».

3. Куликов Алексей Михайлович, доктор биологических наук, заместитель директора по научной работе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук», заведующий лабораторией эволюционной генетики развития Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук».

4. Левин Борис Александрович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук».

5. Романов Владимир Иванович, доктор биологических наук, профессор, и.о.

заведующего кафедрой ихтиологии и гидробиологии Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный Исследовательский Томский Государственный Университет».

6. Паничева Дарья Михайловна, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующая лабораторией исследования антропогенной динамики экосистем Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Камчатский Государственный Университет им. Витуса Беринга» и Ефименко Вероника Николаевна, кандидат педагогических наук, проректор по научной и инновационной деятельности Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Камчатский Государственный Университет им. Витуса Беринга».

7. Матвеев Аркадий Николаевич, доктор биологических наук, профессор, декан биолого-почвенного факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Иркутский государственный университет», заведующий кафедрой зоологии позвоночных и экологии биолого-почвенного факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Иркутский государственный университет», заведующий кафедрой Водных Ресурсов ЮНЕСКО при ИГУ, и Самусенок Виталий Петрович, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии биолого-почвенного факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Иркутский государственный университет», заведующий кафедрой Водных Ресурсов ЮНЕСКО при ИГУ.

8. Леман Всеволод Николаевич, кандидат биологических наук, доцент (ученое звание), начальник отдела воспроизводства лососевых рыб Департамента анадромных рыб России Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии».

9. Коваль Максим Владимирович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Камчатского филиала Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии».

10. Заделёнов Владимир Анатольевич, доктор биологических наук, почетный работник рыбного хозяйства России, старший научный сотрудник Красноярского филиала Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии».

Отзывы с замечаниями и вопросами прислали:

1. Махров Александр Анатольевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»: «1. Автор чрезмерно доверяет формальным показателям – F_{st} он уверенно использует для оценки репродуктивной изоляции. Однако формула, связывающая эти показатели, может применяться только при отсутствии отбора. Наличие отбора несомненно в случае мелкой формы из Курильского озера, имеющей избыток гетерозигот. 2. В работе есть случаи неточности использования терминологии, например, «параллельно возникали экологически конвергентные группировки» - конвергенция и параллелизм, это близкие, но разные явления; или «число эффективных аллелей», «фиксация в аллельных локусах» - правильно эффективное число аллелей и фиксация аллелей в локусах».

2. Чалов Сергей Романович, доктор географических наук, доцент кафедры гидрологии суши, заведующий лабораторией эрозии почв и русловых процессов им. Н.И. Маккавеева

географического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова»: «1. ...отмечу неконкретные характеристики лимитирующих экологических факторов среды обитания. В частности, использование терминов «мутные реки», «избыточное содержание тяжелых металлов» не подкреплено количественными характеристиками, в результате чего неясно, о каких водных объектах идет речь. 2. ...противоречащими друг другу выглядят следующие утверждения об адаптациях мальмы – «в ряде рек, подверженных хроническому вулканогенному загрязнению, мальма не дифференцируется на экологические группировки, реализуя исключительно проходной образ жизни» и «мальма Камчатки адаптируется к обитанию в водоёмах с экстремальной средой». Непонятно, так какая стратегия мальмы является, по мнению автора, характерной для экстремальной среды: проходной образ жизни (как написано в Новизне), т.е. избегание экстремальных водотоков, или адаптация и обитание (как написано в защищаемом положении). Далее в тексте автореферата однозначного ответа на этот вопрос найти не удалось».

3. Токранов Алексей Михайлович, доктор биологических наук, старший научный сотрудник (ученое звание), главный научный сотрудник Камчатского филиала Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Тихоокеанский институт географии Дальневосточного отделения Российской академии науки»: «автором ошибочно указано, что крупнейшая на полуострове р. Камчатка впадает в Берингово море, хотя в действительности она впадает в расположенный южнее Камчатский залив Тихого океана».

4. Гордеев Илья Иванович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела тихоокеанских лососей Департамента анадромных рыб России Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»: «к недостаткам работы можно отнести слабое акцентирование практической значимости полученных результатов.... Как пишет сам автор: «Обнаружен ряд эндемичных форм, особенности развития которых могут быть полезны для селекционной работы по созданию высокопродуктивных пород гольцов...»...в дальнейшем тексте диссертации этот вопрос не раскрывается».

