

ОТЗЫВ

официального оппонента доктора биологических наук

Воскобойниковой Ольги Степановны на диссертацию в виде научного доклада
Есина Евгения Владиславовича «Эволюция мальмоидных гольцов (*Salvelinus malma*
complex, *Salmonidae*) Камчатки», представленную на соискание ученой степени
доктора биологических наук по специальности 1.5.13 – «Ихтиология»

Диссертационная работа Е.В. Есина посвящена выявлению закономерностей механизмов адаптивной эволюции и формированию биоразнообразия у эволюционно молодой и весьма сложной в биологическом отношении группы лососевых рыб – мальмоидных гольцов *Salvelinus malma complex*. В качестве региона исследования диссертантом выбрана Камчатка, как место наибольшего разнообразия экологических группировок, симпатрических форм и географических изолятов мальмоидных гольцов. Диссертант демонстрирует прекрасную осведомленность о сложных геологических процессах, обусловивших адаптивную эволюцию мальмоидных гольцов и формирование у них внутривидовой диверсификации разного уровня завершенности. Именно многообразие экологических форм мальмоидных гольцов обусловило цель исследования – определение важнейших факторов и онтогенетических механизмов, лежащих в основе формирования современного разнообразия мальмоидных гольцов Камчатки, реконструкция эволюционных сценариев, реализованных гольцами в ходе освоения рек и озер полуострова в постледниковый период. Данное исследование имеет большое значение не только для разработки теоретических основ процессов раннего онтогенеза рыб, но и для решения рыбохозяйственных прикладных задач сохранения выявленного разнообразия адаптивных форм мальмоидных гольцов как ценного объекта рыболовства.

Е.В. Есин продемонстрировал хорошее знание литературных источников, связанных с проблемами формирования биоразнообразия, а также касающихся изучаемой им группы рыб – мальмоидных гольцов рода *Salvelinus*. Это дало диссертанту возможность сохранить и приумножить традиционные направления ставших уже классическими исследований Мины, Савваитовой, Павлова, Алексева и других российских ихтиологов.

Диссертантом в течение 20-летнего срока проведения работы собрано и проанализировано 20 тысяч взрослых особей и молоди мальмы, использованы весьма разнообразные методы анализа размерно-возрастных характеристик, пола, стадии зрелости, плодовитости, индексов состояния рыб, темпов роста, питания, паразитофауны, морфологии, концентрации гипофизарных, тиреоидных и кортикостероидных гормонов, структуры тканей, учета численности и распределения рыб по водной сети и глубинным

горизонтам и независимого сбора данных по гидрологическим, гидрохимическим и геоморфологическим параметрам; а также использование методов генетического анализа, в том числе для исследования родственных отношений популяционных систем.

Несмотря на то, что подобная тематика, так или иначе, развивалась ранее отечественными и зарубежными исследователями, обращение Е.В. Есина к сложной в эволюционном отношении группе мальмоидных гольцов и разработка основ ее адаптаций к весьма разнообразным условиям Камчатки дало ему возможность создать значимую, цельную и вместе с тем многогранную работу. Научная новизна и значимость проведенного диссертантом исследования заключаются в существенном расширении знаний о разнообразии гольцов Камчатки и рода *Salvelinus* в целом, описании множества ранее неизвестных эндемичных и реликтовых популяций, а также случаев симпатрической дивергенции. Показано, что мальмоидные гольцы Камчатки представляют собой одну из самых экологически и эволюционно диверсифицированных групп лососевых, которые, несмотря на эволюционную молодость, обнаруживают полный спектр адаптивных вариантов, демонстрируемых другими более древними полнокомплексными видами лососевых. Описан ряд глубоко специализированных изолятов, выживающих на границе экологической толерантности. Впервые установлено множественное симпатрическое видообразование мальмы. Изучены ранее неизвестные случаи эволюционной дивергенции мальмы в ряде озер. Выявлен механизм дивергенции адаптивных морфологических признаков форм в раннем онтогенезе, базирующийся на гетерохрониях в развитии скелета. Ряд форм гольцов из этих озер внесен в Красную книгу Камчатского края. С использованием современных методов экологического, морфологического и генетического анализа установлено число репродуктивно обособленных форм, их родственные отношения и вероятные механизмы возникновения для систем река Кроноцкая-озеро Кроноцкое и река Камчатка-озеро Азабачье. Установлено, что число дивергировавших форм в реке Кроноцкая-озеро Кроноцкое формирует наиболее множественный среди лососевых рыб «пучок» из 10 форм. На примере адаптивной радиации в системе река Камчатка-озеро Азабачье показана роль пространственной изоляции. Впервые для отдельной филогенетической линии лососевых показана множественная параллельная дивергенция форм как в разных озерно-речных бассейнах, так и внутри одного из них. Диссертант предполагает, что сходные онтогенетические и физиологические механизмы приводят к дивергенции симпатрических форм и в других группах лососевых. Им выделены три эволюционных сценария видообразования лососевых рыб в нагульно-нерестовых экосистемах по всех Голарктике: 1. Адаптация с сохранением динамического баланса экологических группировок с разной миграционной активностью; 2. Педоморфоз при изоляции в

небольших водоемах или водоемах с неблагоприятными условиями среды; 3. Радиация с образованием пучков форм, находящихся на разных этапах эволюционной специализации и диверсификации.

