



«УТВЕРЖДАЮ»

И.о. Директора ФГБУН ФИЦКИА УРО РАН

чл.-корр. РАН, д.г.-м.н.

Г.Н. Антоновская

«5» августа 2026 г.

ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика

Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук на диссертационную работу Бардукова Николая Владимировича «ФОРМИРОВАНИЕ СОВРЕМЕННОГО АРЕАЛА ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ (*GASTEROSTEUS ACULEATUS*)», представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.13. – Ихтиология

В настоящее время формирование современных ареалов рыб происходит в непростых условиях климатических сукцессий и усиливающегося антропогенного прессинга, что создает непростую картину взаимосвязей при их становлении. Комплекс факторов, включающих географическое изменение водоразделов, палеогеографические изменения, климатические колебания и антропогенное воздействие человека определяют протекание микроэволюционных процессов и формирование филогенетических связей между различными популяциями рыб. Одним из популярных объектов исследований микроэволюционных, экологических и популяционных процессов является трехиглая колюшка, характеризующаяся обширным ареалом и значительными колебаниями численности. Это определяется совершенными генетическими механизмами, формирующими адаптации для жизни как в пресной, так и в морской воде. В то же время, сама история формирования ареала является в настоящее время наиболее слабым местом в исследованиях вида.

В этой связи, диссертационная работа Бардукова Николая Владимировича, посвященная вопросам формирования современного ареала трехиглой колюшки, представляется актуальной. В ней, основываясь на молекулярно-генетических методах исследований собранных данных (с учетом палеогеографических реконструкций), представлено видение диссертанта процесса формирования современного ареала *G. aculeatus*, с учетом вклада антропогенной составляющей в этот процесс. Научная и практическая значимость исследования несомненна и соответствует актуальным тенденциям и направлениям в ихтиологии.

Научная новизна. Автором впервые на основании проанализированных молекулярно-генетических данных сформулирована гипотеза об южном пути расселения трехиглой колюшки из Дальневосточного региона. Показано, что наиболее вероятным путем проникновения вида на территорию современной

Европы и далее в Атлантику можно считать расселение по системе пресных и соленых водоемов, ранее существовавших в районе современной пустыни Гоби, в океан Паратетис, охватывавший ранее бассейны современных Каспийского, Черного и Средиземного морей. На основании проведенных палеогеографических реконструкций выдвинуто предположение о том, что *G. aculeatus* могла пересечь Атлантику и достигнуть побережья Северной Америки, и, обогнув ее с севера, вернуться в Тихий океан. Этим объясняется наличие в его водах двух филогенетически неродственных линий вида. Анализ распределения по ареалу различных гаплотипов *cyt b* и *COI* выявил новые факты, свидетельствующие о древнем происхождении южных эндемичных европейских популяций трехиглой колюшки. Для Понто-Каспийского бассейна показано сосуществование в пределах одной популяции носителей двух филогенетических линий *G. aculeatus* – аборигенной, состоящей из двух хорошо дифференцированных филогенетических ветвей и европейской, вселившейся в данный регион в недавнем прошлом.

Теоретическая и практическая значимость работы. Проведенное исследование расширяет представления о возможных путях формирования современного ареала трехиглой колюшки. Сопоставление характера кластеризации филогенетических линий из разных участков ареала с палеогеографическими реконструкциями позволяет выдвинуть гипотезу о проникновении трехиглой колюшки в Европу южным путем по системе древних водоемов, наиболее значимым из которых следует считать океан Паратетис. Данные о южном происхождении европейских популяций трехиглой колюшки позволяют понять причины относительной теплолюбивости этого вида, что отражается в росте численности и расширении ареала северных популяций в периоды потепления климата. Эти данные также позволяют раскрыть пути распространения некоторых паразитов рыб.

