

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию Никулиной Юлии Сергеевны «Морфологические и молекулярно-генетические особенности сибирской ряпушки *Coregonus sardinella Valenciennes* водных объектов разного типа плато Путорана и сопредельных территорий» по специальности 03.02.04 – Зоология на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella Valenciennes* широко распространённый вид сиговых. Для неё характерно создание локальных популяций, характеризующихся различными морфо-биологическими параметрами и уровнем внутривидовой изменчивости. Известно достаточно большое количество экологических форм этого вида. Исследование биологических особенностей ряпушки из водоемов Таймыра и сопредельных территорий показали, что большинство из них нельзя считать типично сибирскими. В связи с этим, локальные стада сибирской ряпушки в северных водоемах Красноярского края вызывают большое количество вопросов, касательно их систематического статуса, происхождения и расселения.

Диссертационная работа посвящена полиморфизму популяций сибирской ряпушки из водоёмов севера Красноярского края. Целью диссертационной работы является изучение морфологических и молекулярно-генетических особенностей сибирской ряпушки *Coregonus sardinella Valenciennes*, населяющей водные объекты разного типа плато Путорана и сопредельных территорий. Для решения этих проблем автором сформулирован ряд задач.

Автором дана характеристика морфологических особенностей сибирской ряпушки водоемов плато Путорана и сопредельных территорий (бассейны рек Енисей и Хатанга). Проведён анализ особенностей морфо-биологических характеристик рыб в зависимости от типа водных объектов. Рассмотрен полиморфизм разных участков митохондриальной ДНК в изуча-

емых популяциях ряпушки. Выявлена зависимость уровня морфо-биологического разнообразия от происхождения популяций.

Впервые представлены результаты анализа морфо-биологического разнообразия популяций сибирской ряпушки *C. sardinella* водоемов плато Путорана и рек Енисей и Хатанга в сочетании с анализом генетического полиморфизма митохондриальной ДНК (мтДНК) этих популяций. Установлено, что морфо-биологическая дифференциация популяций лишь отчасти обусловлена происхождением: основную роль в их диверсификации все же играют особенности среды обитания. Показано сложное происхождение ряда популяций ряпушки региона в результате смешения разных филогенетических линий, что следует учитывать в ходе интерпретации результатов морфологического анализа. Расширена зона смешения западного и восточного потоков расселения ряпушки на севере Евразии. Согласно полученным данным, район инвазии линии СА1 европейского происхождения в Сибири достигает водоемов западной части п-ова Таймыр.

Диссертационная работа изложена на 163 страницах, состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 268 источников (в том числе 58 работ на иностранном языке) и восьми приложений. Содержит 23 рисунка и 20 таблиц.

Комментарии по отдельным разделам диссертации

Во **введении** обоснована актуальность работы, приводятся цели и задачи, научная новизна, положения, выносимые на защиту, теоретическая и практическая значимость работы. Указано, что обоснованность и достоверность научных положений и выводов определены значительным объемом фактического материала, статистической обработкой полученных данных и использованием общепринятых методик изучения.

Первая глава представляет собой обзор литературы, отражающей сведения о морфо-экологическом разнообразии сибирской ряпушки различных географических регионов, а так же проблемы в систематике и таксономии изучаемого автором вида рыб.

Дана характеристика различных стад сибирской ряпушки из водоёмов различных гидросистем северных районов России. Приведено морфобиологическое описание форм и популяций, показаны их отличия по ряду меристических и пластических признаков, по массово-возрастному составу, плодовитости и срокам нереста и пр. Даны теории существования достаточно сильно отличающихся подвидов, связанные с происхождением.

Не очень понятно, зачем в этой главе описаны работы по интродукции европейской ряпушки – рипуса в водоемы Сибири.

Во второй части обзора литературы, автор приводит основные проблемы, связанные с систематикой и таксономией сибирской ряпушки, а так же данные о роли молекулярно-генетического анализа в решении этих проблем. Показаны точки зрения различных исследователей на вопросы систематики, происхождения и таксономического статуса вида. Приведены данные генетического анализа некоторых популяций.