5. Иешко Евгений Павлович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Института биологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»: «автор обошёл стороной вопрос о гибридизации мальмы и, например, кунджи наблюдаемой на Камчатке, и эволюционный потенциал таких взаимодействий».

Диссертационный совет отмечает, что на основании выполненных соискателем исследований при помощи широкого спектра трофо-экологических, морфологических, физиологических и генетических (в т.ч. геномных) методов разработан и успешно применен комплексный подход к изучению адаптаций в популяциях модельного вида лососевых рыб *Salvinus malma*.

Предложена и обоснована оригинальная научная концепция, раскрывающая сущность феномена параллельной и конвергентной адаптивной диверсификации низших позвоночных животных. Впервые обнаружено и описано множество случаев диверсификации, находящихся на разных этапах процесса видообразования. Расширены представления о физиологических основах адаптаций и пedomорфога популяций рыб при попадании в неблагоприятную среду. Показано, что нет единственного способа эволюционной диверсификации гольцов, в частности, таковым не является дивергенция полностью репродуктивно изолированных популяций. Пути и механизмы диверсификации

многообразны, причем возможна симпатрическая дивергенция не полностью изолированных друг от друга группировок. Результаты по параллельной дивергентной эволюции и симпатрическому видообразованию, хоть и получены на конкретной группе рыб, имеют фундаментальное значение для понимания эволюционных процессов при дивергентной и конвергентной эволюции позвоночных животных, особенно в условиях так называемого «быстрого» видообразования.

Теоретическая значимость исследования состоит в обосновании связи множественных параллелизмов в морфологии и экологии возникающих форм (видов) лососевых рыб и сходной канализации онтогенезов при однотипном воздействии факторов среды на унаследованный от предка полиплоидный геном. Показано, что отбору подвергались не разнообразные фенотипы, возникшие под влиянием изменчивости, а ограниченный набор онтогенетических каналов, формируемых воздействием среды в ключевые моменты развития. По-видимому, отбор оказывает давление на готовые варианты изменчивости, которые реализуются через гетерохронные сдвиги развития и аллометрический рост под нейрогормональным и средовым контролем. В разных филолиниях лососевых варианты эволюции запускались многократно и параллельно.

Практическая значимость полученных результатов состоит в том, что:

- на *S. malma* отработана технология экспериментальной инкубации и выращивания молоди до стадии перевода в морскую воду, в т.ч. изучено развитие эмбрионов и молоди в разных условиях, определена роль ряда гормонов в модуляции раннего развития;

- разработан метод шкалирования темпов морфогенеза и роста лососевых рыб при сравнении групп, развивающихся в условиях контрастных и динамично меняющихся температур;

- обнаружен ряд эндемичных форм, особенности биологии и развития которых (устойчивость к токсокозу, низким температурам, переуплотнённому содержанию и др.) могут быть полезны при селекционной работе по созданию высокопродуктивных пород гольцов.

- на основе полученных данных ряд эндемичных форм внесён в Красную книгу Камчатского края.

Оценка достоверности результатов исследования выявила научную обоснованность и достоверность положений и выводов работы, которые подтверждаются обработкой обширных сборов с территории Камчатского края, в т.ч. из удалённых и труднодоступных водных объектов, и большого массива натуральных и экспериментальных данных; использованием современных методов исследований; статистической оценкой результатов; всесторонним анализом и критической оценкой полученных результатов.

Положения и выводы диссертационной работы базируются на обобщении данных о наиболее значимых примерах экологической диверсификации популяций лососевых рыб в сравнении со случаями специализации в изоляции и за счёт дрейфа генов и верифицированы с использованием представителей иных видов и семейств. Использован широкий спектр современных исследовательских методов, позволяющих всесторонне охарактеризовать адаптивные изменения индивидуального развития и морфогенеза диверсифицирующих популяций под молекулярно-генетическим и средовым контролем.

Личный вклад соискателя состоит в непосредственном участии на всех этапах процесса подготовки диссертации, а именно: планирование исследований и экспериментов, поиск финансирования и организация работ, сбор биологического материала, получение исходных экспериментальных данных, анализ и интерпретация результатов, написание публикаций по результатам выполненной работы.

