

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

МЕЛЬНИК НИКОЛАЙ ОЛЕГОВИЧ

**ЭНДЕМИЧНЫЕ ГОЛЬЦЫ (*SALVELINUS*, SALMONIDAE) БАССЕЙНА РЕКИ
КАМЧАТКА (МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ)**

1.5.13. – «ихтиология»

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва–2021

Работа выполнена в лаборатории экологии низших позвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН).

Научный руководитель: **Есин Евгений Владиславович**
кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник
Института проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН

Официальные оппоненты: **Васильева Екатерина Денисовна**
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник
Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ
имени М.В. Ломоносова

Боровикова Елена Александровна
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина
РАН

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки **Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН** (г. Новосибирск)

Защита состоится «__» 2021 г. в __ часов __ минут на заседании диссертационного совета 24.1.109.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел/факс: +7(495)952-73-24, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru и на сайте Высшей аттестационной комиссии при Министерстве образования и науки Российской Федерации по адресу: vak.minobrnauki.ed.gov.ru.

Автореферат разослан «__» _____ 2021 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, к.б.н.

Елена Александровна Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования и степень разработанности темы. Адаптивная радиация – процесс дифференциации предковой группы на несколько видов (форм), которые различаются путями эксплуатации окружающей среды (Gran, Grant, 2011). Причины и механизмы этого процесса остаются среди центральных проблем эволюционной биологии XXI века (Bernatchez, 2004; Givnish, 2015; Stroud, Losos, 2016; Wollebaek et al., 2018; Marques et al., 2019). Данный феномен известен у растений (Gillespie et al., 2020), беспозвоночных (Macdonald et al., 2005; Glaubrecht, von Rintelen, 2008), разных групп позвоночных животных (Smith, Skúlason, 1996; Price et al., 2008; Losos, 2011), включая рыб (Ayala, Avise, 2009).

Наибольшее разнообразие близкородственных симпатрических видов позвоночных обнаружено у цихловых рыб Cichlidae трёх Великих Африканских озёр – Танганьики (Koblmüller et al., 2017), Виктории (Meier et al., 2017) и Ньяса (Малави) (Albertson, 2008). Количество возникших видов в этих озёрах исчисляется сотнями (Kocher, 2004; Joyce et al., 2011). Более простые случаи радиации с возникновением 2–4 симпатрических видов/форм, различающихся по питанию, местам и срокам размножения, во множестве встречаются у цихловых в более мелких озёрах Афро- и Неотропической областей (Barluenga et al., 2006; Malinsky et al., 2015; Kautt et al., 2016; Lemoine et al., 2018). Адаптивная радиация в озёрах также многократно описана для карповых Cyprinidae (Herre, 1933; Попов, 1968; Terashima, 1984; Савваитова и др., 1988; Dgebuadze, 1995; Chen, 1998; Komiya et al., 2011; Rieder et al., 2019; Дгебуадзе и др., 2020; Komarova et al., 2020), колюшек *Gasterosteus* spp. (McPhail, 1992; Taylor, McPhail, 1999; Пичугин и др., 2008), сигов *Coregonus* spp. (Решетников, 1980; Bernatchez, 2004; Østbye et al., 2006; Doenz et al., 2018), лососей *Salmo* spp. (Фортунатова, 1933; Ryman et al., 1979; Ferguson, Taggart, 1991; Spirkovski, 1991).

В озёрах северных широт рекордсменами по числу случаев адаптивной радиации являются гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae) (Jonsson, Jonsson, 2001; Hutchings, 2011; Klemetsen, 2013; Alekseyev et al., 2014). Для этой группы известны сотни случаев разделения на пары репродуктивно обособленных форм – планктноядных (или рыбоядных) пелагических и бентосоядных демерсальных, а также прибрежных (литоральных, эпилимнических) и глубоководных (Snorrason et al., 1994; Walker et al., 1988; Alekseyev et al., 2009). Реже наблюдается 3-4 формы (Павлов и др., 1999; Alekseyev et al., 2009; Doenz et al., 2019; Østbye et al., 2019), и в исключительных случаях – до 7-8 форм (Esin et al., 2020). Увеличение числа форм происходит при условии дробления ниш за счёт разделения по типу избираемых пищевых объектов и/или по местам обитания.

Спектр морфологических и экологических адаптаций симпатрических гольцов сходен с таковым у других групп рыб (Schluter, McPhail, 1992; Marchinko, Schluter, 2007; Adams et al., 2008), что указывает на общность экологических факторов, запускающих радиацию рыб разных систематических групп в холодноводных озёрах (Маркевич, Есин, 2018).

Значительно менее изучена адаптивная радиация рыб в реках, где, в отличие от озёр, изменение экологических факторов носит континуальный характер (Vannote et al., 1980; Богатов, 1995; Stanford et al., 2005). Тем не менее, среди речных рыб обнаружены примеры адаптивного видо- (формо-) образования (Голубцов, 2010). Наиболее известны симпатрические цихловые из рек Конго (Schwarzer et al., 2011), Парана и Уругвай (Piálek et al., 2018; Burress et al., 2018a); радиации африканских усачей *Torinae* (Levin et al., 2019; 2020) и клюворылов *Mormyridae* (Feulner et al., 2009). Как и в озёрах, в реках основным результатом диверсификации являются репродуктивно изолированных группы, занимающих разные трофические ниши (Burress et al., 2018b; Piálek et al., 2012; Levin et al., 2019, 2020). В некоторых случаях схожесть условий приводит к формированию похожих комплексов форм. Так, в реках Парана и Уругвай независимо образовались два крупных комплекса цихловых рыб со сходным набором фенотипов (Burress et al., 2018a,b). В реках Эфиопского нагорья обнаружено четыре параллельно возникших комплекса форм усачей рода *Labeobarbus*, сходных по характеру морфо-экологической дивергенции (Levin et al., 2019, 2020; Golubtsov et al., 2021). Тем не менее, экологические факторы и эволюционные механизмы, приводящие к диверсификации рыб в реках, остаются ясными не до конца.

Для гольцов *Salvelinus* северных рек считается, что их экологическая пластичность и способность к реализации разных жизненных стратегий позволяют освоить доступные ниши и местообитания в пределах разнообразия единой популяции (Павлов, Савваитова, 2008; Klemetsen, 2013; Груздева и др., 2017; Махров и др., 2019). Тем не менее, в р. Камчатка, одной из крупнейших рек северо-востока Азии, известно уникальное разнообразие речных гольцов, по всем признакам напоминающее совокупность адаптивных речных видов/форм. Особый интерес представляют местные рыбацкие «каменный» и «белый» гольцы (Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Токранов, 2004). Первый был описан А.Я. Таранцом (1933) из оз. Ушки как *infraspecies kuznetzovi* в составе широко распространённого вида *S. malma* (Walbaum 1792). Позднее биология каменного гольца была в общих чертах изучена К.А. Савваитовой с соавторами (Савваитова, Максимов, 1970; Pavlov, Savvaitova, 1991), а название признано валидным с повышением статуса до видового *S. kuznetzovi* (Шейко, Федоров, 2000; Богуцкая, Насека, 2004; Dyldin et al., 2020). Отдельные популяции белого гольца впервые были изучены

К.А. Савваитовой (1970) и трактовались ею как «хищный голец бассейна оз. Азабачье». Позднее М.К. Глубоковский (1977) описал всех рыбоядных гольцов нижнего течения р. Камчатка как единый вид *S. albus*. Современные исследователи (Богущая, Насека, 2004; Олейник и др., 2015; Parin, 2001; Dyldin et al., 2020) считают название валидным. Дополнительные исследования каменного и белого гольцов (Васильев, Савваитова, 1975; Медведева-Васильева, 1978; Васильева, 1980; Глубоковский, 1995; Фролов, 2001; Олейник и др., 2010; Савваитова, 1989; Oleinik et al., 2019; Balakirev et al., 2016a,b) оставили открытыми вопросы о степени их репродуктивной изоляции, механизмах возникновения, особенностях раннего развития и полного онтогенетического цикла, а также о местах нереста. В уточнении нуждаются данные по морфологическим различиям, питанию и распределению форм в пределах бассейна р. Камчатка.