Во второй главе «Материал и методы исследований» дан физико-географический обзор районов исследования. Показаны количество изученного материала, методы морфологического, биологического и молекулярно-генетического анализа. Приведены формулы, по которым проводилась биометрическая обработка и анализ полученных результатов. Выбранные методики соответствуют современным требованиям научного анализа.

В третьей главе рассматриваются особенности морфологии исследованных популяций сибирской ряпушки из водных объектов разного типа плато Путорана и сопредельных территорий.

Глава состоит из 2-ух подглав. В первой из которых описывается внутри- и межпопуляционное разнообразие морфологических признаков популяций сибирской ряпушки озер плато Путорана и рек Енисей и Хатанга.

При изучении полового диморфизма выявлены отличия у самцов и самок ряпушки из оз. Собачье по шести, из р. Енисей по 11 пластическим признакам.

Установлен достоверный уровень межпопуляционных различий у ряпушки исследованных водоемов. Наибольшее число достоверно различающихся пластических признаков выявлено при сравнении выборок из р. Енисей и оз. Собачье, наименьшее — для ряпушки этого же озера и популяции р. Хатанга, а также между озерными ряпушками. По меристическим признакам достоверные отличия выявлены между полупроходными ряпушками рек Енисей и Хатанга по числу чешуй в боковой линии, числу жаберных тычинок, позвонков, лучей в грудном и анальном плавниках. Между озерными ряпушками значимые отличия наблюдались в числе лучей в спинном и анальном плавниках, числе чешуй в боковой линии и количестве позвонков.

Линейный дискриминантный анализ показал обособленность ряпушки из р. Хатанги от других выборок ряпушки, в том числе и от енисейской. Результаты кластерного иерархического анализа по совокупности 12 пластических и пяти меристических признаков показывают, что, исследованные популяции подразделяются на две группы. В первую группу входит ряпушка из р. Енисей и озер Собачье, Лама, Кета и Глубокое, во вторую — речные популяции из Оби, Пясины, Лены и Хатанги.

В подглаве 3.2 автор приводит данные по особенностям роста, размерно-возрастному и половому составу изучаемых популяций сибирской ряпушки. Автором признана наиболее крупной по массе и длине тела популяция ряпушки из р. Хатанги. Возрастная структура популяций ряпушки исследованных водоемов включает от четырех до 10 возрастных групп; возраст варьировал от минимального — 0+ до максимального — 9+. Наиболее многочисленными оказались возрастные группы 3+–7+.

По данным автора, по скорости роста наиболее тугорослой является ряпушка из оз. Кутарамакан. Ряпушка оз. Ламы и туруханская ряпушка р. Енисей занимают промежуточное положение. Популяцию ряпушки оз. Собачье можно отнести к крупным формам.

При изучении полового состава исследованных популяций ряпушки установлено, что во всех озерных популяциях доминирующим полом были

самки. В речных же популяциях ряпушки доминируют самцы. Стадия зрелости гонад рыб из исследовательских уловов оценивалась как II–III, III–IV и IV. Только в оз. Собачье 2% особей оказались неполовозрелыми. Анализ показателей плодовитости сибирской ряпушки из исследованных популяций выявил относительно низкие значения.

В 4 главе приводятся данные по особенностям молекулярно-генетического полиморфизма популяций ряпушки озер плато Путорана и рек Западной и Восточной Сибири.