Доклад раскрывает основные аспекты поставленных научных задач (проблем) и демонстрирует наличие общих закономерностей экологической диверсификации в семействе лососевых рыб и у костистых рыб без сложного репродуктивного поведения в целом. Диссертация соответствует критерию внутреннего единства, что подтверждается наличием основной идейной линии, концептуальности и взаимосвязи выводов.

В ходе защиты диссертации были заданы следующие вопросы и высказаны следующие критические замечания:

Криксунов Евгений Аркадьевич, д.б.н., чл.-корр. РАН профессор кафедры ихтиологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет им М.В. Ломоносова»: Евгений Владиславович, очень интересный доклад, с удовольствием прослушал. Эти формы – это некоторые группы особей? Значит, в принципе, их можно назвать популяциями. Популяция, вообще говоря, нейтральный термин. Мы никаких таких особых свойств, говоря о популяциях, не накладываем на этот термин. Возникает вопрос, как соотносятся по численности эти формы? И эти соотношения численности, они соответствуют каким-то условиям, где возникают формы, хотя бы в отношении тех групп, которые являются хищниками, и тех групп, которые являются их кормовыми объектами.

Васильева Екатерина Денисовна, д.б.н. ведущий научный сотрудник Научного зоологического музея Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет им М.В. Ломоносова»: 1. Я тоже хотела задать вопрос по поводу популяций. На самом деле это не пустой термин. Или мы используем термин «популяция» как просто «население», тогда это Вас ни к чему не обязывает. Но когда вы рассматриваете вопросы дивергенции, разделения форм, то здесь уже идет вопрос о генетическом понятии популяции. Поэтому у меня первый вопрос. Каким терминам «популяция» Вы пользуетесь? 2. Значит, правильно ли я поняла, что в качестве видов Вы только южную мальму отделяете от северной? А северная – это пока большой «компот», и Вы считаете, что там не надо дифференцировать виды, хотя ваши данные в ряде случаев подтверждают глубокую дивергенцию форм. Вы считаете, что лучше этого не делать, правильно? 3. Вы используете термин «синильная карликовость», медицинский термин. Что Вы вкладываете в это понятие, и считаете ли Вы, что его правильно использовать в вашей работе?

Холодова Марина Владимировна, д.б.н. заведующая кабинетом методов молекулярной диагностики Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»: 1. Скажите, пожалуйста, а что Вы вкладываете в понятие социальный статус у рыб? 2. У Вас в работах с Мельником этот каменный лосось (или мальма). Скажите, пожалуйста, а в этих речках другие виды рыб есть? И есть ли у них сходная адаптация? Физиологически и по внешнему облику, может быть.

Суров Алексей Васильевич, д.б.н., чл.-корр. РАН, заместитель директора по науке Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»: Я хотел задать вопрос о том, какой фактор является более важным для дивергенции, для видообразования. Если бы вы Вам сказали: «Вот у Вас есть в лаборатории, допустим, какой-то вид, и вы хотите из него получить две формы». Какой бы фактор Вы бы проверили в первую очередь, чтобы быстрее получить, форму?

Феоктистова Наталья Юрьевна, д.б.н., ученый секретарь Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции

им. А.Н. Северцова Российской академии наук»: Скажите, пожалуйста, адаптивная радиация эфиопских рыб или адаптивная радиация рыб в озерах Монголии – Вы считаете, что это какие-то сходные с Вашим случаем вещи? То есть можно ли сравнивать «веера» видов в Эфиопии, Монголии и у Вас? Или это всё-таки какие-то совершенно разные вещи?

Михеев Виктор Николаевич, д.б.н., главный научный сотрудник лаборатории поведения низших позвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»: 1. В продолжение Вашего ответа Наталье Юрьевне. Те же факторы, но, очевидно, разные комбинации этих экологических ситуаций, правда? 2. Вот две формы: будущие бентофаги, которые ниже по течению в ручьях нерестятся, и будущие хищники. Бентофаги быстро уходят в озеро и легко находят на литорали места для дальнейшего нагула. Но кормовая база же нужна и хищникам, чтобы быстро расти, т.е. там должно быть много жертв для них в ручьях. Все ли ручьи, в которых они нерестятся, одинаково хороши для будущих хищников, которые должны там провести несколько лет? 3. И Вы сказали в докладе, что хищники остаются на нерестилищах. Наверное, не строго на нерестилищах, они все-таки нагуливаются?