Настоящая работа направлена на выявление экологических факторов, запустивших процесс диверсификации эндемичных форм гольцов р. Камчатка. Полученные результаты потенциально расширят представления о механизмах эволюции низших позвоночных в пресноводных экосистемах.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы – определить возможные причины и пути дивергенции эндемичных рыбоядных гольцов бассейна р. Камчатка от их вероятного предка – мальмы *Salvelinus malma*, а также выяснить современные взаимоотношения этих форм в составе популяционной системы бассейна. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Оценить различия между каменным гольцом, белым гольцом и мальмой бассейна р. Камчатка по разнообразию контрольного региона митохондриальной ДНК, морфологии, особенностям роста, образу жизни и питанию.
2. Выяснить репродуктивные взаимоотношения мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка посредством анализа изменчивости микросателлитных локусов; изучить особенности их биологии размножения и уровень изоляции специализированных форм.
3. Определить особенности естественных условий раннего развития каменного гольца, белого гольца и мальмы; в экспериментах выявить возможный вклад условий среды раннего развития в формирование репродуктивной изоляции и специализации каменного гольца.
4. На основе полученных данных сформулировать представление об эволюционной истории комплекса мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка.

Научная новизна работы. Впервые для лососевых рыб продемонстрирована адаптивная радиация в речных условиях. Описана структура разнообразия *Salvelinus malma* complex бассейна р. Камчатка, включающая ряд проходных и жилых бентосоядных форм, а также две специализированные рыбаодные формы (или два вида). Выдвинуты и обоснованы гипотезы о происхождении рыбаодных эндемичных гольцов. При выявленной филогенетической близости мальмы и её дериватов, показана репродуктивная изоляция между рыбаодными и бентосоядными гольцами. Обнаружены нерестилища каменного и белого гольцов, выяснены особенности их размножения и жизненного цикла.

Впервые проведено сравнение раннего развития мальмы и каменного гольца. Обнаружен ранее не описанный для лососевых рыб механизм экологической диверсификации, основанный на физиологической адаптации к повышенному содержанию естественных токсинов на нерестилищах.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные расширяют представления о процессах адаптивной радиации у лососевых, а также об адаптивной радиации в реках у рыб в целом. Эти результаты создают предпосылки для дальнейшего поиска случаев адаптивной радиации у лососевых в других речных бассейнах.

С практической точки зрения результаты могут быть интересны специалистам в области аквакультуры на фоне растущего интереса к товарному выращиванию гольцов. Каменный и белый гольцы – быстрорастущие крупные рыбы, которые могут иметь высокую товарную ценность. Каменный голец не восприимчив к загрязнению среды на ранних этапах развития. Полученные данные могут быть полезны при планировании развития аквакультуры в Камчатском крае, а также при разработке мер по возмещению экологического ущерба.

Полученные данные об уникальном случае адаптивной радиации гольцов рода *Salvelinus* в пределах одного речного бассейна могут служить примерами в учебных курсах по ихтиологии, экологии и эволюционной биологии.

Положения, выносимые на защиту:

- 1) Каменный и белый гольцы репродуктивно изолированы от предкового вида – мальмы, населяющей бассейн р. Камчатка; эти три группы гольцов нерестятся на разных нерестилищах, характеризующихся специфическими условиями раннего развития.
- 2) Обе специализированные группы рыбаодных гольцов являются дериватами мальмы, возникшими параллельно и независимо в разных частях бассейна не ранее конца плейстоцена.

3) Каменный голец, белый голец и мальма различаются между собой комплексом морфологических и экологических признаков, а также параметрами жизненного цикла. У каменного гольца выявлены специфические особенности раннего развития, связанные с повышенным уровнем тиреоидных гормонов.

Степень достоверности и апробация результатов. Диссертационная работа выполнена с привлечением современных популяционно-генетических, морфологических, биохимических и экологических методов. Экспериментальный блок включает анализ раннего онтогенеза с поддержанием строгого контроля за условиями среды содержания. Разносторонние данные репрезентативного объема проанализированы статистическими методами. Качество анализа полученных материалов обеспечивает обоснованность результатов и сделанных выводов.

Результаты работы представлены на VII научно-практической конференции молодых ученых и специалистов с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (14-15 ноября 2019 г., Москва, ВНИРО), XXI международной научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (18-19 ноября 2020 г. Петропавловск-Камчатский), VIII научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (5-6 ноября 2020 г., Москва, ВНИРО).

Статьи, в которых опубликованы основные результаты, и положения, выносимые на защиту, прошли рецензию ведущих специалистов в области изучения адаптивной радиации.

Личный вклад соискателя. Соискатель участвовал в планировании работ, сборе и обработке материала, анализе данных на всех этапах исследования, подготовке публикаций. За время подготовки диссертации соискателем освоены разноплановые научные методы, получен опыт лабораторной работы и анализа массивов данных. В составе коллектива лаборатории экологии низших позвоночных ИПЭЭ РАН соискатель в течение двух лет принимал участие в экспериментальном выращивании гольцов. В диссертации использованы материалы, собранные автором как в коллективе, так и лично в ходе экспедиций в разные сезоны 2015-2019 гг. в труднодоступные районы Камчатского края. Автор лично выполнял подготовку проб, участвовал в анализе молекулярно-генетических, морфологических данных, данных по экологии, темпам роста рыб и т.д.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ, в том числе 5 статей в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве

образования и науки Российской Федерации, в том числе 2 статьи в журналах 1-го квартиля по версии JCR.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 174 страницах машинописного текста. Работа состоит из Введения, четырёх глав, Выводов и Списка литературы. Библиографический список содержит 450 источников, в том числе 347 – на иностранных языках. Текст проиллюстрирован 23 рисунками и снабжён 15 таблицами.

Благодарности. Я чрезвычайно благодарен Е.В. Есину за руководство, терпение и поддержку на всех этапах работы, а также А.С. Голубцову за критику моих научных представлений и советы во время написания текста. За помощь в организации экспедиций и создание рабочей атмосферы на Камчатке я очень признателен Д.М. Паничевой. Отдельная благодарность – Г.Н. Маркевичу за передачу мне практических, теоретических знаний и дружескую поддержку на всех этапах выполнения работы. Я благодарен Е.А. Шубиной, Н.С. Мюге, Е.С. Бочаровой, В.Э. Федосову, Д.А. Медведеву за помощь в освоении молекулярно-генетических методов, а также Б.А. Лёвину, А.А. Махрову, С.С. Алексееву и Г.И. Рубану – за критические замечания по тексту диссертации. Огромное спасибо моим родным и близким, без их поддержки и заботы эта работа была бы невозможна.

