

## ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертационную работу

*Бочкарева Николая Анатольевича*

### “СИГИ КОМПЛЕКСА *COREGONUS LAVARETUS* (PISCES: COREGONIDAE) ИЗ ВОДОЕМОВ СИБИРИ: ФИЛОГЕОГРАФИЯ И ФИЛОГЕНИЯ”

представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности  
1.5.12 - Зоология

Диссертационная работа, представленная *Бочкаревым Николаем Анатольевичем*, является итогом более чем 30-летних исследований автора, посвященных морфологической, экологической и генетической изменчивости различных сигов рода *Coregonus*. Диссертация носит фундаментальный характер, поскольку включает всесторонний анализ не только результатов обширных собственных экспериментальных исследований, но и детальное рассмотрение сложных и противоречивых проблем: филогенетических и таксономических отношений изучаемых групп сигов разного ранга. Одним из направлений развития современной теории видообразования является обнаружение связи фенотипической дифференциации с определенными генетическими изменениями. Традиционно эволюционная динамика преобразований генотипов и фенотипов описывается в рамках разных разделов генетики на основе разной методологии. Если цели филогенетики сосредоточены в области макроэволюции и касаются выяснения родственных отношений между таксонами, то филогеография в основном концентрируется на анализе микроэволюционных закономерностей на внутривидовом уровне. В то же время, было убедительно показано (Олейник, 2013), что данные научные направления можно рассматривать как части одного непрерывного процесса описания структуры биоразнообразия, при помощи которого реконструируются родственные отношения между филогенетическими группами разного ранга и определяются границы видов.

Как известно, сиги рода *Coregonus* - основной объект исследований *Николая Анатольевича* - обладают очень высокой экологической пластичностью и морфоэкологической изменчивостью, поэтому могут использоваться как модельная группа для анализа различных эволюционных проблем и процессов возникновения биоразнообразия на внутривидовом и межвидовом уровнях, в том числе на основе молекулярно-генетических методов. Родственные отношения, происхождение и возможные пути эволюции сигов рода *Coregonus* широко обсуждаются. Тем не менее, многие вопросы филогении в этой группе остаются невыясненными. Не прекращаются дебаты и вокруг корректной таксономии сигов рода *Coregonus*. Для многих ученых, исследующих эту группу, очевидно, что традиционная таксономия рода *Coregonus* должна быть пересмотрена с использованием как молекулярных, так и морфо-экологических данных. Перспективы решения филогенетических проблем в молодых, близкородственных группах, к которым относятся и сиговые рыбы, связаны с интеграцией филогеографических и филогенетических подходов для создания единой концепции о филогенезе рода. При этом особое значение приобретают исследования в местах их симпатрического обитания.

Диссертационная работа имеет традиционную структуру, включает введение, 8 глав, обсуждение, выводы и список цитированной литературы (471 источника). Содержание изложено на 284 страницах текста, иллюстрированного 29 таблицами и 86 рисунками. Диссертация содержит 3 приложения в виде сводных таблиц, представляющих экспериментальные данные и фотографии объектов исследования. Каждая глава, кроме второй, описывающей методы и материалы исследования, начинается с небольшого общетеоретического введения или подраздела, затем дается описание и подробное обсуждение полученных данных и заканчивается заключением.

Обзору литературы предшествует большое введение, где описаны суть проблемы и цель работы, конкретизированы поставленные задачи, а также сформулированы 5 положений, выносимых на защиту. Вполне убедительна, представленная информация о научной новизне, теоретическом и практическом значении работы.

Во введении рассматривается актуальность изучаемой проблемы, обусловленная перспективами знания закономерностей микро- и макроэволюции на основе филогенетического и филогеографического исследования высокоизменчивой группы сигов *Coregonus lavaretus sensu lato*. Обращается внимание на важность использования молекулярно-генетического подхода, как для идентификации таксонов сигов, так и для реконструкции филогеографии подвида *C. lavaretus pidschian*, многие аспекты внутривидовой структуры которого остаются не решенными.



Формулируется цель работы, связанная с разработкой фундаментальных вопросов анализа биоразнообразия - выявление закономерностей формирования внутривидовых экологических форм пьюжяновидных сига *C. lavaretus pidschian* в водоемах Южной Сибири, анализ их морфологического, экологического и молекулярно-генетического разнообразия.