Практическое значение полученных данных видится в демонстрации оценки преимуществ различных молекулярно-генетических методов для выявления связей между филогенетическими линиями, представленными в различных популяциях в масштабе всего ареала. Эта информация может быть полезна молекулярно-генетическим лабораториям, при изучении ими видов, имеющих сходные филогеографические и экологические особенности. Полученные данные позволяют понять причины колебаний численности трехиглой колюшки, что имеет значение при ее промысле и переработке с целью получения рыбной муки для производства комбикормов для рыб ценных видов. Кроме того, материалы диссертации могут быть использованы в образовательном процессе в рамках вузовских учебных программ по молекулярной генетике, экологии и ихтиологии при раскрытии этих дисциплин.

Соответствие паспорту научной специальности. Результаты проведенного исследования соответствуют шифру специальности 1.5.13. – Ихтиология, пункту 1. Систематика, эволюция, палеонтология и биогеография черепных хордовых животных,

облигатно связанных с водной средой и сохраняющих жаберное дыхание на протяжении всего жизненного цикла, далее – рыб.

Личный вклад автора. Автором выполнена основная часть лабораторной работы, обработка секвенированных последовательностей и их депонирование в базу данных NCBI «GenBank», построение медианных сетей и дендрограмм. Автор принимал активное участие в сборе материала, а также в обсуждении схемы формирования ареала трехиглой колюшки.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность исследований подтверждена обширным массивом данных, применением общепринятых методов молекулярно-генетического анализа и корректной интерпретацией полученных результатов.

Результаты диссертационной работы представлены на 4 конференциях разного уровня и опубликованы в 3 статьях в изданиях, рекомендованных ВАК РФ и включенных в международные наукометрические базы Scopus и Web of Science.

Диссертация состоит из введения, 4 глав (обзор литературы, материалы и методы, результаты, обсуждение), заключения и выводов. Работа изложена на 132 страницах машинописного текста, включая 106 страниц основного текста и 26 страниц Приложений, содержит 20 рисунков и 12 таблиц в основном тексте, 1 таблицу и 4 рисунка в Приложениях. Список литературы включает 175 наименований.

Что касается анализа самой рукописи работы.

Во **вводной части** диссертации автор традиционно обосновывает актуальность темы исследования, формирует его цель и три задачи, излагает научную новизну, теоретическую и практическую значимость результатов, методологию и методы диссертационного исследования. В этом разделе сформулированы два положения, выносимые на защиту, степень достоверности полученных результатов и их апробация. К сожалению, в этом разделе не показаны структура и объем диссертации, а также вклад автора в работу.

Глава 1 («Обзор литературы») представляет собой литературный обзор, обширный по числу рассматриваемых вопросов и исчерпывающий по представленной информации. В нем приводится систематическое положение вида *Gasterosteus aculeatus*, общая его характеристика и отличительные особенности, окраска и особенности брачного поведения, биология (половая и возрастная структура популяций), ареал обитания вида, пути ее расселения, а также генетические механизмы, способствующие адаптации трехиглой колюшки к различным условиям окружающей среды. Особое внимание уделено анализу современных представлений о формировании ареала, включая палеонтологические свидетельства ее происхождения, вопросам ее филогеографии с рассмотрением соответствующих моделей.

В **главе 2** («Материалы и методы») подробно описаны использованные методические подходы. Они включали методику сбора проб для генетических исследований, выбора генетических локусов для филогеографических

исследований, выделения ДНК и выполнения полимеразной цепной реакции (ПЦР), подготовки ПЦР-продукта к процедуре секвенирования. Проведен отбор последовательностей мтДНК трехиглой колюшки в международной базе данных и непосредственное изучение филогенетических связей между разными ее популяциями.

В главе 3 («Результаты исследований») представлено описание полиморфизма участков генов *COI* и *cyt b* мтДНК для исследованных образцов *G. aculeatus*, медианной сети гаплотипов для частичной последовательности гена *COI* мтДНК и гаплотипов для гена *cyt b*. Рассмотрено распределение представителей различных филогенетических линий *COI* и *cyt b* по ареалу. Обнаружены некоторые гаплотипы в нехарактерных для них локальностях. Проведено уточнение происхождения черноморских образцов трехиглой колюшки с гаплотипами гена *COI*, относящимися к американо-тихоокеанской филогенетической линии.