Работа была поддержана грантами РНФ № 18-74-10085 и РФФИ № 18-04-00240, № 18-34-20075.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обоснована актуальность темы, сформулированы цель и задачи, отражены научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы, представлены основные положения, выносимые на защиту.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обзор литературы состоит из трёх частей. В разделе «Филогения гольцов рода *Salvelinus*» кратко описаны эволюционная история рода *Salvelinus* и место *S. malma* complex в составе рода. С учётом опубликованных молекулярно генетических данных и реконструкций климатических и геоморфологических событий прошлого приведена вероятная последовательность дивергенции линий в роде, приведшая к современному разнообразию. В разделе «Адаптивная радиация гольцов рода *Salvelinus* в озёрах» на разнообразных примерах рассмотрены основные направления диверсификации группы; внимание также уделено описанию уникальных сложных примеров адаптивной радиации озёрных гольцов. В разделе «Адаптивная радиация рыб в речных условиях» описаны направления диверсификации тропических групп речных рыб. Обсуждаются основные экологические

факторы, сопутствующие адаптивной радиации в реках: стабильность условий среды, пространственная изоляция и фаунистическая обеднённость мест обитания, появление экологических границ местообитаний.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор полевого материала проводился в разные сезоны 2015-2019 гг. по всему бассейну р. Камчатка, характеристика которого приведена в первом разделе главы 2 диссертации. Места вылова рыбы обозначены на Рис. 1. Согласно протоколу, подробно изложенному в тексте диссертации, пойманная рыба на месте идентифицировалась по ряду признаков экстерьера и паразитарной инвазии. Из смешанных уловов гольцов удалялась кунджа *S. leucomaenis*, остальные рыбы разделялись на «каменного гольца» (КГ), «белого гольца» (БГ) и «мальму» (МА). Далее в лаборатории проводилась верификация первичной классификации при помощи молекулярно-генетических методов, а также кросс-валидации по совокупности признаков, описывающих форму тела. Объём использованного для анализа материала приведён в Таблице 1.

В ходе полевых работ были локализованы места нагула и размножения гольцов. На нерестилищах (обозначены на Рис. 1) был проведён сбор данных об условиях размножения и раннего развития. Анализировались различные гидрологические и гидрохимические показатели. Методами спектрофотометрии сравнивался состав органического материала в экстрактах из илов нерестовых бугров. Экологические данные использовались для поиска причин презиготической изоляции КГ, БГ и МА.

Для анализа роста пойманную рыбу взвешивали, измеряли её длину по Смитту; по шлифованным отолитам определяли возраст (Grainger, 1953; Campana, 2004). Достоверность размерно-весовых различий оценивали дисперсионными тестами и по критериям Стьюдента/Тьюки. Для оценки пищевой ниши и её стабильности определяли: (1) встречаемость пищевых объектов в желудках в период лета, предшествующий нересту (Amundsen et al., 1996); (2) экстенсивность инвазии и индекс обилия паразитов, передающихся с кормовыми объектами (Буторина, 2008); (3) соотношение стабильных изотопов азота в мышечной ткани (Peterson, Fry, 1987). У крупных особей подсчитывали лучи в плавниках, прободённые чешуи в боковой линии, жаберные тычинки на первой левой дуге и пилорические придатки. Анализ данных по питанию и меристическим признакам проводили методами непараметрической статистики.

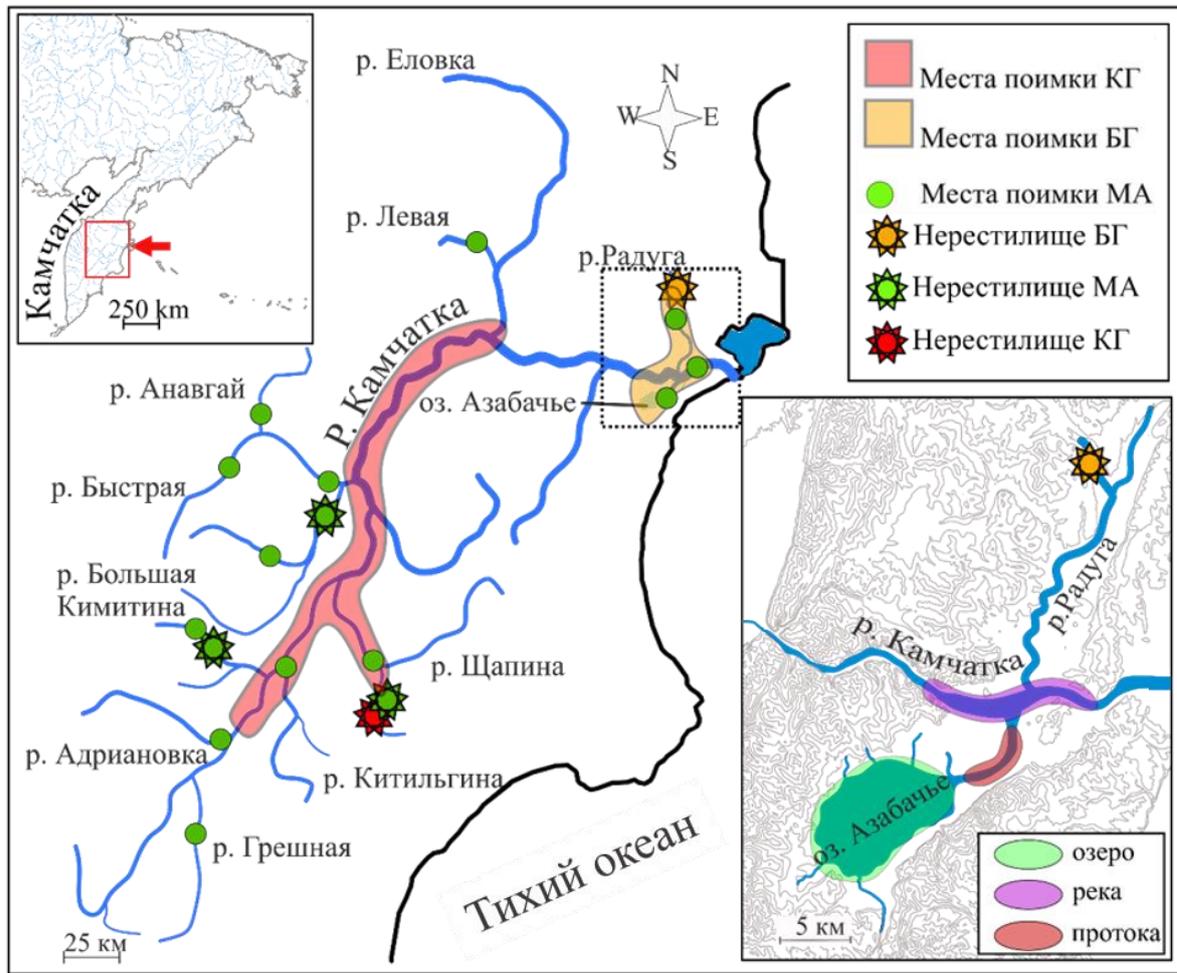


Рисунок 1. Карта бассейна р. Камчатка с указанием мест поимки голецов (на врезке вверху справа: мальма – МА, каменный голец – КГ и белый голец – БГ), а также их нерестилищ, обнаруженных в 2015–2019 гг. Мальма ловилась повсеместно, зелёными кружками обозначены места сбора выборок для анализа ДНК. Врезка справа внизу соответствует зоне обловов в нижней части бассейна, на ней цветами обозначены места вылова трёх пространственных группировок белого голца.

Анализ морфометрических особенностей был проведён по форме тела и головы, а также хрящевого черепа взрослых особей без брачных изменений. Использование методов геометрической морфометрии позволило сравнивать особей, значительно различавшихся размерами. Рыба и очищенные от мягких тканей черепа фотографировались в стандартной проекции с соблюдением специальных требований (Zelditch et al., 2004). На цифровых изображениях были расставлены метки первого рода (Klingenberg, 2011). Достоверность различий сравниваемых групп оценивали дисперсионным апостериорным тестом после преобразования координат меток в Прокрустово пространство (Dryden, Mardia, 1998). Для групп, достоверно различавшихся между собой, средствами канонического анализа

сравнивали форму тела, головы и черепа; оценивали взаимные морфометрические дистанции. Далее проводили верификацию априорной классификации особей статистическим бутстрэпом (метод кросс-валидации «складной нож»).

