

ОТЗЫВ

официального оппонента

на диссертационную работу Есина Евгения Владиславовича

«ЭВОЛЮЦИЯ МАЛЬМОИДНЫХ ГОЛЬЦОВ

(Salvelinus malma complex, Salmonidae) КАМЧАТКИ»

на соискание ученой степени доктора биологических наук

в виде научного доклада по специальности

1.5.13. Ихтиология

Перед тем, как высказать суждения по сути представленного доклада, в первую очередь хочется поздравить коллектив и руководство Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова за организацию и проведение всего комплекса работ на водоемах и водотоках Камчатского края итогом которого стала большая серия научных публикаций и представленный доклад. Эта работа является образцом того исследования, которое мы называем фундаментальным и наиболее точно представляет сам профиль исследований института, поскольку в ней анализируются проблемы в области «Экологии» и «Эволюции».

Автореферат диссертации в виде научного доклада изложен на 58 страницах. Работа построена традиционно. В ней присутствуют разделы Введение, Материалы и методы исследований, шесть глав с подразделами в которых изложены материалы диссертации, Заключение, Выводы и Список работ, опубликованных автором. При изложении и обсуждении данных автор опирается на многочисленные научные источники. Всего в автореферате процитированы 173 библиографии, при этом на собственные публикации автор практически не ссылается. Заявленный автором список публикаций по теме диссертации состоит из 54 статей, глав в трех коллективных монографиях и собственной монографии, посвященной гольцам рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики.

Во Введении представлены сведения о формообразовании у рыб. Отмечено, что для изучения механизмов адаптивной эволюции и возникновения биоразнообразия особый интерес предоставляют гольцы рода *Salvelinus*. Представлена северная мальма, как объект и как модель исследования формообразования в эволюции рыб. Цель сформулирована конкретно, а формулировка задач соответствует заявленной цели. Понятно представлены данные о новизне полученных сведений и положения, выносимые на защиту. Вместе с тем полагаю, что автор, представляя объект исследования, не мог совсем оставить без внимания такие явления в научной печати, как *Salvelinus malma curilus* (Pallas, 1814) – южная мальма (Шедько, 2002) или *Salvelinus malma krascheninnikovi* (Пичугин и др., 2008). Все-таки работа посвящена эволюции мальмоидных гольцов *Salvelinus malma complex*. И хотя южная мальма на Камчатке не обитает, само присутствие рыб с таким названием в печати не вполне соответствует утверждению

диссертанта о том, что Камчатка является регионом наибольшего разнообразия мальмоидных гольцов.

В разделе «Материалы и методы исследований» представлено все разнообразие методик, которые автор использовал в работе. Складывается впечатление, что автор использовал едва ли ни весь возможный спектр методов, применяемых для изучения рыб. Во-первых, здесь присутствуют, как масштабные сборы в процессе экспедиционной работы, так и экспериментальный подход к исследованию. Во-вторых, само сопоставление перечисленных методов, безусловно, указывает на комплексность проведенных работ, когда, данные, полученные разными методами, дополняют друг друга. Очень удачной представляется идея таблицы №1, где количественно представлен масштаб выполненных работ. Вместе с тем исполнение этой таблицы я не могу признать удовлетворительным из-за объединения в общие группы разных по назначению методов. Например, определение концентрации гипофизарных гормонов, активности ферментов или содержания тяжелых металлов это разные методы, как по исполнению, так и по предназначению. Объединение их в одну группу с общей цифрой анализов скорее не информирует читателя о масштабе выполненных работ. Ясно, что объем автореферата ограничен, и весь масштаб выполненных работ в полной мере представлен в публикациях. Однако ситуацию полностью исправил бы более подробный перечень примененных методов с добавлением в таблицу 1 дополнительных столбцов.

