

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию **Доргама Ахмеда Салема Абдельазиза**
«**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ (*GASTEROSTEUS ACULEATUS*) БЕЛОГО МОРЯ**», представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.06 – ихтиология

Диссертационная работа Доргама Ахмеда Салема Абдельазиза посвящена исследованию одного из интереснейших обитателей пресных и морских вод Голарктики – трёхиглой колюшке *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758. Подробно рассмотрев динамику распределения различных морфотипов колюшки Белого моря на нерестилищах в нерестовый период, автор проводит углублённый анализ соответствующих адаптаций у самцов и самок, интерпретируя с эколого-функциональных позиций наблюдаемую картину полового диморфизма в беломорской популяции колюшки. Этот анализ далее подкрепляется и развивается с привлечением обширных литературных данных, приведённых к единому виду при помощи оригинального тернарного индекса полового диморфизма. Дополнительный аспект исследования составил анализ флюктуирующей асимметрии билатеральных признаков беломорской колюшки в общевидовом контексте.

Актуальность темы диссертации. Исключительное разнообразие морфологических, физиологических, экологических и поведенческих адаптаций и других особенностей, демонстрируемых трёхиглой колюшкой, вкупе с её ключевой ролью в экосистемах водоёмов определяют закономерный и постоянно растущий интерес исследователей к этому виду. Трёхиглая колюшка представляет собой прекрасный модельный объект для этологических, микроэволюционных, популяционно-генетических и популяционно-морфологических исследований. Изучение морфологической изменчивости позволяет выявлять не только внутри- и межпопуляционные различия, но и онтогенетические и сезонные изменения особей, которые могут отражать существенные аспекты состояния целостной экосистемы. Это тем более важно, что для колюшек беломорского бассейна таких исследований пока немного. С этой точки зрения выбор трёхиглой колюшки в качестве объекта исследования нужно признать весьма удачным. Соответственно, актуальность работы, направленной на изучение экоморфологии и биологии важнейшего вида рыб для экосистемы Белого моря, не вызывает сомнений.

Степень обоснованности научных положений, выводов и рекомендаций, сформулированных в диссертации

В своем исследовании Доргам А.С.А. последовательно и системно решает поставленные задачи, направленные на достижение цели исследования, а также обосновывает научные положения, выносимые на защиту, основываясь на трудах авторитетных специалистов с использованием современных популяционно-морфологических, экологических и математических методов.

Выводы и рекомендации, основанные на собранном материале о закономерностях морфологической изменчивости беломорской колюшки, проведенном анализе и синтезе полученной информации, включая большой объём собственных и литературных данных, логично следуют из выполненных процедур и имеют достаточную степень обоснованности.

Научная новизна и достоверность результатов диссертационного исследования

Научная новизна научных положений, выводов и рекомендаций состоит как в обобщении имеющихся данных по морфологической изменчивости, половому диморфизму и флюктуирующей асимметрии (ФА) билатеральных структур у вида *Gasterosteus aculeatus* и в семействе *Gasterosteidae*, так и в анализе оригинальных материалов по беломорским колюшкам и применении оригинальных методик. В особенности следует отметить универсальный метод описания картины полового диморфизма, позволяющий выявлять

общевидовые закономерности и сопоставлять собственные и разнородные литературные данные.

Высокое качество полученных автором результатов обеспечивается использованием проверенных методов сбора и камеральной обработки материала, а также статистической обработки данных, с особым вниманием к статистической значимости результатов. Всё это позволяет автору совершенно обоснованно подойти к обсуждению результатов и выводов, достоверность которых не вызывает сомнения.

Практическая значимость работы

Практическое значение работы отнюдь не сводимо к непосредственному использованию трёхиглой колюшки промыслом, хотя она и может служить сырьём для приготовления кормовой муки и ценного рыбьего жира с высоким содержанием полиненасыщенных жирных кислот. В данном случае уместно вспомнить, что нет ничего практичеснее хорошей теории. Без сомнения, исследование автора, выполненное на таком модельном виде, как трёхиглая колюшка, будет способствовать лучшему пониманию механизмов различных процессов функционирования как популяций беломорской колюшки, так и экосистемы Белого моря в целом. Это особенно важно, если вспомнить, насколько значительным колебаниям численности подверглась беломорская популяция колюшки в течение последнего столетия.

Соответствие диссертации и автореферата критериям «Положения о порядке присуждения ученых степеней»

Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, списка литературы, включающего 262 источника, из коих 241 на английском языке, и 7 приложений. Работа содержит 11 рисунков и 7 таблиц. Общий объем работы - 147 страниц. Структура работы и автореферата соответствует заявленной цели и задачам.

По теме диссертационного исследования опубликовано 5 научных работ, в том числе 4 публикации в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, 3 публикации SCOPUS, 2 публикации Web of Science. Результаты исследований по теме диссертационной работы представлены автором на 5 научных конференциях.