В главе 4 («Обсуждение результатов»)

В ходе реконструкции возможных путей расселения трехиглой колюшки по ареалу проведено сопоставление особенностей сетей гаплотипов для двух митохондриальных генов трехиглой колюшки с учетом распределения носителей этих гаплотипов по современному ареалу вида. Это позволило построить модель расселения и проследить пути формирования ею современного ареала. По разработанной автором схеме палеекострукции этот путь проходит из района современного Охотского моря через цепочку солоноватоводных палеоводоемов. Двигаясь на Запад по каскаду этих древних водоемов, трехиглая колюшка неизбежно должна была достичь крупнейшего на континенте водоема — Паратетиса, расселяясь по которому и проникла в различные водные системы Европы. По мнению диссертанта, происходила последовательная миграция трехиглой колюшки из Паратетиса в Атлантический океан, затем произошло формирование европейского кластера гаплотипов трехиглой колюшки, и, наконец, носители гаплотипов будущей американо-тихоокеанской линии проникли в бассейн Тихого океана.

При обосновании представленной концепции в работе рассмотрены и иные возможные варианты происхождения трехиглой колюшки разных регионов. Прежде всего, это палеографические изменения, которые могли повлиять на распространение филогенетических линий рассматриваемого объекта исследования. Они включают, прежде всего, изменение водоразделов в Палеоевропе, в совокупности с постепенным исчезновением Паратетиса (влияя на формирование современных черноморских линий) и влиянием Манычского пролива (на формирование филогенетических линий Черного и Каспийского морей), а также влиянием отступления последнего ледника на распространение трансатлантической линии трехиглой колюшки. И, наконец, нельзя исключать трансформацию ареала трехиглой колюшки под влиянием антропогенных факторов.

Заключение и Выводы

Проведенный в рамках настоящей работы анализ полиморфизма последовательностей митохондриальных генов цитохромоксидазы *I* и цитохрома *b* особей трехиглой колюшки, относящихся к ее основным филогенетическим линиям, позволил проследить пути расселения этого вида и создать палеогеографическую модель формирования современного ареала трехиглой колюшки. Заключение и выводы диссертации достаточно четко отражают полученные результаты и соответствуют поставленным цели и задачам исследования. Автореферат написан в соответствии с рекомендациями ВАК РФ и соответствует содержанию диссертационной работы, отражая ее основные положения, результаты исследований и выявленные закономерности. Научные результаты, полученные в ходе работы, имеют существенное теоретическое и практическое значение для специалистов в области ихтиологии, зоогеографии и молекулярной генетики. Защищаемые положения и выводы хорошо обоснованы.

Как ко всякому большому законченному исследованию, к рассмотренной работе можно высказать определенные замечания/пожелания.

1. Есть некоторое несоответствие содержания автореферата и самой диссертационной работы. В рукописи диссертации отсутствует информация о личном вкладе соискателя в проведение исследования, а также о структуре и объеме диссертации (количестве глав, страниц, рисунков, таблиц, количестве использованных источников, в т.ч. иностранных). Эта информация приведена только в автореферате.

2. Стр. 4. В тексте работы указано, что в настоящее время, в период подъема численности, во многих водных экосистемах Северного полушария *G. aculeatus* играет системообразующую роль – не стоило бы это так категорично утверждать. Ведь по большому счету системообразование в водных экосистемах – это процесс, при котором из отдельных компонентов среды (как абиотических, так и биотических) и энергии складывается целостная, устойчивая система с определёнными структурой, функциями и связями между элементами. И трехиглая колюшка является лишь одним из составляющих элементов, участвующим в круговороте веществ, потоках энергии и трофических связях. То есть она лишь одна из составляющих элементов, играющих в совокупности системообразующую роль.