Из отобранных фрагментов плавников с помощью коммерческих наборов выделяли ДНК. Секвенированные последовательности участка Д-петли мтДНК (праймеры Trp2 и HN20) использовались для уточнения филогении гольцов бассейна р. Камчатка (Kumar et al., 2018) (с привлечением данных из GeneBank). Частоты встречаемости генотипов двенадцати микросателлитных (далее мст) локусов анализировались для оценки репродуктивных связей МА разных частей бассейна и специализированных рыбоядных гольцов с МА, а также для уточнения демографической истории групп (всего использовали девять выборок). В каждой группе сравнения использовали мст локусы, прошедшие проверку на отсутствие нуль-аллелей, ошибок их отсева (Van Oosterhout et al., 2004), а также неравновесного сцепления (Mohlke et al., 2001). Далее моделировали вероятное число генетических кластеров и оценивали число потенциальных гибридов (Evanno et al., 2005), рассчитывали генетические дистанции между группами (Excoffier, Lischer, 2010), аллельное разнообразие и значимые изменения в гетерозиготности по группам (Piry et al., 1999).

В связи с обнаружением в илах из нерестовых бугров КГ избыточного содержания веществ терпеноидного ряда (продуктов разложения хвои), которые могут оказывать токсическое воздействие на развивающуюся рыбу, проведены лабораторные эксперименты для анализа устойчивости молоди КГ к токсикозу в сравнении с МА. Для этого с нерестилиц в аквариальную лабораторию вывезли оплодотворённую икру. После инкубации и подращивания в стандартных условиях, на мальках была проведена серия 120-часовых тестов (по 30 экз. каждой группы в трёх повторностях). В первом тесте определялась устойчивость молоди КГ и МА к продуктам разложения хвойного опада. Молодь выдерживали в разных концентрациях настоя, полученного из хвои ели и лиственницы (1.0%, 1.5%, 3.0% сухой массы). Рабочие концентрации подбирались методами биотестирования на стандартных тест-объектах. Во втором тесте определялось влияние уровня тиреоидных гормонов на устойчивость молоди к токсикозу. Для этого МА, выращенная в растворах тиомочевины и трийодтиронина (с добавлением йопановой кислоты) выдерживалась в 1.5% настое хвои. В тестах оценивались смертность и изменение физиологических индикаторов оксидативного стресса: содержания глюкозы в крови, фосфолипидов в мышечной ткани и общей активности перекись-разрушающих ферментов тканей (Esin et al., 2021). Молодь из обоих тестов сравнивалась с контрольными группами. Также методами иммуноферментного анализа во всех

экспериментальных группах оценивалось содержание тиреоидных гормонов в организме. Дополнительно уровень гормонов оценили у природной молодежи из нерестовых водотоков. Статистическое сравнение групп проводилось с использованием непараметрических многомерных критериев, дополненных процедурами множественного сравнения.

Таблица 1. Общее количество изученных особей мальмы, каменного и белого голец в различных видах анализа

Виды анализа	Мальма	Каменный голец	Белый голец
Биологическая характеристика*	177	112	108
Определение возраста	79	32	83
Меристические признаки	30	30	30
Морфометрия тела и головы	123	54	93
Краниометрия	31	32	33
Изменчивость мтДНК**	75 (10)	20 (3)	5 (2)
Изменчивость мст локусов	121	62	93
Физиологические показатели молодежи в эксперименте	600	360	0
Гормональный статус молодежи	60	60	0

Примечания: * включает данные по длине и массе, стадиям зрелости, содержанию желудка, составу паразитофауны;

** в скобках указано число последовательностей из базы данных GenBank.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Размеры и возраст мальмоидных голец бассейна р. Камчатка

Представлены данные, показывающие, что каменный голец (КГ) и белый голец (БГ) растут быстрее и живут дольше мальмы (МА); взрослые КГ и БГ достоверно крупнее производителей МА. Взрослые особи КГ в среднем имели длину 42 см, массу 860 г и возраст 6-7 лет; БГ – длину 40 см, массу 900 г и возраст 5-6 лет; МА – длину 24 см, массу 250 г и возраст 5 лет.

Образ жизни мальмоидных голец бассейна р. Камчатка

В разделе представлено обобщение данных о сезонном распределении, питании и нересте голец за четыре года полевых работ и с привлечением опросных данных. Было исследовано нерестилище КГ, нерестилище БГ и несколько нерестилищ МА (Рис. 1). КГ малочислен; зимой держится в устьях притоков верхнего порядка, весной-летом расселяется по устьям крупнейших притоков основного русла верхней части бассейна;

нерестится в сентябре в ручье зоны реликтовой хвойной тайги. БГ сравнительно многочислен, обитает в бассейне оз. Азабачье и в нижнем течении основного русла р. Камчатка; нерестится в сентябре в верхнем течении крупнейших притоков нижней части бассейна. МА многочисленна и распространена по всему бассейну р. Камчатка, представлена проходными и осёдлыми рыбами; нерестится с конца сентября по ноябрь в верхнем течении притоков бассейна.

Желудки питавшихся особей КГ крупнее 8 см весной-летом содержали молодь лососёвых рыб, желудки БГ крупнее 12 см содержали колюшку и корюшку. Остальные пищевые объекты у КГ и БГ встречались редко (<20% встречаемости). У всех питающихся особей МА в желудках присутствовали организмы бентоса и имаго насекомых. Стабильность пищевых ниш трёх групп гольцов подтверждается соотношением изотопов азота в мышцах ($\delta^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ у хищников в среднем на 3‰ выше) и фауной паразитов, передающихся через разных промежуточных хозяев – пищевых объектов гольцов (индексы обилия инвазии подтверждают питание КГ молодь лососей, БГ – пелагическими рыбами, МА – разнообразным бентосом). Также заражённость паразитами указывает на однородность популяции КГ по типу избираемых мест нагула; подразделённость БГ на группировки с преимущественно озёрным и речным образом жизни; присутствие у примерно половины особей МА периода нагула в солёных водах.

Филогения мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка по данным анализа изменчивости последовательностей митохондриальной ДНК

Анализ последовательностей контрольного региона мтДНК (480 п.н.) показал наличие пяти новых и семи ранее известных гаплотипов МА бассейна р. Камчатка, четырёх гаплотипов КГ (три известны ранее), четырёх гаплотипов БГ (три известны ранее). Между собой гаплотипы различались на 1-2 замены. При построении дерева методом максимального правдоподобия (в программе MEGA-X v 10.0.5) и медианной сети (в PopArt v.1.7) выявить филогенетическую структуру не удалось; гаплотипы всех трёх групп равномерно распределились по древу *S. malma* complex, включающему гаплотипы со всего ареала.

Генетическая дифференциация мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка по данным анализа изменчивости микросателлитных локусов ядерной ДНК

Моделирование генетической структуры выборок гольцов по частотам встречаемости генотипов мст локусов дало разные результаты при сравнении МА верхней и нижней частей бассейна р. Камчатка, КГ и МА, БГ и МА. Вероятности отнесения особей к

альтернативным генетическим кластерам, соответствующим разным цветам, показаны на Рис. 2.

При сравнении МА из разных частей бассейна выделение генетических кластеров оказалось недостоверно, а генетические дистанции между каждой из выборок незначительны (F_{ST} – от 0.001 до 0.022, $p > 0.05$).

КГ и МА высоко достоверно разделились на два альтернативных кластера ($F_{ST} = 0.064$, $p = 0.001$), что однозначно указывает на репродуктивную изоляцию между группами. Ошибка классификации модели составила 7%. У КГ наблюдалась достоверно сниженная гетерозиготность и аллельное разнообразие (богатство), что может указывать на значительные демографические события в его эволюционной истории и современную низкую эффективную численность в сравнении с МА.

