

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 НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ КАНДИДАТА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

аттестационное дело N _____
решение диссертационного совета от 20 октября 2021 г. №10

О присуждении Мельнику Николаю Олеговичу, гражданину Российской Федерации ученой степени кандидата биологических наук.

Диссертация «Эндемичные гольцы (*Salvelinus*, Salmonidae) бассейна реки Камчатка (морфология, экология и происхождение) по специальности 1.5.13. – ихтиология, биологические науки, принята к защите протокол № 9 от 01.07.2021 г. диссертационным советом 24.1.109.02, созданным 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, 119071, Москва, Ленинский проспект д. 33, утвержден приказом № 105/нк от 11.04.2012 г.

Соискатель Мельник Николай Олегович, «25» ноября 1995 года рождения.

В 2019 году соискатель окончил биологический факультет Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова» Правительства Российской Федерации с присуждением квалификации магистра.

Работает в должности младшего научного сотрудника в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

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

Научный руководитель кандидат биологических наук Есин Евгений Владиславович, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, лаборатория экологии низших позвоночных, ведущий научный сотрудник.

Официальные оппоненты:

Васильева Екатерина Денисовна, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова» Правительства Российской Федерации, Научный Зоологический музей Биологического факультета, сектор ихтиологии, ведущий научный сотрудник, заведующая сектором;

Боровикова Елена Александровна, кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, лаборатория экологии рыб, старший научный сотрудник.

Дали положительные отзывы на диссертацию.

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук» (г. Новосибирск) в своем положительном отзыве, подписанном Соловьевым Михаилом Марьяновичем, кандидатом биологических наук, руководителем тематической группы физиологии и генетики гидробионтов, ведущим научным сотрудником и Кашинской Еленой Николаевной, кандидатом биологических наук, старшим научным сотрудником тематической группы физиологии и генетики гидробионтов и заверенном директором, членом-корреспондентом РАН, доктором биологических наук Глуповым Виктором Вячеславовичем указала, что: «Диссертация Мельника Николая Олеговича - законченное исследование, в ходе которого автором успешно достигнута поставленная цель, решены все задачи, сделаны очень важные выводы, существенно продвигающие вперед исследования в области эволюции рыб. Основные результаты работы представлены в материалах и тезисах отечественных конференций и опубликованы в 5 статьях в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации. Защищаемая работа полностью соответствует всем критериям пунктов 9 - 11, 13, 14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени кандидата наук, а ее автор - Мельник Николай Олегович - заслуживает присуждения искомой степени».

Соискатель имеет 9 опубликованных работ, в том числе по теме диссертации опубликовано 8 работ, из них в рецензируемых научных изданиях опубликовано 5 работ.

Общий объем публикаций по диссертации составляет 7 печатных листов. Основное направление исследований Мельника Н.О. отраженное в списке его публикаций связано с определением путей формирования биоразнообразия путём адаптивной радиации. В работах Мельника Н.О. рассматриваются морфологические, экологические и физиологические адаптации форм гольцов, возникших в ходе экологической диверсификации. В диссертации отсутствуют недостоверные сведения об опубликованных соискателем учёной степени работах.

Наиболее значимые научные работы по теме диссертации:

Есин Е.В., Мельник Н.О., Зленко Д.В., Шкиль Ф.Н., Маркевич Г.Н. Симпатрическая диверсификация камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) в экосистеме предельно малого размера // Вопросы ихтиологии. – 2019. – Т. 59. – № 6. – С. 733-736.

Мельник Н.О., Есин Е.В. О связи типа питания и строения черепа у симпатрических форм *Salvelinus malma* (Salmonidae) реки Камчатка // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2020. – Т. 492. – № 1. – С. 221-225.

Есин Е.В., Мельник Н.О., Бочарова Е.С., Маркевич Г.Н. Репродуктивные отношения белого гольца и мальмы *Salvelinus malma complex* (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. – 2021. 2021. – Т.61. – № 5. С. 616-620.

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. – V. 58. – № 4. – P. 1135-1150.