Стр. 4. Далее соискатель, со ссылками на литературные источники и использование генетических методов, отмечает, что «...пресноводные популяции **каждый раз происходят от морских заново**, причем варианты генов, характерные для пресноводных колюшек, изредка встречаются и в морских популяциях (Gibson, 2005; Terekhanova et al., 2019). Но ведь все не так однозначно. Действительно, корни многих пресноводных рыб – в море, т.е. их предками были морские рыбы, которые в разные геологические эпохи переселились в реки, озёра и адаптировались к новой среде. Со временем они видоизменялись, вырабатывали новые приспособления, и в итоге появились группы, которые уже не возвращаются в морскую среду. В то же время

некоторые карповые (каarp, плотва, лещ, уклейка) считаются древними коренными жителями пресных вод. Их остатки находят в отложениях эоценового, олигоценного и миоценового периодов, и нет убедительных доказательств того, что у них есть прямой морской прародитель. Так, Г.В. Никольский (1935, 1943), работая с раскопками неолитических стоянок на оз. Лача (в бассейне р. Онега), обнаружил среди 10 видов ископаемые остатки трех видов рыб семейства карповых – синца *Abramis ballerus* (L., 1758), жереха *Aspius aspius* (L., 1758) и красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758).

3. Стр. 6. В работе указывается, что «Проведенное исследование показало преимущество изучения полиморфизма последовательностей гена *cyt b* по сравнению с последовательностями гена *COI* для выявления связей между филогенетическими линиями, представленными в различных популяциях трехиглой колюшки в масштабе всего ареала». Но в чем это преимущество, не показано.

4. Стр. 22. При описании глобального потепления, как одного из антропогенных факторов, соискатель отмечает, со ссылкой на литературный источник (Forster et al., 2024), что изменение климата, вызванное деятельностью человека, привело к существенным экологическим проблемам. Да, проблемы появились, но ведь глобальное потепление не только следствие воздействия антропогенных факторов. Это еще и результат естественных причин: флуктуаций солнечной активности, вулканической деятельности, тектонических процессов, орбитальных колебаний (изменение формы орбиты Земли, наклона оси и движения полюсов), краткосрочные колебания циркуляции вод.

5. Стр. 81. Обсуждая маловероятность заселения Атлантики северным путем, соискатель пишет: «Согласно палеогеографическим исследованиям (Hall et al., 2023), Берингов пролив впервые открылся около 5,5 млн. лет назад, и только после этого начался процесс обмена фаунами гидробионтов между Тихим, Северным Ледовитым и Атлантическим океанами». В то же время, в научной литературе есть сведения о том, что «Начиная со своего возникновения в неогене, Берингов пролив открывался и закрывался неоднократно» (Свиточ, Галденкова, 1994). Учитывая то, что неогеновый период длился от 23 до 2-3 млн. лет назад, теоретически, трехиглая колюшка могла пересечь Берингию не только по цепочке пресных водоемов, но и вполне открытым водным путем. Т.е. гипотезу о вселении данного вида в Паратетис северным путем тоже нельзя полностью исключать.

6. Нельзя не отметить некоторую небрежность, допущенную автором при работе с использованными научными публикациями.

- По тексту работы есть ссылки на источники, которых нет в списке использованной литературы: стр. 15 - Wootton, 1984; стр. 16 – Артамонова и др., 2021; стр. 21 - Paepke, 1996; Berdyev, 1992; Sal'nikov, 1998; стр. 25 - Schluter et al., 2009; стр. 26 - Bell, 1994; стр. 28, 29, 34 - Orti, 1994; стр. 33 - обзор: Makhrov et al., 2024; стр. 34 - Gibson, Knie, 1991; Zander, 2007; стр. 34 - Kostadinova et al., 2003;

Kostadinova, Gibson, 2009; стр. 48 – Leigh et al., 2015; стр. 74 - Artamonova et al., 2021.