Представление собственных данных начинается с более общих вопросов. Так в Главе 3 показана генетическая дифференциация между популяциями рек западного и восточного побережий, а в Главе 4 отмечается подразделение рыб в разных популяциях на отдельные экологические группировки без их генетической дифференциации. Отмечены общие черты внутривидовой дифференциации, характерные и для других видов гольцов. Из текста при этом непонятно почему основой популяций мальмы автор считает именно проходных особей. По размерам или количеству? Ведь в работе четко указано, что «Оседлые самцы образуются из молоди с самой высокой скоростью постнатального соматического роста, ...» (стр. 17). Хотелось бы также понять, какая форма является основой популяции в системе озеро Центральное – река Шумная – мигрантная быстрорастущая или оседлая тугорослая? Правильно ли я понимаю, что основой будет та форма, численность которой окажется больше при общем уменьшении поголовья популяции. И наконец, какими критериями руководствуется автор, предполагая, что проход производителей мальмы в «мутные» реки вызван сбоем «хomingа», а не возвратом на свои нерестилища.

В Главе 5 представлены сведения о географических изолятах мальмы Камчатки. Чрезвычайно интересной, разносторонней и особенно значимой в плане формообразования представляется информация о формах мальмы в наиболее экстремальных условиях – токсичных

водах или ультраолиготрофных водоемах. Для исследования рыб этих групп выполнены комплексные исследования с применением разноплановых методов. Здесь, помимо привычной морфометрии, видим и гистоморфологический анализ, биохимические методики с определением содержания гормонов и активности ферментов, выявление концентрации тяжелых металлов в тканях, наконец, применение экспериментального подхода к исследованию и другие. Здесь представляется крайне неудачным и противоречащим формальной логике термин «экстремофильные» изоляты. Филия это любовь (дружба). То, что рыбы живут в экстремальных условиях, никак не свидетельствует то, что они их любят. Тем более, что автор сам пишет «.....изолированная мальма выживает на границе экологической толерантности» (стр. 19).

Замечаний к материалу этой главы у меня нет, но есть пожелание. В дальнейшем я рекомендую отделять при гистоморфологическом исследовании состояние органов жизнеобеспечения и состояние гонад. Конечная функция в развитии гонад – сформировать жизнеспособные половые клетки. А поскольку в «вулканических» ручьях рыбы нерестятся, то функция эта успешно реализуется. Поскольку темп развития ооцитов более тесно, чем соматический рост связан с температурой воды, можно полагать, что «вулканические» ручьи имеют значительную подпитку геотермальных вод, что и способствует более раннему половому созреванию рыб, хронически подвергающихся токсическому воздействию. Хочу также отметить, что долго исследуя гаметогенез у рыб, я еще не встречал самки какого-либо вида, размера или возраста в яичниках которой полностью отсутствовали бы ооциты в состоянии резорбции или в терминологии автора в состоянии апоптоза. Резорбция ооцитов, в том числе и на завершающем этапе развития это норма, а не патология в развитии яичника. Патологией является масштаб резорбции, но количество разрушающихся ооцитов определяется все же в процессе количественного анализа.

В нескольких подразделах Главы 6 автор представляет и проводит анализ данных по дивергенции форм мальмы по разным направлениям и обусловленным разными обстоятельствами. Прежде чем оценить полученные данные и суждения автора, хочу акцентировать внимание на самой сути этих работ и их масштабе. Озера Ангре и Камонное в которых автором были выявлены два различных варианта дивергенции форм мальмы находятся в крайне труднодоступных районах Камчатки на линии самых высоких вершин срединного горного хребта. Расстояние до ближайших населенных пунктов от первого из этих озер составляет 85 км, а от второго – 100 км, и это если измерять ни по возможным маршрутам передвижения, а по прямой линии через горы. И дело даже не в том, что в эти пункты трудно добраться с необходимым экспедиционным оборудованием, а в том, сколько таких различных мест возможного обитания мальмы необходимо было исследовать, чтобы выявить те из них, где

сложились условия для возможной дифференциации форм. Ведь очевидно же, что было и много таких рек и озер, где условия для формообразования по факту оказались не столь существенными, а дифференциация популяций мальмы не выраженной. Ну и, конечно, автором были исследованы популяции мальмы в наиболее заметных и крупных водоемах и водотоках Камчатки – крупнейшей из рек полуострова – Камчатки, озер Кроноцкое, Курильское, Ажабачье, Дальнее и других. Оценивая масштаб проведенных экспедиционных работ, как-то по-особому начинаешь воспринимать слова автора из раздела методики «После отсеивания данных по однотипным популяциям, не представляющим интерес в рамках этой работы, был выбран набор водных систем, характеризующий мальму Камчатки во всем её разнообразии» (стр. 12).