БГ и МА также достоверно разделились на два кластера, но средняя генетическая дистанция между выборками БГ и МА оказалась меньше, чем в паре сравнения КГ-МА ($F_{ST} = 0.024$, $p = 0.0159$). Между БГ и МА были обнаружены гибриды, а ошибка первичной классификации составила 12%. Генетическое разнообразие БГ и МА из нижнего течения бассейна были сопоставимы. Выборки БГ, собранные в разных частях его ареала, генетически не различались, что свидетельствует об однородности популяции.

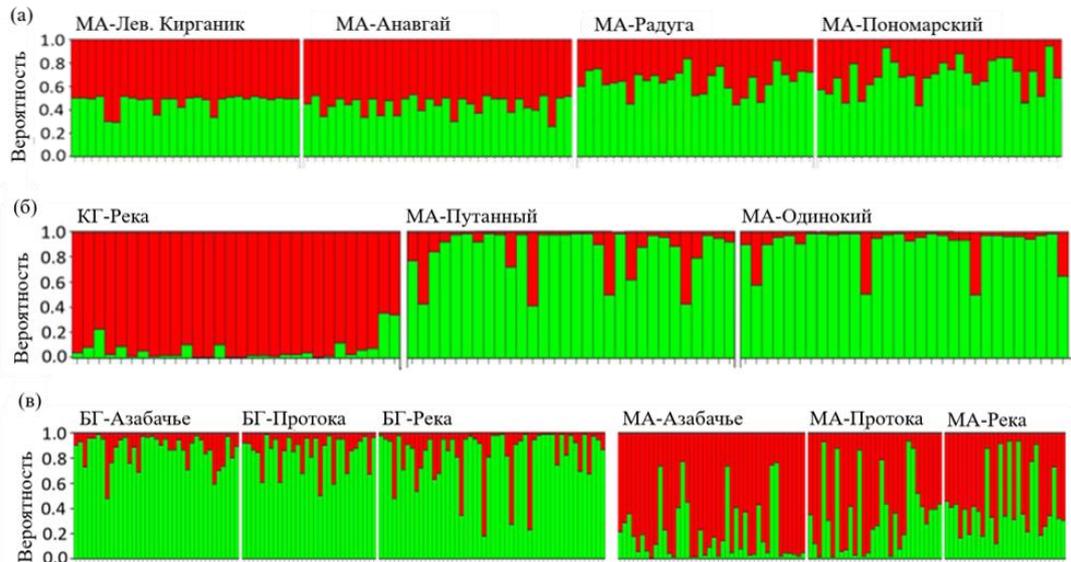


Рисунок 2. Гистограммы генетического смешения, построенные в Structure для $K = 2$ (по MСМС-модели в Structure Harvester – наиболее вероятно число кластеров в каждой группе сравнения); каждая особь представлена вертикальной линией, разделенной на цветные сегменты в соответствии с вероятностью членства в кластере: а) результаты сравнения МА из разных частей бассейна; б) результаты сравнения КГ и МА из верхней части бассейна ; в) результаты сравнения БГ и МА из нижней части бассейна.

Морфологические различия мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка

Судя по полученным данным, рыбы, идентифицированные как КГ, БГ и МА, характеризуются сходными значениями большинства исследованных меристических признаков. При этом у КГ было достоверно меньше прободённых чешуй в боковой линии, в случае БГ статистически значимых различий по проанализированным признакам не обнаружено. Стоит отметить, что ранее при сравнении хищного гольца и МА из оз. Азабачье были обнаружены достоверные различия между группами по числу лучей в спинном плавнике (Савваитова, Кохменко, 1971).

Также следует упомянуть особое строение жаберных тычинок у КГ они несут на себе крупные боковые зубчики, которые у МА также имеются на жаберных тычинках, но характеризуются меньшим размером (Рис. 3).

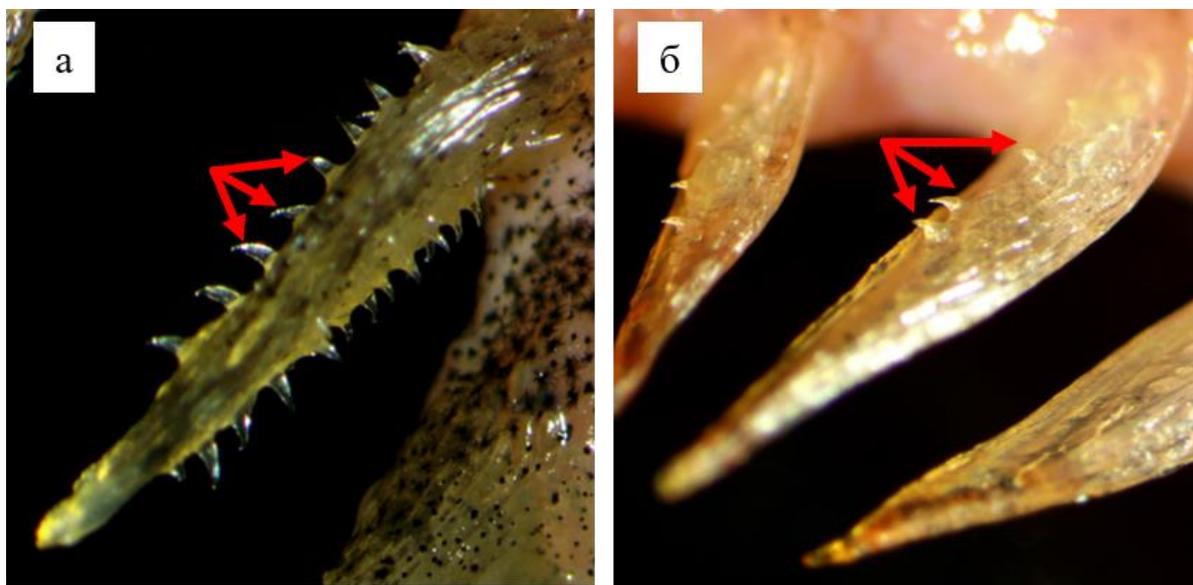


Рисунок 5. Жаберные тычинки (а) каменного гольца и (б) мальмы, красными стрелками указаны боковые зубчики.

При попарном сравнении общей формы тела КГ и МА, БГ и МА были обнаружены достоверные различия, большая часть которых связана с длиной челюстей и головы, высотой тела (в случае КГ – также с каудальным смещением спинного плавника) (Рис. 4 а, б). Во обоих случаях морфометрические дистанции между рыбающими группами и МА были в 2-3 раза выше, чем между разными выборками МА. При этом многомерные кросс-валидационные тесты показали высокую точность классификации (>90%).