Esin E.V., Markevich G.N., Melnik N.O., Kapitanova D.V., Shkil F.N. Natural toxic impact and thyroid signalling interplay orchestrates riverine adaptive divergence of salmonid fish // Journal of Animal Ecology. – 2021. – V. 90. - № 4. - P. 1004-1019.

На диссертацию и автореферат поступили отзывы.

Отзывы без замечаний прислали:

1. Паничева Дарья Михайловна кандидат сельскохозяйственных наук, начальник научного отдела Федерального государственного бюджетного учреждения «Кроноцкий

государственный природный биосферный заповедник»;

2. Токранов Алексей Михайлович доктор биологических наук, главный научный сотрудник, руководитель лаборатории гидробиологии Камчатского филиала Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Тихоокеанский институт географии Дальневосточного отделения Российской академии наук»;

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

Отзывы с вопросами и замечаниями прислали:

1. Пичугин Михаил Юрьевич кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры ихтиологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова»: «Ксения Александровна Савваитова с соавторами (Савваитова К.А., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Максимов В.А. 1992. К проблеме формообразования у пресноводных гольцов рода *Salvelinus* из бассейна р. Камчатки // Вопросы ихтиологии. Т. 32. Вып.6. С. 33-40.) связывала происхождение хищной группировки мальмы, позднее отнесённой к БГ (белому гольцу), со вспышкой численности трёхиглой колюшки, заполняющей все пойменные озера и мелкие протоки р. Камчатки между истоком р. Еловки и Щёками (местом пересечения руслом реки восточно-камчатского хребта). По предположению авторов этой статьи смена пищевой специализации на хищную могла привести к изменению сроков созревания и смене возможных нерестовых условий и, как следствие, изменению меристических характеристик (числа позвонков и лучей в плавниках), связанных с температурой на новых нерестилищах. Нерестилище этой группировки, по-видимому, находится значительно выше по течению р. Камчатки относительно исследованного Н.О. Мельником в притоке Радуга, расположенной ниже Щёк. К сожалению, указанная работа соискателем в автореферате не упоминается. А если учитывать приведённые в ней данные, ареалы обитания КГ (каменного гольца) и БГ смыкаются в р-не устья р. Еловка. ... Из автореферата не ясно, имеет ли БГ в понимании соискателя проходную форму, или его жизненный цикл всегда связан с рекой Камчаткой. Было бы логичнее и смелее отказаться от названия «белый голец» в отношении мальмоидного хищника р. Камчатки. Не должно быть двух разных не близкородственных друг другу и различающихся по окраске эндемиков разных водоёмов с одним видовым названием. Предлагаю назвать рыбообразного мальмоидного эндемика р. Камчатка «хищная мальма» (ХМ). ... К числу малоисследованных форм мальмы р. Камчатки относятся кроме каменного и белого гольцов, представленных в данной диссертационной работе, также гольцы моллюскоеды, описанные наряду с хищниками в оз. Азабачьем. Эта форма отличается от остальных бентофагов специфической формой, длиной и толщиной стенок кишечника, а также строением костей черепа, несущих канал сейсмодатчик системы (Савваитова, 1989, стр.79). Автору данного отзыва такие рыбы с сильно утолщенными стенками кишечника неоднократно встречались на участках с песчаным дном в русле Камчатки напротив пос. Камаки (выше Щёк). Их генетические особенности, по-видимому, не изучены, и предварительно их также можно считать эндемиками р. Камчатки. Н.О. Мельником приводятся некоторые генетические данные о мальме оз. Азабачье, однако, не указывается принадлежность изученных особей к специализированным моллюскоедам или бентофагам «универсалистам». Ещё одной формой, которая могла бы считаться эндемиком р. Камчатки, являются так называемые ручьевые или карликовые гольцы, т.е. обоеполые популяции карликовых форм из ручьёв озёрно-речной системы притоков этой реки. Такие гольцы также упоминаются в монографии К.А. Савваитовой (стр. 80), как слабоизученные. Очевидно, если такие популяции в реке есть, то они эндемичны и должны быть приведены в диссертации, а если такие популяции в бассейне реки не описаны и автором диссертации не обнаружены, вопрос о существовании обоеполых популяций карликовой формы северной мальмы в р. Камчатка должен быть закрыт. Таким образом, соискатель в работе исследовал не все возможные эндемичные формы гольцов реки Камчатки, а только хищные,

что должно быть отражено в её названии: «эндемичные ХИЩНЫЕ гольцы р. Камчатки». В качестве пожелания рекомендую при опубликовании карты обитания (поймки) КГ в реке Камчатке (в автореферате рис. 1) включить туда большую часть притока Еловка, а ареал обитания БГ, если таковой существует, дотянуть до р. Еловка».