Соискатель Е.В. Есин ответил на задаваемые ему в ходе заседания вопросы:

В ответ на вопрос Е.А. Криксунова: Все эти эндемичные узко ареальные формы, или популяции, имеют значительно меньшую численность по сравнению с проходной мальмой, которая вообще очень многочисленна на Камчатке. Тем не менее, для размера экосистем, в которых эти формы обитают, я бы сказал, что они многочисленны – это сотни, тысячи или десятки тысяч особей. Их можно изъять в достаточном количестве из экосистемы, чтобы провести на них репрезентативный анализ, собрать необходимые выборки. Как правило, в таких популяциях соотношение полов близко к 1:1. Разными методами для них можно обнаруживать и регистрировать различные демографические события, то есть подтвердить, что какие-то популяции на данном этапе проходят сокращение численности, другие – наоборот. Но чаще это более-менее многочисленные популяции.

В ответ на вопросы Е.Д. Васильевой: 1. Я при описании полиморфизма использовал некую универсальную схему. Во-первых, я выделяю группу, если я могу различить её в смешанном улове, когда я смотрю на неё глазами; могу «раскидать» рыб по группам. Тогда я перехожу к следующему этапу. При помощи методов геометрической морфометрии, путём кросс-валидации по обучающим выборкам, могу морфологически достоверно разделить эти группы. Далее по их генетическому разнообразию я могу разделить их достоверно соответствующими статистическими тестами. Я могу их разделить по предпочитаемым местам обитания, предпочитаемым объектам питания, по различным интегральным трофо-экологическим маркерам. Соответственно, это группы, которые реально существуют и занимают разные обособленные ниши в экосистеме. Они, безусловно, являются самовоспроизводящимися, стабильно существующими популяциями. Так что здесь к ним применим вполне классический, самый обычный термин «популяция». 2. Я был вынужден в рамках своей работы поставить какие-то границы. Во-первых, я ограничился только адаптивным видообразованием; не рассматривал, допустим, варианты сетчатого видообразования, которые там тоже ярко проявляются. На современном этапе работы мы типизировали и описали эти популяции (или формы), и поняли, что они все находятся в составе филогеномной линии мальмы. Мы оставили вопрос с присвоением таксономического статуса (или не присвоения) вообще за рамками работы, я ничего не говорю о видах. Но этим популяциям формально можно присваивать статус самостоятельных видов, безусловно. 3. Я чуть подробнее про это буду вынужден рассказать, отвечая на вопросы оппонента. Дело в

том, что мы имеем дело с реальным природным разнообразием, а предложенных в литературе вариантов модусов пedomорфоза ограниченное количество. Поэтому я вынужденно пользуюсь теми вариантами, которые были предложены и описаны. Синильная карликовость – это карликовость, сохраняющаяся во взрослом состоянии особи. Мне пришлось пользоваться таким термином, я решил свои не вводить.

В ответ на вопросы М.В. Холодовой: 1. Проблеме дифференциации экологических группировок (жизненных форм) посвящено большое количество научных работ, и мы сами, в том числе, в этом направлении работаем. И одним из факторов, приводящих к дифференциации рыб на мигрантных и оседлых, является их агрессивность. Ранее вышедшие из грунта мальки, еще даже не мальки, ведь мальма выходит из бугров до стадии малька, они занимают самые кормные, самые удобные участки и их агрессивно охраняют. Молодь, которая выходит из грунта позже – её выгоняют с этих участков, она мельче и не конкурентоспособна. В итоге, она становится стайной, держится в толще воды, проявляет другую модель поведения, другую миграционную активность, и именно она преимущественно формирует проходной вариант жизненной стратегии. 2. Другие рыбы там есть. Все типичные для бассейна Камчатки виды. Но никто из них не нерестится в этой зоне темнохвойной тайги. Они все поднимаются сильно выше по течению, чем эта зона заболоченной еловой тайги. И, кстати, интересно, я про это не рассказывал: в этих водотоках (а они болотного типа, с темной водой) нерестятся микижа и хариус. У этих местных лососей рано из грунта выходит молодь. Эта ранняя молодь сносится по течению как раз в зону еловой тайги, где её ждет каменный голец. Ранняя молодь микижи и хариуса становится стартовым рыбным кормом для мальков каменного гольца. Это тоже один из факторов его специализации к хищному образу жизни.