Содержание автореферата соответствует содержанию диссертационной работы, которая включает все необходимые компоненты научного исследования.

По диссертационной работе Доргама А.С.А. имеются следующие замечания:

Введение, в котором обосновывается актуальность проблемы, формулируются цели и задачи и даётся обоснование выбора объекта и методов исследования, в целом выглядит логичным и обоснованным. Особо хочется отметить эвристичность используемых автором метафор «осиная талия экосистемы» и «"супермодель" популяционной генетики, эволюционной биологии и этологии». Тем не менее, постановка задачи оценки уровня ФА в популяциях колюшек с разными жизненным стратегиями требует отдельного обоснования в мотивирующей части работы. Думается, что именно такое обоснование могло бы отчасти составить методологическую основу данного исследования.

В первой главе рассматривается изменчивость габитуальных признаков беломорских колюшек в нерестовый период, интерпретируемая в терминах преадаптаций, определяющих репродуктивный успех производителей и их судьбу. С методической точки зрения этот раздел не вызывает возражений, но следовало бы, наряду с площадью обмёта и коэффициентом уловистости невода, указать и размер ячеи для оценки селективности в отношении высокотельных и низкотельных рыб. На рис. 1.2 признак, обозначенный как ML (длина верхней челюсти) на деле соответствует длине рыла. Кроме того, на рисунке представлено измерение TT (видимо, толщина хвостового стебля), отсутствующее в

описании, а длина хвостового плавника (CLL) в описании обозначена как CL и названа длиной хвоста).

Несомненный интерес представляет использование факторного вращения «для уточнения состава признаков с наибольшими нагрузками на ту или иную главную компоненту» (с. 21). Вместе с тем было бы желательно уделить место обоснованию выбора типа вращения и других его характеристик, поскольку метод ГК в биологических исследованиях зачастую используется без вращения.

с. 23: «ГК1 как у самцов (35%), так и у самок (27%) имеет максимальные нагрузки на признаки, связанные с размером передней части тела». Речь идёт о нагрузках признаков (исходных переменных) на ту или иную ГК, а не наоборот.

Пожалуй, наиболее дискуссионным моментом во всей Главе 1 выглядит утверждение, что суть «преднерестового подготовительного этапа заключается в том, чтобы оптимально согласовать гетерогенность существующей нерестовой популяции с гетерогенностью нерестовых местообитаний» (с. 30). Как полагает автор, «к "хорошим" нерестилищам сразу после зимовки подходят более подготовленные к нересту самки, а к "плохим" - менее подготовленные особи» (с. 29). При всей привлекательности такого объяснения, надо признать, что реализация подобной закономерности требует весьма изощрённых и отточенных механизмов хоминга, которые управляет распределением разнокачественных производителей по нерестилищам также разного качества. При этом приходится предположить, что недостаточно конкурентоспособные производители, прежде всего, самцы, каким-то образом ощущают свою ущербность и изначально ориентируются на менее выгодные нерестилища, что отнюдь не выглядит очевидным.

Во второй главе, рассматривающей жизненные стратегии полов у колюшки уже непосредственно в контексте полового диморфизма, проявления ПД оцениваются непосредственно в контексте адаптации самцов и самок к их репродуктивным ролям. Многофакторная детерминация фенотипов, которые формируются в результате такой адаптации, определяет их компромиссный характер. Как и при описании закономерностей изменчивости колюшек в нерестовый период это порождает большое количество интерпретаций ad hoc, которые носят характер трудно проверяемых предположений, хотя во многих случаях и выглядят правдоподобно. Тем не менее, выдвигая такие предположения, автор демонстрирует прекрасное владение и материалом, и литературными данными.

Возможно, дополнительный свет на причинную обусловленность ПД разных топографических и функциональных групп признаков колюшек мог бы пролить канонический корреляционный анализ ПД и самих промеров тела.

с. 32 «Беломорская трехглазая колюшка демонстрирует онтогенетические изменения в соотношении полов.» Полагаю, что в тех случаях, когда не происходит изменения пола у особей популяции, термин «онтогенетические» может вводить в заблуждение.

с. 33 «Пол определяли путем визуального осмотра и окраски» Оценка окраски входит в визуальный осмотр.

с. 35 «Мы использовали только те ГК, собственные векторы которых превышали 1.» По всей видимости, речь идёт о собственных значениях.

с. 44-45 «ПД размеров тела, которое больше у самок, очень распространен у колюшек и, вероятно, служит для увеличения популяционной плодовитости.» Строго говоря, ПД размеров тела является следствием относительного укрупнения самок для увеличения плодовитости.

В третьей главе закономерности, рассмотренные в двух предыдущих главах, обобщаются на колюшек из других частей ареала *G. aculeatus*, разные экотипы, а также другие виды семейства Gasterosteidae с привлечением обширных литературных данных на основе оригинального тернарного индекса полового диморфизма (SDTI), позволяющего сопоставлять разнородные данные.