Проведенные исследования позволили *Николаю Анатольевичу* сформулировать новые положения относительно особенностей молекулярной эволюции сига рода *Coregonus*, внутривидовой филогенетической структуры вида *C. lavaretus sensu lato*, процессов видообразования и этапов филогенеза. Выполненные на популяционном уровне исследования внутривидовой дифференциации полиморфного вида *C. lavaretus pidschian* позволили сформулировать гипотезу о происхождении и расселении филогенетических линий, детально описать филогеографическую историю вида, связав ее с палеогеографией региона. Предложена основанная на результатах филогенетического анализа мтДНК и ядерной ДНК альтернатива современной систематике рода *Coregonus*. Интеграция филогеографических и филогенетических подходов вносит значительный вклад в выявление общих закономерностей эволюции сиговых рыб.

Достоверность полученных выводов не вызывает сомнений, поскольку они базируются на результатах анализа очень большого объема экспериментальных данных. Кроме этого, *Николай Анатольевич* учитывает результаты предыдущих исследований других авторов, что повышает достоверность собственных выводов. Для проведения филогенетического анализа автор диссертации использует основные современные методы анализа и грамотно проводит филогенетический анализ молекулярных данных.

В целом, результаты, полученные *Бочкаревым Н.А.*, являются новыми научными знаниями, которые вносят важный вклад в развитие молекулярной таксономии и филогеографии. Полученные результаты неоднократно обсуждались на различных конференциях и симпозиумах, получили одобрение ведущих специалистов, и опубликованы в 28 статьях, в числе которых 24 входящих в перечень ВАК.

*Глава 1. История изучения сигаевых рыб.* Традиционно представляет обзор литературы, читается с большим интересом и дает полное представление о современном состоянии поднятой проблемы. Рассматривается происхождение сигаевых рыб, а также дан обзор филогенетических отношений монофилетической группы на основе морфологических, экологических и генетических маркеров. При этом критически обсуждаются филогении как для семейства *Coregonidae*, так и отдельно для рода *Coregonus*. Даны общие представления о структуре вида *Coregonus lavaretus sensu lato* как модельной группе для филогенетического исследования. Подробно обсуждаются противоречия во взглядах на таксономический состав рода *Coregonus*, включающего в настоящее время многообразные морфологические “экологические формы”. В этой же главе даны общие представления об исследованных автором географических группах сигаевых с характеристикой мест обитания. В заключении к *главе 1* обсуждаются проблемы филогенетических реконструкций, что демонстрирует эрудицию диссертанта, и обосновывается необходимость синтеза морфо-экологических и генетических подходов для создания единой современной классификации сигаевых рыб.

В целом, не прибегая к постраничному рассмотрению представленных в обзоре литературы данных, следует отметить, что они представительны и довольно убедительны, включая вывод о том, что современная таксономия *Coregonus* весьма дискуссионная и мало отражает эволюционную реальность.

*Глава 2 Материалы и методы* изложены ясно и понятно, в сопровождении иллюстративного материала. Приводятся фотографии сигаевых, демонстрирующие этапы сбора морфологических данных, карта основных районов сбора материала, таблица с данными об исследованных популяциях. Диссертант демонстрирует хорошее владение методами, использованными в работе, знание “тонких моментов” в методах как экспериментальных, так и статистических. В разной степени исследовано более 1500 экземпляров рыб из более 40 локальностей (45 выборки), представляющих 20 таксонов сигаевых рыб из собственной коллекции автора и 5 таксонов, добавленных из GenBank. Количество проанализированных выборок, общее число исследованных экземпляров сигаевых рыб, а также объем выборок, является репрезентативными для решения поставленных задач. Отметим разнообразие использованных методов, позволяющих детально и всесторонне проанализировать полученные данные с применением заявленного комплексного



подхода к филогенетическому анализу. В исследовании применялись классические морфологические и биологические методы анализа, дополненные современными статистическими методами сравнения выборок. К общему протоколу генетического анализа, включающего выделение тотальной ДНК, амплификацию, секвенирование и выравнивание последовательностей митохондриальных и ядерных генов, замечаний нет.

Статистическая обработка генетических данных проводилась с использованием шести различных пакетов программ (находятся в свободном доступе), включала анализ генетического полиморфизма, молекулярного разнообразия, популяционной структуры, молекулярной дисперсии, демографических параметров популяций, генеалогический анализ гаплотипов и, собственно, филогенетический анализ с оценкой неслучайного характера топологии дендрограмм. Все описанные методы стандартные, широко используются в молекулярной генетике, показали свою эффективность при исследовании многих таксонов, и адекватны поставленным задачам.