В ответ на вопрос А.В. Сухова: Я в своей работе хотел подчеркнуть то, что это очень многофакторный процесс, и он многостадийный и иерархичный. Даже генетические исследования параллелизмов в адаптивной эволюции показывают, что на самом деле параллелизма в изменениях генов нет. Одни и те же эффекты, фенотипические адаптивные варианты могут быть получены принципиально разными путями. В качестве примера я привожу наших гольцов. Тиреоидный гормон, который играет ключевую роль в формировании фенотипа, точнее морфотипа, может менять свою концентрацию за счёт изменения активности щитовидной железы. Но на уровне дифференциальной экспрессии мы также обнаружили, что не только так может измениться эффективность действия гормона, но и через концентрацию рецепторов тиреоидного гормона, или даже может измениться их конформация – они становятся более чувствительными у какой-то формы гольца, или менее. Эти варианты в итоге приводят к одному и тому же, гипертериодному эффекту или гипотериодному эффекту в адаптивном варианте фенотипа. А достигаться физиологически это может по-разному. В эксперименте можно очень разными путями пойти. Например, температура влияет на длину головы. Чем ниже температура развития, тем голова получается более вытянутая, потому что рыба медленнее растет, у неё медленнее окостеневает череп, и получается рот больше, т.е. больше объем ротовой полости, и рыба может заглатывать большие пищевые объекты. Этого же эффекта можно добиться тиреоидным гормоном при стандартных температурах. И так далее.

В ответ на вопрос Н.Ю. Феоктистовой: Я работал не только на мальме, и не только на Камчатке. Эфиопскую рыбу тоже видел и знаю. Это, конечно, всё очень похоже одно на другое, параллели можно проводить прямые. В случае с низшими позвоночными, на самом деле, есть один очень важный ограничитель – есть ли у дивергирующей, радирующей группы сложное репродуктивное поведение, как, например, у цихлид и у байкальский

бычков. В этом случае другие механизмы начинают работать в радиации, помимо тех, которые я указал. А для всех низших позвоночных с простым репродуктивным поведением, что для барбусов из оз. Тана, что для кроноцких гольцов, схемы диверсификации очень похожи. Те же самые направления.

В ответ на вопросы В.Н. Михеева: 1. Конечно, но, тем не менее, между разнообразием, допустим *Labeobarbus* в Танае и кроноцкими формами можно провести прямые параллели. Имеются те же самые абсолютно градиенты, то есть набор дивергенций один и тот же. Чёткие параллели в специализации конкретных форм можно даже провести. И для разных регионов можно найти аналогии. 2. Как ни странно, верхнее течение этих водотоков в зоне нереста хищников, оно очень продуктивное. Они там точно не голодают. Питаются, в т.ч., тем, что падает на поверхности воды с суши, с нависающих веток – насекомые падают в большом количестве. Будущие хищники там себя прекрасно чувствуют, быстро растут, набирают длину и массу. 3. Разумеется, не строго. В зоне нереста.

На заседании 17 апреля 2024 г. диссертационный совет пришел к выводу о том, что диссертация представляет собой научно-квалификационную работу, которая соответствует критериям для диссертаций на соискание ученой степени доктора наук в виде научного доклада, установленным Положением о порядке присуждения ученых степеней, утвержденным постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842 и принял решение за постановку и выполнение научной задачи, вносящей вклад в понимание основ формирования биологического разнообразия и механизмов микроэволюционных преобразований у низших позвоночных животных присудить Есину Евгению Владиславовичу ученую степень доктора биологических наук.

При проведении тайного голосования диссертационный совет в количестве 18 человек, присутствовавших на заседании, из 25 человек, утвержденных в составе совета, из них 6 докторов наук по специальности защищаемой диссертации «ихтиология» – 1.5.13, проголосовали: «за» присуждение учёной степени – 16 человек, «против» присуждения учёной степени – 1, недействительных бюллетеней – 1.

Председатель
диссертационного совета
академик РАН


Павлов Дмитрий Сергеевич

Ученый секретарь
диссертационного совета
к.б.н.


Кацман Елена Александровна

17 апреля 2024 г.