На основании исследований полиморфизма COI автор условно делит все проанализированные выборки ряпушки на три группы: с *достаточно высоким уровнем* разнообразия последовательности COI: нуклеотидное разнообразие (π) варьирует от 0,00313 до 0,00694; со *средним уровнем*: π от 0,00119 до 0,00288; с *низким уровнем*: π от 0,0 до 0,00104. К первой группе с высоким генетическим разнообразием, кроме популяции р. Мессояхи, можно отнести также популяции рек Нейтаяха (впадает в Гыданскую губу) и Колыма и саурей из р. Печора. Во вторую группу отнесены зельдь из р. Печоры, а также выборки из рек Анабар, Енисей, Лена, Индигирка, Яна и двух озер плато Путорана – Собачье и Лама. Третью группу образуют выборки ряпушки из рек Хатанга и Пясины, озера Кутарамакан и Курейского водохранилища. Таким образом, дифференциация между распространенным вариантом С1 и остальными описанными автором гаплотипами в подавляющем большинстве случаев не превышает одной–двух нуклеотидных замен (r -дистанция 0,21–0,43%). Максимальное значение r -дистанции, равное 1,52% отмечено между гаплотипом С1 и вариантом М3, выявленным в р. Мессояхе. В целом же максимальная дифференциация наблюдается между вариантами М3 (р. Мессояха) и S2 (саурей) – 2,19%.

При изучении полиморфизма нуклеотидной последовательности гена *nd1* мтДНК, автором определено 105 нуклеотидных последовательностей *nd1* гена, которые оказались объединены в 76 гаплотипов. Следовательно, этот

участок мтДНК характеризуется в два раза более высоким уровнем разнообразия, чем COI фрагмент.

Все проанализированные выборки были разбиты автором на три группы в зависимости от уровня полиморфизма последовательностей. В первой группе показатели нуклеотидного разнообразия (π) довольно высоки (ряпушка из р. Мессояхи, зельдь и саурей из р. Печоры и ряпушка из р. Енисей); вторая группа отличалась средним уровнем полиморфизма (ряпушка из рек Нейтаяха, Пясины, Лена, Индигирка, Колыма и озера Лама); и третья группа имеет низкий уровень разнообразия (жилые ряпушки озер Собачье и Кутарамакан, ряпушка Курейского водохранилища и ряпушка из рек Хатанга и Яна).

Кроме внутривидового полиморфизма для исследованных выборок автором проведена оценка уровня их дивергенции между собой. Установлено, что для фрагмента COI характерен низкий уровень межпопуляционной дифференциации, в большинстве выборок наиболее частым оказался вариант С1. По последовательности *nd1* гена средний уровень межпопуляционных различий составил 0,64%.

Анализ межпопуляционных значений дифференциации показал, что выборки можно разделить на две группы, внутри которых показатели р-дистанции имеют наименьшие значения. Первая группа с высокими показателями полиморфизма объединяет популяции зельди и саурей из р. Печоры, ряпушку из р. Мессояхи, Курейского водохранилища, озер Лама, Собачье, Кутарамакан. Ко второй группе со средним уровнем полиморфизма относится ряпушка из рек Нейтаяха, Енисей, Хатанга, Анабар, Лена, Яна, Индигирка и Колыма. Популяции р. Пясины по уровню дифференциации занимают промежуточное положение между этими группами.

Глава 5 посвящена особенностям формирования морфобиологического и молекулярно-генетического разнообразия ряпушки озер плато Путорана и рек субарктической зоны Восточной Сибири.

На основе сравнения литературных и собственных данных автор делает вывод об изменении ряда морфо-биологических признаков. Отмечено снижение плодовитости, увеличение размерно-весовых характеристик рыб, изменения размеров и положения плавников, размеров головы и др.

Отмечается, что имеется проблема отсутствия четкого хиатуса по морфологическим видоспецифичным признакам между *C. sardinella* и *C. albula*. Высказано согласие с рядом других авторов о том, что в евразийских водоемах обитает один вид ряпушки *Coregonus albula*, однако для однозначных выводов по этой проблеме необходимы исследования морфологии и генетического полиморфизма карской ряпушки р. Енисей.

По пяти меристическим признакам (число чешуй в боковой линии, число жаберных тычинок, число позвонков, число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках) ряпушка разделена на три группы. В первой группе преимущественно объединены популяции многопозвонковой речной ряпушки; исключением в этой группе является лишь ряпушка из оз. Малое Морское (басс. Восточно-Сибирского моря, Якутия). Вторая группа образована только малопозвонковой ряпушкой из озер Лама, Собачье, Томмот и Маковское. В третью группу объединены зельдь и саурей р. Печоры, а также туруханская ряпушка р. Енисей.