Заканчивается глава разделом “*Понятия и формулировки*”, что очень правильно, учитывая запутанную ситуацию с используемыми таксономическими единицами у сиговых рыб. *Николай Анатольевич* крайне деликатно комментирует существующую проблему, не поддерживая ни одну из противоположных позиций. Поэтому в тексте диссертации используется сложносочиненный термин “форма/популяция/вид” для спорных и/или неописанных таксонов сигов.

*Глава 3. Меристические признаки как главные дифференцирующие для морфологического анализа.* Учитывая важность морфологического анализа в представленной работе, автор выделил в отдельную главу характеристику дифференцирующих морфологических признаков: число жаберных тычинок и число прободенных чешуй в боковой линии. Отмечается, что в основном популяционно-генетические задачи решаются морфологами на основе распределения числа жаберных тычинок. Но определение родственных связей пьжбяновидных сигов *C. lavaretus pidschian* с использованием данного типа маркеров не увенчались успехом. Анализ собственных и литературных данных позволил (1) получить доказательства гипотезы активной фильтрации у сигов; (2) обнаружить положительную связь между числом жаберных тычинок и длинами челюстей, что может указывать на сопряженную эволюцию жаберно-челюстного аппарата. Предполагается, что число жаберных тычинок является адаптивным признаком, изменения которого в короткий промежуток времени могут выдавать ложный филогенетический сигнал при реконструкции родственных отношений между сиговыми рыбами.

Автор приводит собственные доказательства, что число прободенных чешуй в боковой линии в большей степени (относительно числа жаберных тычинок) является эволюционно нейтральным признаком. Опираясь на географическое распределение разночешуйных сигов в исследованных водоемах, обосновывается существование в Сибири зон вторичной интеграции филогенетических линий.

*Главы 4-6. Морфобиологическая и генетическая изменчивость сигов в исследованных водоемах.* По одной схеме представлены результаты для водоемов Алтае-Саянской горной страны, Баунтовской системы озер, и бассейна реки Амур. Автор убедительно продемонстрировал возможности комплексного применения морфологических методов для оценки дифференциации сигов, в том числе, в зонах симпатрии. Во всех исследованных водоемах морфологический анализ выявил достоверные различия (результаты оформлены графически и представлены в таблицах), кроме среднетычинковых сигов из оз. Дорог и Баунт.

В диссертации проведено изучение уровня генетической дивергенции на основе изменчивости фрагментов мтДНК, проанализирована демографическая история и предложен наиболее вероятный сценарий образования современных зон симпатрии для пар сигов. На основании консенсусных деревьев гаплотипов мтДНК и гаплотипических сетей автор предполагает, что симпатрические популяции сигов, перечисленных в п.п. 4.1.4, 4.3.4, 5.1.4, 5.2.4 и 6.1.4 произошли от разных предковых линий. Следовательно, происхождение современной зоны симпатрии этих сигов связано с вторичным контактом значительно дивергировавших аллопатричных предковых популяций, по-видимому, сопровождавшихся исторической интрогрессивной гибридизацией (например, в басс. р. Амур между уссурийским сигом и сигом-хадары), а в некоторых случаях (например, в Баунтовской системе озер), с полной заменой мтДНК одного из родительских видов.

В заключениях к данным разделам, описывающим результаты исследования, отмечается, что в Баунтовской системе озер сохранились остатки реликтовых форм сигов, ранее широко



распространенных в Сибири. Автор резюмирует, что имеющиеся генетические данные в основном хорошо согласуются с предложенной филогенетической гипотезой о: (1) общем происхождении исследованных сигов бассейнов рек Обь и Енисей (2) гибридном происхождении баунтовского ряпушковидного сига - одного из представителей доледниковой фауны; (2) филогенетическом родстве амурских сигов (уссурийский сиг и сиг-хадары) с байкальским омулем, несмотря на временную и пространственную изоляцию. В рамках филогеографической гипотезы предложена схема миграций сигов *C. lavaretus pidschian*: (1) постулируется наличие в последний ледниковый период разных рефугиумов для обских и енисейских сигов, из которых осуществлялись не только долготные, но и широтные миграции сигов; (2) подтверждается расселение сигов в восточном и западном направлениях вдоль арктического побережья; (3) формулируется гипотеза вселения сибирских сигов в бассейн реки Амур; дивергенцию между симпатричными амурскими сигами автор относит к одному из последних ледниковых периодов. К сожалению, в данных разделах диссертационной работы присутствуют досадные опечатки и неточности, в основном, в подписях к рисункам, представляющих филогенетические деревья и сети.