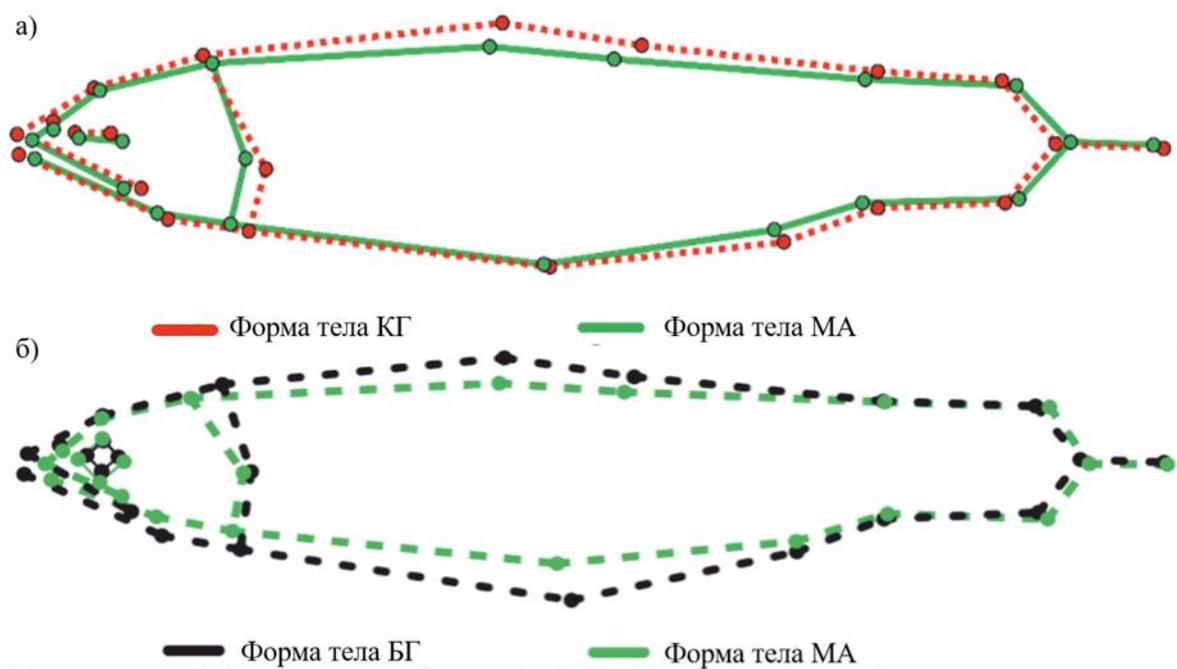


Рисунок 4. Попарное сравнение усреднённой формы тела а) мальмы (МА) и каменного гольца (КГ); б) МА и белого гольца (БГ). Рисунки получены в программе MorphoJ.

При одновременном сравнении формы головы КГ, БГ и МА были выявлены достоверные различия между группами. Попарные дистанции между МА и рыбоядными группами составили 0.073 для КГ-МА и 0.084 для БГ-МА, в то время как для КГ-БГ - 0.053. Основные различия были связаны с положением ноздри, диаметром глаза и высотой головы, длиной челюстей (Рис. 5 а).

При сравнении формы хрящевого черепа трёх групп также были обнаружены достоверные различия. В ряду МА – КГ – БГ наблюдалось увеличение относительной длины этмоидного отдела. КГ и БГ также отличались от МА увеличенными задними отросткам верхнеушной кости. В свою очередь, КГ обособлялся от БГ за счёт увеличенной ширины черепа, и в особенности межглазничного расстояния, а также за счёт гипертрофированных боковых отростков клиновидноушной кости (Рис. 5 б). При этом дистанции при попарных сравнениях между тремя группами были практически идентичны.

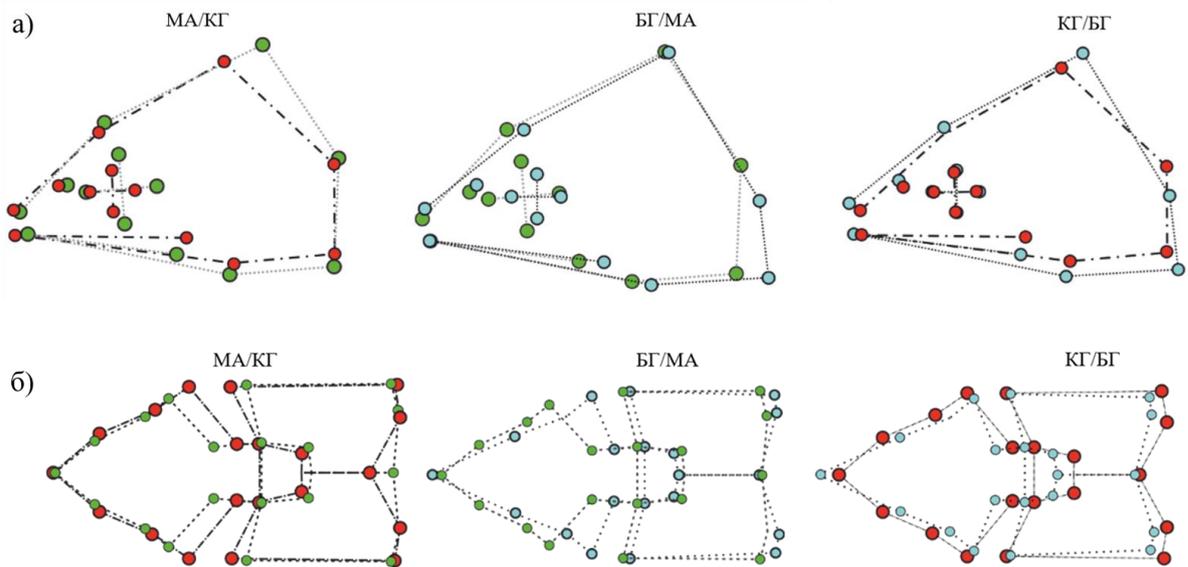


Рисунок 5. Попарное сравнение МА (зелёные точки), КГ (красные точки) и БГ (голубые точки) по усреднённой форме головы сбоку (а) и хрящевого черепа сверху (б).

Сравнение условий среды на нерестилищах мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка

При обследовании нерестилищ КГ, БГ и МА были обнаружены значительные различия в условиях воспроизводства. Нерестилище КГ затенено кронами хвойного леса, русло завалено топляком ели и лиственницы, донный субстрат гравийно-галечный, закрыт слоем хвои и ила. Скорость течения сравнительно небольшая (до 0.7 м/с); вода прозрачная, но имеет тёмно-коричневый цвет и слабоокислую реакцию. Концентрация органических веществ и минерализация значительно превышают эти показатели на нерестилищах БГ и МА. Значительное превышение количества веществ, маркирующих продукты разложения хвои на нерестилищах КГ относительно БГ и МА, подтверждено на протяжении всего года.

На нерестилище БГ русло широкое и открытое, по берегам произрастает пойменный ивово-ольховый лес, террасы заняты каменной березой. Скорость течения высокая (до 2 м/с), донный субстрат галечно-валунистый, лишенный наилка; вода прозрачная и бесцветная; имеет нормальную (слабощелочную) реакцию и низкую минерализацию.

На нерестилищах МА по берегам произрастает ольховый стланик, грунт гравийно-галечный, практически без наилка; химический состав идентичен таковому на нерестилище БГ, а скорости течения значительно ниже (до 1.1 м/с).

Экспериментальное сравнение устойчивости молоди каменного гольца и мальмы к токсификации нерестового субстрата

В острых токсикологических тестах на молоди КГ и МА было обнаружено, что КГ значительно более устойчив к воздействию продуктов разложения хвойного опада. В сравнении с МА у него достоверно ниже смертность, а также слабее развиваются синдромы окислительного стресса. Активность перекись-разрушающих ферментов у КГ в норме повышена по сравнению с МА и изменяется слабее в результате воздействия токсикантов. При этом уровень тиреоидных гормонов, регулирующих защитные механизмы, у КГ был достоверно выше, чем у МА, причём не только у экспериментальной молоди, но и в дикой природе у молоди обеих форм, одновременно собранной в одном водотоке.

Оценка влияния тиреоидных гормонов на устойчивость молоди гольцов к токсикозу показала, что гипертиреозидизм и ускорение метаболизма снижают смертность и выраженность окислительного стресса у молоди МА. Гипотиреозидизм, наоборот, делает молодь более восприимчивой к токсикозам. Стоит отметить, что во всех токсикологических тестах после выдерживания в настое хвои у подопытных рыб возрастало содержание тиреоидных гормонов в крови.

Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Структура популяций мальмы *Salvelinus malma complex* бассейна р. Камчатка

Озёрно-речная сеть бассейна р. Камчатка существовала в течение позднего плейстоцена (Klimaschewski et al., 2015), оставаясь одним из основных ледниковых рефугиумов для мальмы, откуда после потепления происходило её расселение (Олейник и др., 2010; Yamamoto et al., 2014; Oleinik et al., 2019). Гаплотипы контрольного региона мтДНК мальмы бассейна р. Камчатка не кластеризуются в самостоятельную филолинию, а равномерно распределены по всему эволюционному древу *S. malma complex*.

Мальма бассейна р. Камчатка, в питании которой преобладают бентосные организмы, представлена крупной проходной и более мелкой жилой группировками. Между выборками, использованными в данной работе, отсутствуют значимые различия в морфологии, условиях размножения и развития. Единственным фактом, указывающим на подразделённость мальмы на локальные группировки, является специфика паразитофауны озёрных рыб. Обнаруженное фенотипическое разнообразие не выходит за пределы внутривидовой пластичности, описанной для *S. malma*.

Во время последнего пика глобального похолодания бассейн р. Камчатка разделялся ледниковой запрудой у подножья влк. Шивелуч на две части (Брайцева и др.,

1968; Ponomareva et al., 2021). Устье реки, дренировавшей запруду, находилось к северу относительно нынешнего; нижняя часть бассейна представляла собой отдельную озёрно-речную систему. В современных очертаниях водная сеть оформилась в атлантическом периоде голоцена (Pinegina et al., 2003; Bourgeois et al., 2006). Если мальма верхней и нижней частей бассейна длительное время существовала независимо, а впоследствии сохранила репродуктивную филопатрию, то можно ожидать подразделённости популяционной системы и наличия в её составе двух генетических кластеров. Тем не менее, судя по данным разнообразия мст генотипов, популяционная система мальмы бассейна р. Камчатка однородна; наблюдаемые генетические дистанции между выборками на порядок ниже, чем дистанции между популяциями *S. malma* разных рек (Салменкова и др., 2005; Gordeeva et al., 2010; Moore et al., 2015; Taylor, May-McNally, 2015). Вероятно, после объединения бассейна произошло смешение временно изолированных популяций. В современных условиях генетическое единство обеспечивается миграцией части проходных особей вверх по бассейну на нерест. Косвенным свидетельством фрагментации популяционной системы остаётся наличие двух специализированных эндемичных рыбацких групп: каменного гольца в верхней части и белого гольца в нижней части бассейна.

Каменный голец и вероятные причины его обособления

«Каменный голец» – быстрорастущая рыба со специфическим тёмным окрасом (Савваитова, Максимов, 1970; Pavlov, Savvaitova, 1991). Характеризуется массивной головой, отставленными назад плавниками; во рту развиты зубы на основаниях жаберных дуг, которых в норме нет у мальмы. В питании с раннего возраста преобладает молодь тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* spp., пищевая ниша стабильна. Каменный голец ведёт исключительно речной образ жизни: нагуливается в устьевых зонах притоков, на нерест, видимо, поднимается в небольшие водотоки зоны реликтовой хвойной тайги.

Судя по частотам встречаемости комбинаций аллелей мст локусов, каменный голец репродуктивно изолирован от мальмы; вероятно, он произошёл от немногочисленной предковой популяции. При сравнении ядерной ДНК двух групп (МА и КГ) были обнаружены идентичные последовательности в фрагментах генов лактатдегидрогеназы (Олейник и др., 2019а), металлотнионина и гормона роста-2 (Melnik et al., 2020). Различия между этими группами по частотам аллозимных локусов оказались незначительными (Осинов, Павлов, 1998; Pavlov, Savvaitova, 1991). С учётом данных по разнообразию гаплотипов мтДНК каменного гольца (анализировались разные участки) (Balakirev et al., 2016а; Олейник и др., 2019; Oleinik et al., 2019; наши данные), можно предположить недавнюю (конец плейстоцена) дивергенцию этого эндемика от мальмы.

Репродуктивная изоляция между каменным гольцом и мальмой вероятно поддерживается расхождением по времени и местам размножения. Судя по нашим данным, каменный голец нерестится на месяц раньше мальмы в специфических условиях – дно на нерестилище засыпано хвоей, вода отличается специфическими гидрохимическими показателями, ил содержит избыточное количество терпеноидов, оказывающих токсическое действие на животных (Tremolieres, 1988; Pietta et al., 1998). В ходе проведённых лабораторных экспериментов было показано, что молодь каменного гольца значительно более устойчива к воздействию продуктов распада хвои и окислительному стрессу, чем молодь мальмы. По всей видимости, устойчивость к токсикозу обеспечена естественным гипертиреоидным состоянием каменного гольца – повышенное содержание трийодтиронина в сравнении с мальмой было отмечено как в эксперименте, так и в природных условиях. Экспериментальные манипуляции с тиреоидным статусом мальмы позволили повысить её устойчивость к токсикозу, подтвердив данное предположение. Тиреоидные гормоны обеспечили интенсификацию метаболизма, в т.ч. повышенную активность антиоксидантных систем гольцов.

Тиреоидные гормоны играют плейотропную роль в развитии фенотипа рыб (Janz, 2000; Shkil et al., 2012; McMenamin et al., 2014; Campinho, 2019; Eales, 2019; Saunders et al., 2019). Высокое содержание тиреоидных гормонов ускоряет развитие (Blanton, Specker, 2007) и обеспечивает появление «мраморной» окраски у лососевых (Sivka et al., 2013; Silva et al., 2017), что также характерно для каменного гольца. По всей видимости, фенотип каменного гольца развился вследствие отбора на гипертиреозидизм при воспроизводстве в токсичной среде - изолированная в среднем течении предковая группа мальмы адаптировалась к распространению елово-лиственничных лесов в конце ледникового периода. Интенсификация метаболизма стала возможной благодаря наличию в бассейне стартового корма для молоди гольца – мелких сеголетки микижи *O. mykiss* и хариуса *Thymallus arcticus*, которые расселяются по притокам р. Камчатка в начале лета.

Белый голец и вероятные причины его обособления

Быстрорастущая рыба с серебристой окраской из нижнего течения р. Камчатка, «белый голец», с раннего возраста питается малоротой корюшкой *Hypomedus olidus* и трёхиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus* (Савваитова, 1989; Горовая, 2008, Буторина, 2008; наши данные). Адаптация к питанию мелкой рыбой прослеживается в форме тела и строении черепа (удлинённые челюсти, голова и череп).

Как и каменный голец, белый голец является эндемиком бассейна р. Камчатка, подобные формы из других водных систем (в частности, из оз. Кроноцкое) ему не родственны (Салменкова и др., 2005; Животовский и др., 2015). На основе данных о

разнообразии гаплотипов мтДНК предполагается, что обособление белого гольца от мальмы произошло не ранее конца плейстоцена (Олейник и др., 2015, 2019; наши данные). При этом специализация достигла достаточно высокого уровня: белый голец отличается от мальмы по меристическим признакам (Савваитова, Кохменко, 1971; Чебанова, 1974), группам крови (Васильев, Савваитова, 1972), а также по числу ядрышкообразующих районов хромосом (Фролов, 2001). Анализ разнообразия мст локусов показал, что между белым голцом и мальмой имеется достоверное ограничение генного потока. По своему генетическому разнообразию белый голец близок к мальме, значимых демографических событий в его истории не прослеживается. Вероятно, в эволюционной истории белого гольца (в отличие от каменного) не было выраженного эффекта основателя, и численность популяции постоянно оставалась на сравнительно высоком уровне.