К этой главе имеется методическое замечание, касающееся расчёта ранговых корреляций между SDTI для отдельных выборок. Хотя этот показатель наиболее информативен в качестве групповой характеристики, он может вычисляться и индивидуально, принимая значения -1, 0, +1. Однако в этом случае при вычислении коэффициентов корреляции имеет место большое число совпадающих рангов, что требует введения специальных поправок, на что следовало указать в методической части.

Говоря о противоречивости тенденций, порождённых адаптацией колюшек к разнонаправленно действующим факторам, нужно упомянуть оппозицию манёвренность/скорость, связанную с формой тела. Так, на с. 55 говорится, что «*самки аналогичны пелагической форме, обитающей преимущественно в открытых водах и имеющей более вытянутое тело, тогда как самцы аналогичны бентосной форме, обитающей в придонных биотопах и имеющей более высокое тело, приспособленное для большей маневренности*». Вместе с тем выше (на с. 44) высокая манёвренность ассоциируется с более длинным хвостовым стеблем, что, естественно, должно снижать относительную высоту тела.

Четвёртая глава, посвящённая анализу уровней ФА у колюшек на собственном и литературном материале, представляет собой во многом самостоятельное исследование. Тем не менее, оно достаточно логично вписывается в общую структуру работы. Отмечая высокий методический уровень этой части (как и всех остальных), хотел бы сделать несколько частных замечаний. На сс. 77-78 говорится о возможности использования для анализа ФА костей черепа цифровых методов, более точных по сравнению с ручными. Необходимо, однако, помнить об ошибке гомологизации опорных точек, которая может эту априорную точность значительно снижать.

Автор совершенно справедливо уделяет много места проблеме согласованности ФА разных признаков, без чего интерпретация результатов исследования крайне затруднена, если не невозможна. Однако для собственных данных оценки согласованности им не приводятся (кроме констатации, что им получены «несколько разные результаты при сравнении выборок при использовании разных признаков»).

Задаваясь вопросом, почему анадромные популяции колюшки из Тихого океана имели более низкие уровни ФА, чем беломорские, автор выдвигает ряд гипотез, оставляя в стороне возможную связь этих показателей просто с генетической спецификой этой географически удалённой популяции.

Работа в целом написана хорошим языком, хотя ряд досадных промахов заслуживает упоминания. Так, математические выражения/формулы для используемых в работе показателей (индексы ПД, SDTI, ФА) автор ошибочно называет уравнениями. Вместо термина *значимые (различия)* иногда употребляется *значительные*. Местами видны следы не вполне корректного перевода с английского языка на русский: *глубокое* тело вместо *высокое* (англ. *deep*) *позвоночник* вместо *колючка* (*spine*), *жизненная история* вместо *жизненный цикл* (*life history*) и др. Встречается неоправданное дублирование на английский язык давно устоявшихся русских терминов, таких как *дисперсионный анализ* (ANOVA). Отдельного замечания заслуживает часто употребляемое в работе слово «паттерн». В целом приветствуя данный термин в научном стиле русского языка, хотел бы отметить, что во многих случаях он полностью соответствует по своей семантике русским словам «картина», «закономерности», «соотношение», «особенности» и др. и не может служить им монопольной заменой. Принимая во внимание, что русский язык не является родным для диссертанта, к этим недочётам следует отнести без излишней строгости. Все указанные выше недостатки не снижают общей высокой оценки работы.

Заключение по диссертационной работе

Диссертация А.С.А. Доргама является оригинальным научно-квалификационным исследованием в области ихтиологии, в частности, популяционной морфологии, популяционной экологии и феногенетики колюшек, имеющим важное значение для познания закономерностей и механизмов популяционных адаптаций и эволюционных стратегий в этой группе рыб. Работа выполнена автором самостоятельно. Актуальность темы, новизна, теоретическая и практическая значимость работы не вызывают сомнений. Работа прошла апробацию на ряде конференций разного уровня. Выводы диссертации корректны и обоснованы. Автореферат и 5 печатных работ, четыре из которых опубликованы в изданиях, рекомендуемых ВАК РФ, полностью отражают содержание диссертации.

Диссертация соответствует всем требованиям п. 9-14 Положения "О присуждении ученых степеней", утвержденного Постановлением Правительства РФ от 24.09.2013 N 842 (ред. от 20.03.2021), предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата наук, а её автор, Доргам Ахмед Салем Абдельазиз, безусловно, заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.06 - Ихтиология.

Старший научный сотрудник лаборатории популяционной биологии и генетики
ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
кандидат биологических наук
(специальность 03.02.06 - ихтиология)



Кожара Александр Владимирович

1 декабря 2021 г.

Полное название организации:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, Россия
+7(48547)24-545, +7(48547)24-042; e-mail: adm@ibiw.ru
Сайт: <https://www.ibiw.ru/index.php?p=contacts>