*Глава 7. Анализ фрагмента ITS1 ядерной ДНК некоторых форм/видов сигов из водоемов Сибири.* В настоящее время использование ядерных маркеров является обязательным условием формирования корректной филогенетической гипотезы, учитывая материнский способ наследования мтДНК. В главе приведены результаты исследования филогении сигов рода *Coregonus* по данным анализа первого внутреннего транскрибируемого спейсера ядерной ДНК. Реконструкции выполнены как на основе больших тандемных повторов (66 пар нуклеотидов), так и нуклеотидных последовательностей фрагмента *ITS1*. Отмечается непротиворечивость реконструкций, полученных для ядерных и митохондриальных маркеров. В то же время, по числу тандемных повторов в фрагменте *ITS1* яДНК сига рода *Coregonus* разделяются на три кластера, что не совпадает с морфологическими данными. Дан сравнительный анализ различных филогенетических схем, и подробный анализ основным противоречиям между молекулярно-генетическими и морфологическими представлениями о филогенезе сигов рода *Coregonus* и вида *Coregonus lavaretus sensu lato*, который в настоящее время является полифилетическим, поскольку объединяет таксоны разного происхождения. Подтверждается деление рода на большие группы, соответствующие под родам. Низкую дифференциацию различных мтДНК линий, выделенных по ядерным маркерам, автор связывает регулярным уменьшением эффективного размера популяций сигов (прохождение через “бутылочное горлышко”) с замещением анцестральной мтДНК на донорскую другого таксона (митохондриальный захват).

*Глава 8. Филогенетические отношения (на основе гена *ND1* мтДНК) некоторых форм сигов подвида *Coregonus lavaretus pidschian* из водоемов Сибири.* В главе обсуждаются реконструкции родственных отношений сигов *C. lavaretus pidschian* по данным анализа митохондриального гена *ND1*. Первый раздел представляет собой аналитический обзор исследований, включая работы автора, по современному таксономическому составу сигов рода *Coregonus* Евразии. В последующих разделах излагаются результаты собственных филогенетических реконструкций на основе гена *ND1*, и сравнительный анализ генных деревьев для генов *ND1* и *Cytb*. Представляют отдельный интерес данные характера распределения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия отдельных участков мтДНК, а также дифференцирующая способность этих участков. Выделяются 8 гаплогрупп, которые представляют самостоятельные филогенетические группы, определяющие таксоны сигов видового ранга. Совокупность полученных автором и литературных данных позволила обсуждать происхождение сига-востряка, сига Исаченко и ряпушковидного баунтовского сига.

*Обсуждение.* В заключительной части с несколькими подразделами обсуждаются филогенетические и таксономические проблемы сигов рода *Coregonus*, а также выделяются периоды видообразования *C. lavaretus pidschian* в водоемах Европы и Азии.

Обсуждаются некоторые проблемы морфологического анализа, которые автору удалось преодолеть, используя собственный подход к обработке материала, и отказавшись использования числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге, как основного систематического признака сигов. Выбрав нейтральный признак (число прободенных чешуй в боковой линии) были выявлены случаи вторичной интеграции дивергировавших филогенетических линий сигов *C. lavaretus sensu lato*. Следует также отметить квалифицированное обсуждение проблемы соответствия



таксономической дифференциации сигов по результатам морфологического и генетического анализов, а также происхождения современных экологических таксонов сигов разного ранга, включая *C. lavaretus sensu lato*. Симпатричное обитание нескольких видов, форм или экотипов характерно для сигов. Для объяснения этого явления исследователями предложены альтернативные гипотезы. Модель аллопатрического видообразования связывает современную симпатрию с множественными вселениями в один бассейн предковых популяций, аллопатрически дивергировавших в изоляции. Альтернативная модель постулирует симпатрическую дивергенцию одной предковой популяции-основателя.

Опираясь на собственные и литературные данные исследованных популяций сигов, автором предложена филогеографическая модель, предполагающая множественное вселение предковых популяций, дивергировавших в разных рефугиумах, совмещенное с исторической гибридизацией. Сформулирована гипотеза, согласно которой основными факторами возникновения биоразнообразия сигов являются пространственная изоляция и вторичный контакт в конкретных биоценозах при встречном расселении филогенетических линий. Постулируется, что при таком взаимодействии существует возможность образования множества гибридных форм (*гибридный рой*), которые в дальнейшем формируют сестринские таксоны. Приводятся косвенные доказательства того, что уникальные геологические и экологические условия отдельных водоемов способствовали реализации определенных эволюционных стратегий образования зон симпатрии. Понимание эволюционных процессов, таких как гибридизация и интрогрессия, имеет большое значение для вывода надежных филогений, реконструкции эволюционной истории и процессов видообразования, особенно у современных аллопатрических таксонов сигов. В то же время, отмечается принципиальная возможность экологического формообразования, на основе расхождения по экологическим нишам слабо различающихся популяций без существенного изменения фенотипа.