Кластерный анализ дифференциации тех же популяций ряпушки с использованием восьми пластических признаков (длина головы, максимальная высота тела, антедорсальное и антевентральное расстояния, длина и высота спинного и анального плавников) выявил две группы. Первая группа образована ряпушкой только речных популяций. Вторая группа объединяет всех озерных ряпушек, а также ряпушку р. Печоры (зельдь и саурей) и туруханскую ряпушку р. Енисей.

На основе проведенных сравнений и анализа полиморфизма делается вывод о сложной истории формирования популяций сибирской ряпушки.

В главе «**Заключение**» автор делает ряд обобщающих предположений, касающихся факторов формирования внешнего облика ряпушки из водоемов плато Путорана и сопредельных территорий.

По результатам исследований автором сформулировано 4 вывода, соответствующих задачам исследований.

Заключение. Диссертационная работа Никулиной Юлии Сергеевны «Морфологические и молекулярно-генетические особенности сибирской ряпушки *Coregonus sardinella Valenciennes* водных объектов разного типа плато Путорана и сопредельных территорий» обладает четкой логикой изложения. В ней обобщены сведения из литературных источников, а также результаты собственных исследований, убедительно доказывающих поставленные автором задачи.

Приведены доказательства: высокого уровня изменчивости ряда морфо-биологических признаков в зависимости от влияния ряда абиотических факторов; полиморфизма изучаемых популяций по ряду изученных показателей; разного происхождения изученных стад сибирской ряпушки.

Исходный фактический материал, его обработка и интерпретация надежны, результаты и выводы аргументированы.

Обоснованность и достоверность научных положений, выводов и рекомендаций, сформулированных в диссертации, вытекают из обширности материала, собранного для исследований и проведенной тщательной статистической обработки.

Вместе с тем, на наш взгляд, в работе есть ряд **недочетов**:

1. Работа напечатана 11.5 кеглем, вместо 12-14 регламентированного ГОСТ Р 7.0 11-2011 (от 01.09.2012).

2. Имеется ряд грамматических ошибок, лишних слов, опечаток и неудачных выражений. Например, на стр. 63 «Самки обладают бóльшими, чем самцы *значениями* хвостового стебля, длины и толщины головы...», на стр. 60 «**Наибольшие максимальные** значения признака....» (максимальные и наибольшие – одно и то же) и пр.

2. На стр. 60 не подписан рисунок. Неправильная ссылка на рис. 7 на стр. 99. Кроме того, рис. 7 не имеет ни малейшего отношения к обсуждаемой теме. На стр. 105, рис. 19 неправильное расположение легенды рисунка.

3. В русском языке принято указывать инициалы авторов, на работы которые ссылаешься, в случае, когда ссылка идет в предложении. Например, «Мнение о единообразии пясинской ряпушки высказывали **А.И.** Березовский (1924) и **М.В.** Логашев (1940)». Это говорит, как о правилах русского языка, так и об уважении к исследователям. К тому же это может помочь более точно понять, о каком именно исследователе идет речь.

4. В диссертации есть разночтения по обозначению средней арифметической. В главе «Материал и методы», стр. 51 указывается, что «...были вычислены среднее значение признака со стандартной ошибкой ($M \pm m$)..», однако на стр. 56, в таблице 6 приводится обозначение « $\bar{x} \pm m$ ». Опять же в данном случае автор допускает ошибку, так как правильное написание в этом варианте – $\bar{x} \pm S\bar{x}$.

Следует отметить, что стандартное отклонение обозначается буквой σ (сигма), а не так как у автора на стр. 51 – δ (дельта).

Кроме того, в ходе анализа работы возникли следующие **вопросы и замечания:**

1. Как количество признаков может измеряться в %, да еще с долями единиц? Стр. 57 – «Однако ряпушка из рек Хатанга и Енисей оказалась достоверно дифференцирована по 74,1% морфологических признаков, что значительно больше показателей, выявленных при сравнении ряпушки из оз. Собачье и р. Хатанги».