- На ряд источников, приведенных в списке литературы, нет ссылок по тексту работы: № 38. Artamonova, V.S. Fresh- and brackish-water cold-tolerant species of Southern Europe: migrants from the Paratethys that colonized the Arctic / V.S. Artamonova, I.N. Bolotov, M.V. Vinarski, A.A. Makhrov // Water. – 2021. – Vol. 13. – Article ID: w13091161; № 53. Berg, L.S. Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas / L.S. Berg // Zoogeographica. – 1932. – Vol. 1. – P. 107-208; № 54. Berner, R. Re-evaluating the evidence for facilitation of stickleback speciation by admixture in the Lake Constance basin / R. Berner // Nature Communications. – 2021. – Vol. 12, No. 1. – Article ID: 2806; № 75. Grochmalicki, J. Zapiski do zoogeografji Polski. Susel perelkowany (Citellus guttatus Pall.) i Kolka (Gasterosteus aculeatus L.) (Summary in French) / J. Grochmalicki // Kosmos. – 1920. – Vol. 45. – P. 190-193; № 99. Leigh, J.W. PopART: Full-feature software for haplotype network construction / J.W. Leigh, D. Bryant // Methods in Ecology and Evolution. – 2015. – Vol. 6, No. 9. – P. 1110-1116; № 152. Schluter, D. Genetics and ecological speciation / D. Schluter, G.L. Conte // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2009. – Vol. 106 (Suppl. 1). – P. 9955-9962.

- На стр. 4, 24 приведена ссылка на источник (Roberts Kingman et al., 2021). В списке литературы два источника этих авторов с временем публикации 2021 г. Непонятно, на какую из конкретных работ приведена ссылка;

- На стр. 19, 21, 23, 33, 82, 88, 107, 108 приведена ссылка на источник (Makhrov et al., 2025). В списке литературы два источника этих авторов с временем публикации 2021 г. Непонятно, на какую из конкретных работ приведена ссылка;

- На стр. 87 приведена ссылка на источник (Базелюк, 2007). В списке литературы два источника этого автора с временем публикации 2007 г. Непонятно, на какую из конкретных работ приведена ссылка;

- В списке литературы у источника № 129 Paepke, H.-J. Die Stichlinge, *Gasterosteidae* / H.-J. Paepke. – Magdeburg: Westarp Wissenschaften, 1996 – не проставлены страницы.

Приведенные выше вопросы, замечания и пожелания носят рекомендательный характер и могут быть полезными при проведении будущих исследований соискателя. Они не затрагивают основной сути работы, во многом касаются оформительской части и не снижают ее положительной оценки. Диссертация производит впечатление цельной и продуманной работы. Автореферат и диссертация хорошо структурированы, стиль изложения четкий и комфортный для восприятия.

Общее заключение о соответствии диссертации критериям, установленным Положением о присуждении ученых степеней.

В целом, представленная работа является самостоятельным исследованием, цель которого в рамках поставленных задач успешно достигнута. Выводы

достаточно обоснованы и являются логическим завершением приводимого в тексте материала. Основные положения диссертации опубликованы в изданиях, рекомендованных ВАК, результаты исследований были представлены на ряде Всероссийских и Международных совещаний и конференций. Материалы, полученные в ходе исследования, могут быть использованы в образовательном процессе в рамках вузовских учебных программ по молекулярной генетике, экологии и ихтиологии.

Считаем, что диссертационная работа Бардукова Николая Владимировича «Формирование современного ареала трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*)» является завершенным научно-квалификационным трудом и соответствует требованиям пп. 9–11, 13, 14 Постановления Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842 (в редакции от 16.10.2024) «О порядке присуждения ученых степеней», а ее автор заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.13. – Ихтиология.

24.07.2026 г.

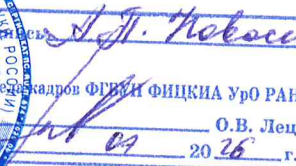
Отзыв обсужден и одобрен на заседании Лаборатории эволюционной экологии и геномики гидробионтов Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук (ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН), протокол заседания № 1 от 27 июля 2026 года.

Директор Института социально-экономических и биоресурсных исследований, гл.н.с. Лаборатории эволюционной экологии и геномики гидробионтов, д.б.н.



Новоселов
Александр
Павлович

Подпись А.П. Новоселова заверяю:



Гербовая печать