Представляют отдельный интерес выводы автора относительно систематики сигов и возможности ревизии с учетом новых молекулярно-генетических данных. Делается вывод, что полиморфный вид *C. lavaretus sensu lato*, включая подвид *C. lavaretus pidschian*, должен быть подвергнут ревизии, поскольку объединяет таксоны разного ранга, дивергировавшие от разных филогенетических линий.

В целом, новизна исследований состоит в том, что автором разработаны фундаментальные вопросы реконструкции филогении сигов, на основе использования морфо-экологических и генетических методов. В том числе, пересмотрены филогенетические отношения сигов рода *Coregonus*, уточнен состав монофилетических групп и выявлены филогеографические закономерности их формирования, предложена новая оригинальная схема заселения Сибири сигаами *C. lavaretus pidschian*, обоснованы вероятные эволюционные модели формирования исследованных симпатричных популяций, опирающихся на гипотезу аллопатрического видообразования.

Теоретическая ценность работы заключается в том, что проведенное исследование продемонстрировало целесообразность объединения филогенетического и филогеографического подходов для решения проблем филогении сиговых рыб. Полученные данные могут быть весьма полезными для сравнительных исследований по видообразованию и исторической биогеографии ихтиофауны Сибири.

Практическое значение заключается в разработке и апробировании оригинального подхода к морфологическому анализу материала, выбору молекулярных маркеров для дифференциации симпатричных популяций, идентификации эндемичных таксонов и эволюционно значимых внутривидовых группировок, а также для оценки и мониторинга биологического разнообразия сигов. По всем полученным экспериментальным результатам дано квалифицированное толкование с привлечением литературного материала. Обсуждение результатов отвечает поставленным задачам. Выводы диссертации конкретны и логически вытекают из проведенных исследований.

#### **Общие замечания по диссертационной работе:**

1) Большинство обсуждаемых реконструкций в обзоре литературы являются не филогенетическими, а семогенетическими. Тем не менее, в обзоре литературы не нашел отражение вопрос о соответствии отдельных семогенезов филогенезу рода *Coregonus*. При анализе деревьев следует рассматривать отдельные семогенезы не как взаимоисключающие, а как взаимодополняющие друг друга, в каждом из которых, однако, может присутствовать



конфликтный филогенетический сигнал, отражающий конкретный семогенез и не совпадающий с филогенезом. Но может также присутствовать и истинный филогенетический сигнал о филогенезе рода. Если бы автор рассмотрел схемы под таким углом, то не совсем удачные (или совсем неудачные) формулировки не попали бы в текст. Например: "...*правильным объединением в отдельные группы*" (стр. 26), "...*автор проявил значительную прозорливость и предугадал результаты..*" (стр. 28), "...*все основные виды сиговых рыб занимают согласно мтДНК обоснованные места*" (стр. 33).

2) В обзоре литературы не обсуждается информация, полученная на основе полных митохондриальных геномов. В последнее десятилетие именно митогеномика была предложена в качестве полезного инструмента для филогенетического анализа почти всех видов организмов, включая рыб. Митохондриальные геномы оказались более информативны, чем отдельные гены, их фрагменты или некодирующие участки. На основе новых данных были опубликованы несколько филогений для отдельных родов, включая и род *Coregonus* (Xu GF, Zhen-Bo M, Qi-Rui H, Han Y. Complete mitochondrial genome of *Coregonus muksum*. Mitochondrial DNA. 2017; 28(1):9-10; Xue SQ, Ma B, Zhang XF, Luan PX, Lu JG. Complete mitochondrial genome of *Coregonus ussruensis* Berg. Mitochondrial DNA. 2016; 27(2):1514-5; и др.). Особенно важна в этом отношении нецитированная в диссертации работа Horreo J.L. (Revisiting the mitogenomic phylogeny of Salmoninae: new insights thanks to recent sequencing advances // PeerJ. 2017. V. 5. e3828.). Логичнее было бы завершить главу анализом опубликованных коротких филогений рода, или на основе митогеномов из GenBank реконструировать наиболее полное по представительству таксонов филогенетическое дерево. Это позволило бы получить более полную информацию об изменчивости мтДНК, которая необходима для обсуждения и формулировки корректных филогенетических выводов.