Говоря о материалах, изложенных в главе, весьма убедительной представляется сегрегация форм обитающих в разных участках водотоков. И здесь еще раз необходимо подчеркнуть, что в основе итоговых выводов лежит комплексный анализ с применением различных методов, например, морфометрия и оценка паразитофауны.

Вместе с тем непонятной остается дифференциация форм на основе разделения ресурсов озерной литорали. Автор объясняет, за счет каких факторов поддерживается сегрегация уже сформированных форм. Однако необъясненными автором и, соответственно, непонятными остаются стартовые предпосылки для такой сегрегации. Производители двух форм нерестятся в разное время, следовательно, молоди тех и других разного размера оказываются в равной степени доступны, как гаммарусы, так и моллюски. Почему не происходит подразделение молоди обеих форм на питание организмами разных групп? Ведь это явно поспособствовало бы снижению внутривидовой пищевой конкуренции.

Чрезвычайно интересной представляется дифференциация мальмы на бентофагов и планктофагов с выявлением единственной группы среди изученных популяций, питающихся планктонными организмами. Здесь лишь вызывает сомнение практичность использования для разделения форм такого критерия, как число жаберных тычинок. Очевидно, что при диапазоне варьирования 19-24 и 19-25 достоверность различий достигнута большим числом измерений.

Несколько непонятным остался фрагмент, в котором рассматривается дивергенция бентофагов – хищников. Белый голец выражено противопоставлен мальме, представленной по данным автора, несколькими экологическими группировками. И поскольку работа посвящена эволюции мальмоидных рыб, то возникает вопрос белый голец, это объект исследования или пример развития, по которому может пойти эволюция форм мальмы? Особенно с учетом того, что белый голец есть в литературе и под отдельным видовым названием *Salvelinus albus*. Ясно, что белый голец это тоже объект исследования и, на мой взгляд, было бы более правильно противопоставлять его какой-то конкретной форме или формам мальмы.

Наибольшие же вопросы возникают по формам, которые выделены по градиенту глубин. С одной стороны, различия между рыбами, обитающими на разных глубинах, известны и для других видов гольцов, на что указывает автор. С другой стороны, с понижением горизонта обитания у рыб меняется морфологический облик, что известно уже не только для лососевых рыб. Очевидно, что если сравнить группы рыб, взятых на глубинах 20 и 200 метров, то между ними выявятся значительные различия. Но почему при этом автор выделяет две формы, а не одну, представляющую собой своего рода контингент с относительно «плавно» изменяющимися признаками в соответствии с градиентом глубин?

В Главе 7 автор анализирует формообразование мальмы в крупнейших озерно-речных системах – реки Камчатки и озера Кроноцкое. Масштаб и разнообразие условий в обеих системах водных объектов создали удивительные и, вероятно, все возможные формы мальмы. Фактически обе системы с их сравнительно недавней и поэтому хорошо известной трансформацией стали площадкой, своего рода лабораторией для природной постановки масштабного эксперимента. По результатам этого эксперимента, благодаря трудам диссертанта с коллегами, мы можем видеть начальные этапы дифференциации вида, как вариант эволюции видообразования у рыб. Анализируя материал, вновь хочется подчеркнуть комплексность исследования с применением множества разноплановых методик. Здесь морфологический и молекулярный анализ, определение концентрации гормонов, изучение питания рыб и другие. Чего стоит только выявление формы, репродуктивная изоляция которой достигается нерестом в условиях, недоступных для других конкурентов – при захламлении нерестилищ хвоей на разных этапах разложения и высокой концентрации фенолов. И кстати, то, что эти условия оказываются токсичными для рыб остальных форм, было показано в ходе экспериментальной практики.

Строго говоря, замечаний к этой главе в изложении автора у меня нет, скорее претензии к формату автореферата. Есть ощущение, что объем автореферата диссертации в форме научного доклада должен быть несколько больше, чем автореферат обычной диссертации. Например, из текста не понятно, по каким критериям автор от рыбацкой формы W выделяет бентосоюдные дериваты? Только ли по их обнаружению в зоне нереста или для их выделения есть морфологические или молекулярные данные? По каким критериям выделена родственная форма, представители которой охотятся на молодь рыб в толще воды вблизи берегов? Ну и совсем непонятно из текста выделение линии глубоководных бентофагов, разделившихся по градиенту глубин. Здесь возникает тот же вопрос, что и в предыдущей главе. Почему автор на разных глубинах выявляет разные формы, а не одну форму рыб-бентофагов, у которых признаки изменяются в соответствии с изменениями глубины? Впрочем, с учетом количества и уровня представленных автором публикаций, полагаю, что эти данные представлены в печати.