2. Правомочно ли сравнение популяций по массе и длине тела, если автор отмечает, что в выборках из разных водотоков были рыбы разных возрастов: «Так, например, более 80% выборки из р. Хатанги составляли производители в возрасте 6+–7+ лет. Всего же здесь отмечено три возрастные группы – 6+–8+ лет, средний возраст рыб составил 7,4 года. В выборке из р. Енисей доминировали особи младших возрастных групп – 3+ (24,5%) и 4+

(49,0%), а старшевозрастные группы – 7+ и 8+ лет были малочисленными (менее 3%)». Вероятнее всего стадо из р. Хатанги характеризуется большей массой и длиной тела именно из-за того, что рыбы старше, а, следовательно, крупнее.

3. При изучении времени полового созревания туруханской ряпушки автор пишет, что по данным А.Ф. Устюгова (1972) рыбы становились половозрелыми в возрасте 3+, это были самцы, составляющие не более 10% популяции. Массовая половозрелость наступала в возрасте 4+ и доля готовых к размножению особей в популяции увеличивалась до 60% и более.

Согласно данным, полученным автором в 2016-2018 гг., время массового полового созревания у туруханской ряпушки отмечено в возрасте 3+ – 4+ лет. Из чего сделан вывод, что время массового полового созревания **не изменилась**.

Однако по литературным данным в 1972 г. массовой половозрелости в возрасте 3+ в популяции не наблюдалось. На что опирается диссертант, делая свой вывод?

4. На стр. 99 автор противоречит сам себе «...В настоящее время основу уловов, как правило, образуют пятилетки, тогда как в прошлом столетии это были особи как 3+, так и 4+ (Боброва, 1958). Таким образом, за прошедшие десятилетия возрастная структура популяции туруханской ряпушки значительно не изменилась». Однако если раньше в стаде преобладали особи трех-четырёх лет, а теперь отмечается большая численность рыб в возрасте 4+, то возрастная структура стада изменилась в сторону преобладания половозрелых особей.

Несмотря на сделанные замечания, они в целом не влияют на общую положительную оценку работы и являются скорее пожеланием по дальнейшему планированию исследований и оформлению их результатов.

Таким образом, актуальность, научная новизна, практическая значимость, а также объем проведенной работы и первичного материала, уровень обработки и анализа, прекрасное знакомство автора с литературой, широкая

апробация результатов на конференциях, освещение основных положений в 13 публикациях (в том числе 3 статьи в рецензируемых журналах из списка, рекомендованного ВАК, из них 1 статья в журнале, входящем в Web of Science, 1 статья в журнале, переводная версия которого входит в Scopus), свидетельствует о диссертации, как о состоявшемся и полезном исследовании.

Рассматриваемая диссертация является научно-квалификационной работой, в которой содержится решение задач, имеющих существенное значение для понимания процессов формирования популяций рыб разнотипных водоемов, а так же эволюционных процессов внутри вида.

Учитывая выше изложенное, считаю, что диссертационная работа «Морфологические и молекулярно-генетические особенности сибирской ряпушки *Coregonus sardinella Valenciennes* водных объектов разного типа плато Путорана и сопредельных территорий» соответствует требованиям действующего Положения, предъявляемым к диссертации на соискание ученой степени кандидата наук (п. № 9 «Положения о присуждении ученых степеней» ВАК РФ, утвержденным постановлением Правительства РФ № 842 от 24.09.2013 г.), а её автор, Никулина Юлия Сергеевна, заслуживает присуждения ученой степени кандидата наук по специальности 03.02.04 – Зоология.