3) Стр 40. В *главе 1* даны общие представления об исследованных автором географических группах сигов с характеристикой места обитания. Эта информация более органична для раздела *Материал и методы*. Нелогичным выглядит нумерация разделов 1.6.5. *Сиги бассейна реки Амур*, и 1.6.7. *Заключение к главе*.

4) Нельзя признать удачным использование сложносочиненного термина "форма/популяция/вид" для спорных и/или неописанных таксонов сигов. Такая конструкция не представляет собой "оливковую ветвь", а чрезвычайно усложняет восприятие текста.

5) Поток генов между симпатричными ситами обсуждается на основе значений  $F_{st}$  (стр. 108, 133-135, и др.). Для более обоснованных выводов нужно было рассчитать величину современного потока генов  $Nm$  (Hudson, Slatkin, Maddison, 1992), например, в программе DnaSP.

6) Стр. 208. Суждения об уровне изменчивости по значениям гаплотипического и нуклеотидного разнообразия очень проблематичны, поскольку эта величина зависит и от размера выборки и от набора используемых маркеров (т.е., ошибка зависит ещё и от длины анализируемой последовательности ДНК). Ошибки ( $\pm SE$ ) для этих параметров в таблицах не приводятся. Поэтому под вопросом находятся все выводы о различии изменчивости, приводимые здесь, и в других местах диссертации. Утверждения типа «*Сиг-востряк имеет среднее нуклеотидное разнообразие, сиг Исаченко более низкое*» не подтверждено статистической оценкой значимости различий.

7) Стр. 227 "В то же время, формирование новых видов сигов через гибридизацию дистантных форм/видов и естественный отбор может занять относительно небольшой период времени". Означает ли это, что автор рассматривает в этом случае гибридизацию у сиговых рыб с позиций модели эволюционной новизны (Arnold, 1997)? И нет ли здесь противоречия с выводом 3.

8) На стр. 231 (раздел *Обсуждение*) обсуждается очень интересная проблема несоответствия уровней генетической и морфологической изменчивости у сигов. В настоящее время известно, что морфологические изменения могут опережать генетические (для мтДНК) вследствие быстрого адаптивного ответа на локальные изменения среды, если они произошли относительно недавно. В этом отношении желательно было обсудить результаты работы Garvin et al. (Garvin, M.R., Bielwaski, J.P. & Gharrett, A.J. (2011) Positive Darwinian selection in the piston that powers proton pumps in Complex I of the mitochondria of Pacific salmon. PLoS ONE, 6, e24127.), в которой были выявлены сигналы молекулярной адаптации в генах мтДНК в процессе видообразования. К сожалению, в диссертации вообще не обсуждалась возможность того, что некоторые варианты мтДНК у сигов могли появиться именно в результате быстрого адаптивного ответа со стороны митохондрий на изменения среды, даже если это произошло относительно недавно и уровень межвидовой дивергенции мтДНК низок.



Следует отметить, что высказанные замечания не имеют принципиального характера, не снижают качество проведенных исследований и не влияют на главные теоретические и практические результаты диссертации. Выводы диссертации обоснованы и имеют важное теоретическое и практическое значение.

Список опубликованных работ автора свидетельствует о разносторонности подходов к рассматриваемой проблеме, планомерном и целенаправленном их решении. Результаты диссертационной работы завершают целостное, многоплановое исследование, вносящее существенный вклад в изучение распространения, филогеографии и филогении сигов рода *Coregonus*. Несомненно, *Николай Анатольевич* своими многочисленными работами существенно расширил представление о разнообразии ихтиофауны сиговых рыб Сибири. По актуальности и фундаментальности решаемых задач, объему проведенных исследований, научной новизне полученных результатов *Бочкарев Николай Анатольевич*, несомненно, заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.12 – Зоология.

*Олейник Алла Геннадьевна*



Доктор биологических наук (специальность 1.5.7 – Генетика),  
старший научный сотрудник лаборатории генетики.  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
“Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского”  
Дальневосточного отделения Российской академии наук  
(ННЦМБ им. А.В. Жирмунского ДВО РАН)  
690041 г. Владивосток, ул. Пальчевского, д. 17,  
тел.: 8(914)- 7940519  
e-mail: [alla\\_oleinik@mail.ru](mailto:alla_oleinik@mail.ru)

15 сентября 2022 г.