В главе 8 обобщены материалы, получение которых по моему субъективному мнению было наиболее трудоемким. Здесь была проведена сложная экспедиционная работа, в результате которой получен и доставлен в лабораторию посадочный материал мальмы, причем ее разных форм. Занимаясь экспериментальной практикой, я понимаю, что это далеко не то же самое, что получить объект исследования нужного количества, возраста или размера на рыбоводном заводе. Здесь были проведены эксперименты, в ходе которых молодь рыб не просто выращивали, создавая определенные условия, а еще и оказывали сложное экспериментальное воздействие, например, делали микро инъекции гормонов. В плане исследования полученных данных здесь было применено едва ли не наибольшее количество различных методик – морфологических, биохимических, молекулярных и прочих, при чем сведения, например, по формированию скелета были получены у рыб на разных этапах онтогенеза. Конечно, эти данные, полученные в лабораторных условиях, качественно дополняют и объясняют результаты исследования рыб в природных популяциях. Отмечается в частности, что гетерохронии при формировании разных форм проявляются уже на ранних этапах онтогенеза. Существенных замечаний, по сути полученных данных, я не имею, а придираюсь к деталям, с учетом масштаба выполненных работ, не имею желания.

В разделе «Заключение» в первую очередь показано, что различные формы, появление которых в автореферате рассмотрено на примерах, при сходных условиях формируются во многих водоемах и водотоках. При этом вполне логично допускается, что разнообразие форм мальмы на Камчатке может быть и больше. Подобное разнообразие форм, причем на более позднем этапе формообразования, обнаруживается и у других видов лососевых рыб и у рыб других семейств.

Выводы и количественно, и последовательно полностью соответствуют заявленным задачам и являются обоснованными всем объемом представленных материалов. Их формулировка это вопрос индивидуального предпочтения. Для меня все же «...совершают миграции разной длительности и протяжённости...» не внутривидовые группировки, а производители тех или иных группировок. Вывод № 3 в такой формулировке представляется не вполне удачным. Все-таки термин «вселение», на мой взгляд, предусматривает непосредственное или косвенное содействие человека. А «...вселениев недавно возникшие экосистемы...» указывает на то, что это происходило едва ли не в период работы над самой диссертацией. Опять же не вполне понятным является словосочетание «может происходить». Весь массив полученных данных указывает на то, что «...симпатрическая дивергенция популяции» непременно происходит при наличии в экосистеме градиентных условий. Впрочем, это откровенные придиры к формулировкам, не предусматривающие ответа диссертанта.

Сформулированные и обоснованные соискателем положения дают право квалифицировать диссертационную работу как решение значимых научных проблем в области эволюционной биологии развития. Диссертационная работа Е.В. Есина «Эволюция мальмоидных гольцов (*Salvelinus malma complex*, *Salmonidae*) Камчатки» полностью соответствует всем требованиям пп. 9–11, 13-14 «Положения о порядке присуждения учёных степеней, утвержденного Постановлением Правительства РФ № 842 от 24 сентября 2013 г. (с изменениями, опубликованными в постановлениях правительства Российской Федерации), предъявляемым к диссертациям на соискание учёной степени доктора биологических наук, а её автор, ЕСИН Евгений Владиславович, заслуживает присуждения искомой учёной степени доктора биологических наук по специальности 1.5.13 – «Ихтиология».

Зеленников Олег Владимирович

Доктор биологических наук

по специальности 03.02.06 – ихтиология

Доцент кафедры Ихтиологии и гидробиологии биологического факультета Федерального бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Адрес: 199034, Россия, Санкт-Петербург, Университетская набережная 7/9.

Биологический факультет СПбГУ Тел. 8 (812) 3636636; 8 (981) 165 90 21

E-mail: oleg_zelennikov@mail.ru

Я, Зеленников Олег Владимирович, даю согласие на включение моих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета и их дальнейшую обработку.
«28» марта 2024 г.

_____ Подпись