2. Алексеев Сергей Сергеевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории постнатального онтогенеза Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук»: «В названии работы указаны только морфология и экология, но нет генетики и токсикологии, составляющих существенную её часть. Утверждение о том, что каменный голец не восприимчив к загрязнению среды на ранних этапах развития (с.6, «Теоретическая и практическая значимость работы») справедливо только в отношении продуктов разложения хвои, поскольку устойчивость к другим токсикантам не изучалась. На с. 10 указывается, что «использование геометрической морфологии позволило сравнивать особей, значительно различавшихся размерами», однако этот метод не предусматривает коррекции эффектов, связанных с аллометрическим ростом частей тела, поэтому при сравнении разноразмерных особей происходит завышение различий, чем, на мой взгляд, частично объясняются полученные отличия по пропорциям тела и хондрокраниума крупных КГ и БГ от более мелкой мальмы. Мне жаль, что хотя автором были обнаружены нерестилища КГ и БГ, не были изучены стандартные репродуктивные параметры этих форм - плодовитость, диаметр икры, коэффициент зрелости, не приводятся или крайне скудны данные об их нерестовом поведении, о наличии на их нерестилищах производителей мальмы и о возможном участии последних в нересте КГ и БГ. Весьма ограничен материал по возрасту и росту КГ - при том, что возможность его собрать была, т.к. биоанализу было подвергнуто более 100 особей. Это не столько замечания, сколько пожелание автору в дальнейшей работе восполнить эти пробелы. В то время как проведённое исследование чётко продемонстрировало обособленность КГ от мальмы, степень обособленности от неё БГ (белого гольца), несмотря на полученные важные результаты, на мой взгляд, остаётся не до конца понятной. Внешние отличия БГ от мальмы (удлинённые челюсти, голова, высокотелость) проявляются у крупных взрослых рыб; молодь трудноразличима и мне не вполне понятно, как автор её идентифицировал - в частности, особей длиной 10-15 см при анализе питания (в автореферате отмечено начало питания БГ рыбой при длине более 12 см). Микросателлитный анализ БГ и мальмы продемонстрировал определённую степень их репродуктивной изоляции, но в то же время выявил значительное число гибридных и, видимо, мисидентифицированных особей. Учитывая наличие сходных с БГ, но не родственных ему форм в других водоёмах Камчатки, а также склонность разных представителей р. *Salvelinus* (в частности, арктического гольца *S. alpinus*) переходить в позднем онтогенезе к хищничеству с последующей акселерацией роста, возникает вопрос, не могло ли и в бассейне Камчатки иметь место неоднократное возникновение БГ от мальмы и не могут ли быть, по крайней мере, некоторые особи, относимые к БГ, крупными экземплярами мальмы, перешедшими в старших возрастах на питание рыбой? Уточнение этих моментов - ещё одно пожелание автору на будущее. В автореферате не упоминаются важные работы Веригиной и Савваитовой (1974) о различиях в строении пищеварительного тракта симпатрических форм гольцов Азабачьего озера, а также Савваитовой с соавторами (1992) о формообразовании у гольцов бассейна р. Камчатки. В тексте имеются опечатки: Gran вместо Grant (стр. 3); в отличии от вместо в отличие от (стр. 4); GeneBank (Genbank) (с. 11); генетическое разнообразие БГ и МА... были сопоставимы (было сопоставимо) (с. 14); $K=2...$ - наиболее вероятно число кластеров (наиболее вероятное) (с. 14); благодаря наличию... мелких сеголетки (сеголеток) (с. 20); *Nuromedus* (*Nuromesus*) (с. 20)»;