Не менее ценным является и вклад диссертанта в решение ряда прикладных задач. В частности, отработана технология экспериментальной инкубации икры и выращивания личинок и молоди мальмы; определена роль гормонов в регуляции раннего развития; разработан метод шкалирования темпов морфогенеза и роста мальмы, развивающейся в условиях контрастно и динамично меняющихся температур. Выявлен ряд эндемичных форм, особенности развития которых могут быть полезны при селекционной работе для создания бассейновой аквакультуры высокопродуктивных пород гольцов.

В диссертационной работе Е.В. Есин успешно применяет сроки закладки и темпы дифференциации скелетных элементов для объяснения различных эволюционно-морфологических преобразований, играющих важную роль в диверсификации адаптивных вариантов. Им установлено, что наибольшее участие в становлении внутривидовой изменчивости и специализации изолятов принимают гетерохронии как педоморфного типа, а именно прогенез и неотения, так и пераморфного типа. Помимо связанной с прогенезом миниатюризации рыб, диссертант выделяет и особую форму – сенильная карликовость, которая по Макнамаре (McNamara, 1986) не является модусом педоморфоза в отличие от прогенеза. У таких форм в связи с неблагоприятными условиями обитания замедлен темп соматического роста, но сохраняется обычный темп полового созревания и морфогенеза. Для симпатрических форм гольцов гетерохронии чаще затрагивают лишь отдельные структуры и имеют диссоциированный или разнонаправленный характер.

Хотелось бы обратить внимание на хорошее знание Е.В. Есиным остеологии, успешно применяемой им для выявления морфологических различий разных форм гольцов. К сожалению, сжатые рамки работы не дали возможность диссертанту более полно охарактеризовать с их помощью морфогенетические преобразования, представляющие основу классификации обнаруженных диссертантом гетерохроний, и ограничиться общими характеристиками, типа «гиногенез морфологической дифференциации».

В целом результаты разносторонних и вместе с тем углубленных исследований диссертанта послужили для создания капитального обобщения, в котором рассмотрены различные аспекты разнообразия мальмоидных гольцов Камчатки и выявлены его экологические причины, генетические и онтогенетические механизмы. Е.В. Есиным по существу заложена основа нескольких направлений будущих исследований по другим группам пресноводных рыб.

Замечания по тексту диссертации.

Стр. 6. Диссертант указывает, что более растянутый индивидуальный морфогенез (по сравнению с другими линиями лососевых) позволяет в большей мере проявляться гетерохрониям в онтогенезе. Не совсем понятно, как связаны эти процессы. Ведь темп проявления гетерохроний непосредственно связан с темпом морфогенеза и должен ему соответствовать.

Стр. 9. В пункте 2 положений выносимых на защиту диссертант не совсем точно раскрывает понятие прогенез, как тип гетерохронии «ускоряющий темп жизненного цикла». Прогенез заключается в ускорении темпа полового созревания, но замедлении темпа роста и темпа морфогенеза, в результате чего особи становятся половозрелыми при меньших размерах и с недоразвитием ряда морфологических особенностей (McNamara, 1986). Как верно отмечает диссертант, в отличие от прогенеза при карликовости наблюдается лишь замедление темпа роста. Тем не менее, оба процесса приводят к миниатюризации особей.

Стр. 17. Диссертант относит быстрорастущие формы с ускоренным созреванием и гипогенезом морфологической дифференциации к формам с чертами неотении. Однако Макнамара (McNamara, 1986) рассматривает неотению как модус педоморфоза, при котором быстрый соматический рост сопровождается замедлением темпа созревания и морфогенеза. Очевидно, в данном случае можно говорить о новом, ранее не описанном модусе педоморфоза.

Из менее существенных замечаний можно отметить следующие.

Стр. 19, 21. В тексте диссертации нарушена последовательность ссылок на рисунки. Сначала идет ссылка на рис. 6 (стр. 19), а после ссылка на рис. 5 а, б (стр. 21).

Стр.20, 35. Рисунки различных отделов черепа, приведенные в работе, очень мелкие. Из-за того, что оригинальные рисунки были снабжены большим числом деталей строения отдельных костей часто трудно различить границы костей и отмеченные в тексте особенности строения.

Сделанные замечания ни в какой мере не умаляют важности и актуальности работы.

Диссертация по докладу изложена на 58 страницах машинописного текста, состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и списка ключевых работ, опубликованных автором по теме диссертации за последние 10 лет. Работа содержит 1 таблицу и 11 рисунков.

По теме диссертации опубликовано 58 работ. Из них 4 коллективные монографии, 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 К1, 3 статьи в журналах перечня ВАК из К2. Можно с удовлетворением отметить, что большинство работ написано автором лично или он является их первым автором.

Название диссертации отражает ее содержание.

Диссертация Е.В. Есина представляет собой выдающееся научное достижение, вносящее значительный вклад в разработку теоретических основ ихтиологии и заслуживает опубликования в виде отдельной монографии.

Диссертационная работа Е.В. Есина по специальности 03.02.06 – «Ихтиология» по содержанию, актуальности, научной новизне, объему проведенных исследований и значению полученных результатов 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., в редакции Постановления Правительства РФ от 02.08.2016 г. № 748) и предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук, а ее автор, Евгений Владиславович Есин, заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.13 – «Ихтиология».

Официальный оппонент:

Воскобойникова Ольга Степановна

доктор биологических наук

по специальности 03.02.06 – ихтиология

главный научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН РАН)

Адрес: 199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, дом 1

Тел.: (812) 328-03-11, E-mail: admin@zin.ru, office@zin.ru

29.03.2024

Даю согласие на включение моих личных данных в аттестационное дело соискателя и размещение их на сайте ИПЭЭ РАН и системе ЕГИСМ Минобрауки РФ.