Белые голцы из основного русла р. Камчатка и оз. Азабачье различаются по размерно-весовым характеристикам и интенсивности паразитарной инвазии, но идентичны по разнообразию мст локусов. Предположительно, группировка оз. Азабачье и его нерестового притока является центральной (максимальное генетическое разнообразие; численность значительно выше, чем в реке). Созревающие рыбы из озера периодически откочёвывают в реку, где встречаются преимущественно крупные особи старших возрастных групп.

В настоящее время изоляция между белым голцом и мальмой поддерживается за счёт расхождения по срокам и местам нереста. Мальма созревает позже и избегает высоких скоростей течения в местах размножения. Белый голец, напротив, нерестится на участках с высокой скоростью течения. В случаях контакта производителей разных групп ассортативность может достигаться теми же поведенческими механизмами, что в паре *O. tshawytscha* – *O. gorbuscha*, где первая агрессивно вытесняет вторую на периферию нерестовых перекатов (Леман, 2003). Тем не менее, анализ генетической структуры показывает наличие гибридов между белым голцом и мальмой. Вероятно, крупная проходная мальма единично поднимается на нерестилища белого гольца и размножается в непосредственной близости от последнего, или даже вместе с белым голцом.

Нерестилища белого гольца расположены вне таёжной зоны, в связи с этим механизмы дивергенции этой группы должны отличаться от таковых для каменного гольца. Ещё 5.5-6.5 тыс. лет назад зона обитания белого гольца, вероятно, представляла собой солоноватоводную лагуну (Pinogina et al., 2003; Bourgeois et al., 2006). Известно, что эстуарные экосистемы обладают повышенной – относительно озёр и рек – продуктивностью (Nixon, 1988; Wolanski, Elliott, 2015). В лагунной экосистеме видимо обитали многочисленные популяции мелкой рыбы – колюшек и корюшек (они сохранились до нашего времени). Наличие большого количества рыбы дало возможность

крупной мальме успешно специализироваться на угонной охоте. Обособление белого гольца от мальмы могло протекать по классическому для голецов сценарию с разделением ресурсов пелагиали и бентали. В среднем голоцене после объединения бассейна началось тектоническое поднятие берега, озёрно-руслевая сеть нижнего течения приобрела современный облик, и по реке расселились уже обособившиеся белый голец и мальма.

Мальмоидные гольца бассейна р. Камчатка – первый подтверждённый пример параллельной адаптивной радиации лососевых рыб в речных экосистемах

Подводя итог, можно заключить, что в бассейне р. Камчатка благодаря его размерам, сложной структуре местообитаний, наличию разных богатых источников корма, а также продолжительной истории существования, сформировалась сложная фенотипически гетерогенная система популяций *S. malma* complex. Она включает широко распространённую мальму, тяготеющую к бентофагии, а также две рыбоядные группы, которые можно проассоциировать с *S. kuznetzovi* Taranetz, 1933 (каменный голец) и *S. albus* Glubokovsky, 1977 (белый голец). Стоит отметить, что обнаруженная изменчивость рыбоядных голецов не в полной мере соответствует первоописаниям соответствующих таксонов. Однако с учётом того, что анализ типового материала и уточнение диагнозов не проводились, обсуждение таксономических вопросов было вынесено за пределы данной работы. В то же время нельзя не обратить внимание на то, что каменный голец (*S. kuznetzovi*) репродуктивно изолирован от симпатричной мальмы; эта группа отличается характерным фенотипом и образом жизни; она удовлетворяет критериям биологического вида. Белый голец (предположительно *S. albus*) не в полной мере удовлетворяют критериям биологического вида. Впрочем, возможность существования т.н. «гантелевидных структур», т.е. сохранения частичного обмена генами между дивергировавшими в ходе адаптивной радиации группами, была показана ранее (Kondrashov, Mina, 1986).

Изученный комплекс является примером того, как в результате адаптивной радиации образовались две специализированные рыбоядные группы. Судя по геоморфологическим и молекулярно-генетическим данным, каменный и белый голец произошли независимо, и пути их специализации различались. При кажущемся сходстве пищевых ниш (потребление рыбы), способы освоения ресурсов каменным и белым голецями различаются, что находит отражение и в специфических адаптивных признаках эндемиков. Подобные примеры, когда параллельно в речных и озёрных системах в результате адаптивной радиации формируются сходные фенотипы, обнаруживаются у усачей из бассейна оз. Тана и рек Эфиопского нагорья (de Graaf et al., 2008; Levin et al., 2019, 2020), расщепобрюхих *Schizothoracinae* из рек и озёр Непала (Regmi et al., 2021).

ВЫВОДЫ

- 1) Популяционная система *Salvelinus malma* complex бассейна р. Камчатка фенотипически гетерогенна и разнообразна по биологическим характеристикам, но не подразделяется по вариабельности митохондриальной ДНК. Эндемичные каменный и белый голец являются дериватами мальмы недавнего происхождения.
- 2) В современных условиях каменный голец, белый голец и мальма – три репродуктивно обособленные друг от друга популяционные группировки. Между белым голцом и мальмой сохраняется ограниченный генный обмен. Презиготический барьер между группировками поддерживается за счёт расхождения по местам и срокам нереста. Генетические дистанции между мальмой и её дериватами значительно выше, чем между географически удалёнными популяциями мальмы бассейна р. Камчатка.
- 3) Каменный голец ведёт речной образ жизни, специализируется на питании молодью лососёвых рыб. Белый голец ведёт озёрно-речной образ жизни, специализируется на питании колюшкой и корюшкой. Обе группы рыбоядных голцов не образуют карликовых самцов и отличаются от бентосоядной мальмы ускоренным соматическим ростом, окраской, особенностями формы тела и головы, строением черепа.
- 4) Каменный голец, вероятно, специализировался к воспроизводству в зоне хвойных лесов средней части бассейна из небольшой предковой группы. В его обособлении, помимо перехода на питание рыбой, предположительно сыграло роль повышение тиреоидного статуса в ответ на токсификацию среды раннего развития продуктами разложения хвойного опада. Для молоди мальмы среда развития каменного голца токсична.
- 5) Белый голец предположительно обособился в озёрно-речной системе нижней части бассейна, характеризующейся высокой продуктивностью. В его демографической истории не прослеживаются скачков численности. Крупные производители белого голца способны занимать нерестилища на потоке, недоступные более мелкой мальме из-за высоких скоростей течения. Степень дивергенции от мальмы у белого голца ниже, чем у каменного, частота гибридизации с родительской формой у первого существенно выше, чем у второго.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации:

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. – Т.61. - № 5. (принята в печать 27.11.2020)

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.

Материалы и тезисы конференций:

Мельник Н.О., Маркевич Г.Н., Есин Е.В. Раннее расхождение в темпах роста и развития каменного гольца и мальмы в экспериментальных условиях. Мат. VII науч.-практич. конф. молодых учёных с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса». Москва – 2019. – С. 314-317.

Мельник Н.О., Медведев Д.А., Маркевич Г.Н., Есин Е.В. Гаплотипическое разнообразие митохондриальной ДНК мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) бассейна р. Камчатки. Мат. XXI международной науч. конф., посвященной 75-летию со дня рождения одного из организаторов современной гидробиологической науки на Камчатке, д.б.н. В.В. Ошуркова. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский, 2020. – С. 98-101.

Мельник Н.О., Есин Е.В., Бочарова Е.С., Маркевич Г.Н. Репродуктивные отношения мальмы и белого гольца *Salvelinus* cf. *malma* низовой реки Камчатка. Мат. VIII науч.-практич. конф. молодых учёных с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса». Москва, 2020. – С. 108-111.