Официальный оппонент, профессор кафедры биологии,
биологических ресурсов и аквакультуры
ФГБОУ ВО Новосибирский ГАУ,
доктор биологических наук, профессор



Елена Витальевна Пищенко

8 февраля 2021 г.
630039, г. Новосибирск, ул. Добролюбова, 160;
тел. +7 (383) 267-38-11;
E-mail: epishenko@ngs.ru

В диссертационный совет Д 002.036.02
при Институте биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН

Я, Пищенко Елена Витальевна, даю согласие выступить официальным оппонентом по диссертации **Никулиной Юлии Сергеевны** на тему «**Морфологические и молекулярно-генетические особенности сибирской ряпушки *Coregonus sardinella Valenciennes* водных объектов разного типа плато Путорана и сопредельных территорий**» по специальности **03.02.04 – Зоология**.

СВЕДЕНИЯ ОБ ОППОНЕНТЕ

1. Ученая степень, ученое звание, отрасль науки и научная специальность по которой защищена диссертация доктор биологических наук (биологические науки; 06.02.07 Разведение, селекция и генетика сельскохозяйственных животных); профессор по кафедре биологии, биологических ресурсов и аквакультуры.
2. Основное место работы (полное наименование организации) Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский государственный аграрный университет»
3. Сокращенное название организации: ФГБОУ ВО Новосибирский ГАУ
4. Почтовый адрес организации с указанием индекса: 630039, г. Новосибирск, ул. Добролюбова, 160, ФГБОУ ВО Новосибирский ГАУ
5. Адрес официального сайта в сети Интернет: сайт: <https://ngau.pф>
6. Название структурного подразделения: кафедра биологии, биологических ресурсов и аквакультуры
7. Должность: профессор
8. Телефон с указанием кода города: +7 913 940 19 02
9. Адрес электронной почты: epishenko@ngs.ru
10. Список основных публикаций официального оппонента по теме диссертации в рецензируемых научных изданиях за последние 5 лет (не более 15 публикаций):

1. Морузи И. В., **Пищенко Е. В.**, Белоусов П. В., Выжитович М. В. 2015. Морфологические особенности линия (*Tinca tinca* L.) водоемов Новосибирской области // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – № 6. – С. 31–38.

2. Дьяковская Е. Э., **Пищенко Е. В.** 2016. Морфологические особенности карася реки Колтырак Тогучинского района Новосибирской области // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 7 (127). С. 7–11.
3. Морузи И. В., **Пищенко Е. В.**, Некрасов А. С., Шаталин В. А., Бабков А. И. 2016. Биологические ресурсы озера Гусиное Селенгинского района республики Бурятия // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета. № 4 (41). С. 48–55.
4. Морузи И. В., **Пищенко Е. В.**, Бабенко М. Н. 2016. Размерно-возрастная характеристика популяции щуки р. Колтырак Новосибирской области / И. В. Морузи, **Пищенко Е. В.**, Бабенко М. Н. // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 9 (129). С. 20–25.
5. Колесов Н. А., Лалетин Е. И., Морузи И. В., **Пищенко Е. В.** 2016. Биология уклейки *Alburnus alburnus* (L., 1758) реки Томи в районе города Кемерово // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 12 (132). С. 22–27.
6. Гарт В. В., Морузи И. В., **Пищенко Е. В.**, Ядренкина Е. Н. 2017. Сравнительная морфология серебряного карася нормального экстерьера и с фенотипической изменчивостью «мопсовидность» // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. Т. 47, № 4 (257). С. 38–47.
7. **Пищенко Е. В.**, Дьяковская Е. Э., Тарасенко Р. А. 2019. Анализ величины фенотипической изменчивости и показателей асимметрии популяции серебряного карася реки Колтырак Новосибирской области // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 1 (156). С. 13–21.
8. Белоусов П. В., Морузи И. В., **Пищенко Е. В.** 2019. Морфо-биологические и воспроизводительные качества сарбоянского карпа // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 9 (164). С. 24–35.

Профессор, доктор биологических наук, профессор
кафедры биологии, биологических
ресурсов и аквакультуры
ФГБОУ ВО Новосибирский ГАУ

1 сентября 2020 г.


Елена Витальевна Пищенко

Подпись
удостоверена
И.о. начальника
кадров
Моновова И.И.