3. Михаил Валентинович Мина доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории постнатального онтогенеза Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук»: «Замечания вызывают некоторые суждения соискателя, предлагаемые без должного обоснования. Так, на стр.20 он пишет: «По всей видимости, фенотип каменного гольца развился вследствие отбора на гипертиреоидизм при воспроизводстве в токсичной среде», не поясняя, каким образом такой отбор

мог привести к формированию фенетических особенностей каменного гольца, в частности - окраски, резко отличной от таковой мальмы и белого гольца. На стр.23 (вывод 3) отмечается, что каменный и белый гольцы отличаются от мальмы ускоренным соматическим ростом, однако анализ роста не представлен».

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.

Диссертационный совет отмечает, что целью рассматриваемой работы являлось выяснение возможных причин и путей дивергенции эндемичных рыбадных гольцов бассейна р. Камчатка от их вероятного предка – мальмы. На основании выполненных соискателем исследований получены актуальные сведения о морфологии, особенностях роста, изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК, образе жизни и питании эндемичных рыбадных гольцов бассейна р. Камчатка. Найдены нерестилища, показаны различия условий раннего развития эндемичных форм. Соискателем получены прямые доказательства существенного ограничения генного потока между мальмой, каменным гольцом и белым гольцом. У каменного гольца описан новый для лососевых рыб механизм экологической диверсификации, связанный с физиологической адаптацией к повышенному содержанию естественных токсикантов (продуктов разложения еловой хвои) на нерестилищах. При этом показано участие тиреоидных гормонов в процессе формирования этой устойчивости, высказано предположение о ведущей роли тиреоидных гормонов в морфологической дивергенции каменного гольца от мальмы. Обоснована гипотеза о формировании белого гольца в водоёмах лагунного типа, ранее вероятно существовавших в нижней части речного бассейна.

Несомненным преимуществом работы является комплексный подход к решению поставленных в работе задач, а именно, выяснению морфологических, экологических и генетических различий, а также репродуктивных взаимоотношений между двумя эндемичными формами гольцов и их вероятным предком - мальмой. Представляемая работа является наиболее полным и детальным исследованием эндемичных форм гольцов бассейна р. Камчатка. Корректное использование актуальных методов статистического анализа делают результаты работы показательными и обоснованными. Выводы соответствуют поставленным задачам, ясно сформулированы и логично вытекают из содержания работы.

Теоретическая значимость исследования определяется тем, что адаптивная радиация и образование комплексов симпатрических видов/форм показано в основном у озёрных рыб и в значительно меньшей степени – у речных. Специфика путей экологически обусловленной диверсификации в речных условиях остаётся слабо изученной. Полученные результаты существенно расширят представления об эволюции низших позвоночных в пресноводных экосистемах.

С практической точки зрения результаты могут быть интересны специалистам в области аквакультуры на фоне роста интереса к товарному выращиванию гольцов. Так же результаты работы могут быть использованы при разработке и применению мер по охране и сохранению этих видов рыб.

Исследование соискателя выполнено на высоком методическом уровне, при личном участии автора проведен сбор полевого материала, выполнены работы, связанные с молекулярно-генетическим, физиологическим, морфологическим видами анализа, а также исследования условий среды на нерестилищах изучаемых групп, выращивание экспериментальной молоди гольцов и проведение токсикологических экспериментов. Автором выполнена обработка материалов, им самостоятельно, или при его участии были подготовлены публикации, отражающие основное содержание представляемой диссертации.

В ходе защиты диссертации были высказаны следующие критические замечания и заданы

вопросы:

1. Котов А.А. чл.-корр. РАН, главный научный сотрудник ИПЭЭ РАН, член совета: «Кто-нибудь пытался скрестить мальму с гольцом?»;
2. Глубоковский М.К. д.б.н., профессор, научный руководитель Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»: «1) Специализированный промысел гольцов на Камчатке не ведется, но они прилавливаются при промысле других видов рыб. Стоит ли их рассматривать эти единицы как единый комплекс или их нужно различать для нужд рыбного хозяйства? 2) Вы утверждаете, что по тем паразитам-индикаторам, которые вы рассматривали, белый голец не имеет морской формы. Рассматривались ли все паразиты-индикаторы в понимании В.А. Догеля для выявления проходной формы, их же гораздо больше чем просто дифилоботриум и анизакис? Смотрели ли вы все паразиты-индикаторы, или только тех, которые связаны с кормовой базой?»;
3. Коровчинский Н.М. д.б.н., ведущий научный сотрудник ИПЭЭ РАН член совета: «Обитают ли эти виды в других реках Камчатки?»;
4. Касумян А.О. д.б.н., заведующий кафедрой ихтиологии МГУ им. М.В. Ломоносова, член совета: «Что известно о хоминге изученных объектов?»;
5. Петросян В.Г. д.б.н., главный научный сотрудник ИПЭЭ РАН, член совета «Чем отличаются новые фенотипы? Чем определяется фенотипическое разнообразие?»;
6. Михеев В.Н. д.б.н., заместитель председателя совета: «Если ли другие случаи фенетического расщепления, подобные тому, которое вы наблюдали у мальмы? Почему вы не ожидаете такого расщепления в речных системах?»;
7. Павлов Д.С., ак. РАН, председатель совета: 1) «Говоря о тиреоидах, вы имеете в виду тиронин, или тироксин тоже?» 2) «Вы не затронули своими исследованиями кунджу, почему?» 3) «Какие имеются взаимодействия у кунджи и ваших объектов?».

Соискатель Мельник Н.О. ответил на задаваемые ему в ходе заседания вопросы следующее и привел собственную аргументацию:

1. На вопрос Котова А.А.: «Не пытались, но будем пытаться скрещивать»;
2. На вопрос Глубоковского М.К.: «1) Поскольку белый голец – единичная группировка, его стоит рассматривать с точки зрения сохранения популяции. 2) Мы учитывали паразитов, передающихся при поедании разного корма и в разной среде, они все представлены на слайде за исключением крайне редких встречающихся, например крипидостомы. Я считаю, что у белого гольца отсутствует проходной период жизни, это связано не только с отсутствием анизакиса, но и с тем, что белый голец не встречается в оз. Нерпичьем и не попадает в ставные невода, которые ставятся в устье р. Камчатки»;
3. На вопрос Коровчинского Н.М.: «Белый голец и каменный голец эндемики р. Камчатки, мальма широко распространенный вид от Аляски до Камчатки»;
4. На вопрос Касумяна А.О.: «В этой работе не проводились исследования хоминга, хотя известно, что каменный голец приурочен к нерестилищам»;
5. На вопрос Петросяна В.Г.: «В случае озер фенотипическое разнообразие, образование форм бентофагов и планктофагов, например, связано с условиями среды и годичными циклами продукции, и дальнейшей специфической адаптацией к условиям среды и употреблению конкретного корма»;
6. На вопрос Михеева В.Н.: «В речных условиях мы такого расщепления не ожидаем, оно не наблюдаются, а в озерных условиях другие случаи фенотипического расщепления у мальмы известны»;
7. На вопросы Д.С. Павлова: «Тироксин тоже определялся, точно такие же зависимости; 2) Кунджа не является эндемиком р. Камчатка, это хорошо обособленный древний вид,

причины его возникновения нам не доступны, а моя работа посвящена эндемикам р. Камчатка».

На заседании 20.10.2021 г. диссертационный совет принял решение за существенное расширение представлений о путях формирования биологического разнообразия рыб и выявление причин возникновения эндемичных форм мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка присудить Мельнику Н.О. ученую степень кандидата биологических наук.

При проведении тайного голосования диссертационный совет в количестве 21 человека, из них 7 докторов наук по специальности 1.5.13 – ихтиология, участвовавших в заседании, из 26 человек, входящих в состав совета, дополнительно введены на разовую защиту 0 человек, проголосовали: за - 20, против - 0, недействительных бюллетеней - 1.

Председатель
диссертационного совета
академик РАН

Павлов Дмитрий Сергеевич

Ученый секретарь
диссертационного совета
к.б.н.

Кацман Елена Александровна

20.10.2021 г.

М.П.