

## ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию  
БОЧКАРЕВА НИКОЛАЯ АНАТОЛЬЕВИЧА

---

(Ф.И.О. соискателя)

на тему: СИГИ КОМПЛЕКСА *COREGONUS LAVARETUS* (PISCES: COREGONIDAE) ИЗ ВОДОЕМОВ СИБИРИ: ФИЛОГЕОГРАФИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

по специальности 1.5.12 - Зоология

---

на соискание ученой степени доктора биологических наук.

### 1. Актуальность избранной темы.

Сиговые рыбы, отличающиеся высокой степенью полиморфизма, являются группой, достаточно сложной при исследовании вопросов, связанных с их филогенезом и зоогеографическими построениями. При этом комплекс *Coregonus lavaretus*, в качестве предмета изучения многих ученых-ихтиологов на всем протяжении его огромного ареала, представляет собой своеобразный «камень преткновения» для различных направлений исследований ихтиологов-систематиков. С одной стороны, последователями классической ихтиологии, а именно школы Л.С. Берга, Г.В. Никольского и Ю.С. Решетникова и его учеников, все многообразие сигов сведено к шести подвидам, одним из которых и является *C. lavaretus*. Это значительно облегчает решение ряда вопросов, связанных с управлением и хозяйственным использованием этой ценной группы рыб. С другой стороны, с развитием и углублением в последнее время молекулярно-генетических исследований, появляется все большее количество работ, значительно расширяющих сеть таксономических построений. И это неплохо, поскольку, в конечном итоге, истина всегда находится где-то посередине, а расширение различных методических подходов и получаемых результатов способствует развитию научного направления в целом. В этой связи актуальность диссертационной работы Николая Анатольевича Бочкарева, посвященной филогеографии и филогении сибирских сигов комплекса *C. lavaretus*, вряд ли нуждается в подтверждении.

Автор давно и плодотворно работает в области изучения сиговых рыб. На основании многолетних исследований, охватывающих 30-летний период (1989-2019 гг.), автором представлена история изучения сиговых рыб в пределах их ареалов, акцентировано внимание на меристических признаках как основной составляющей морфологического анализа. Им детально исследованы вопросы, связанные с морфобиологической и генетической изменчивостью сигов из водоемов Алтае-Саянской горной страны, Баунтовской системы озер, уссурийского сига и сига-хадары из бассейна р. Амур. Проведен молекулярно-генетический анализ и рассмотрены филогенетические отношения популяций сигов в сибирских водоемах.

### 2. Степень обоснованности научных положений, выводов и рекомендаций, сформулированных в диссертации.

Основные выводы диссертации свидетельствуют о том, что в понимании автора широко распространенный полиморфный вид *C. lavaretus* и его подвид *C.*

*lavaretus pidschian* является неким компромиссом, являющимся следствием недостатка морфологических и генетических данных относительно их происхождения и расселения. При этом автор рекомендует, на основании полученных им морфогенетических данных, выведение из состава подвида четырех экологических форм и придания им статуса самостоятельных видов. Им предполагается, что происхождение сигов из Баунтовских озер может быть связано с гибридизацией ряпушковидного сига с сигами ленского происхождения, которые могли проникнуть в эту озерную систему в период перераспределения гидрографической сети Байкальской рифтовой зоны. Приведенные им результаты молекулярно-генетические исследования пыжьяновидных сигов из водоемов Сибири свидетельствуют о том, что большинство крупных горных озер представляют собой ледниковые рефугиумы, в которых и до последнего времени сохраняются исходные группы сиговых рыб. Выявлено, что географическое распространение многочешуйчатых пыжьяновидных сигов в сибирских водоемах может быть результатом гибридизации сигов сибирского и байкальского происхождения, при этом популяции многочешуйчатых форм в водоемах Сибири расположены по краям ареалов сигов байкальского происхождения. Выводы по диссертации отражают выносимые на защиту положения.

### 3. Достоверность и новизна исследования, полученных результатов, выводов и рекомендаций, сформулированных в диссертации.

Достоверность научных положений, выводов и рекомендаций подтверждена многочисленными исследованиями, выполненными с применением широкого спектра методических подходов. Он включил морфологический анализ на основе цифровых фотографий рыб с использованием программы AxioVision v.3.1. При этом для визуализации различий использован дискриминантный анализ и метод главных компонент с выявлением достоверности различий между выборками с помощью многомерного дисперсионного анализа MANOVA. Оценка межвидовой изменчивости формы костей проведена на основе анализа относительных деформаций (RV) с помощью главных компонент. Наряду с традиционными методами ихтиологического и морфологического анализов автором использованы: молекулярно-генетический анализ (фрагмента ITS1 ядерной ДНК) и исследование филогенетических отношений сигов (на основе гена ND1 мт ДНК). Показатели генетического полиморфизма рассчитаны в программе DnaSP v.5.10. Филогенетический анализ выполнен с помощью методов ближайшего соседа (NJ) и максимального правдоподобия (ML) в программе MEGA v.5.0. Оценка достоверности филогенетических реконструкций проведена с помощью бутстреп-теста при числе репликаций равном 1000. Объем собранных и проанализированных материалов более чем из 40 точек отбора (полторы тысячи экз. на морфобиологический анализ, более 1200 экз. на генетический анализ) соответствует требованиям репрезентативности проб и включает все необходимые аспекты анализа. Достоверность результатов исследования подтверждается большим количеством собранных материалов, применением

современных методов их анализа, а также их апробацией в многочисленных все-союзных, всероссийских и международных конференциях в период 1993 по 2019 гг.

Научная новизна выполненного исследования определяется, прежде всего, тем, что автором впервые выявлена высокая корреляционная связь между числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге и пластическими признаками сига, что позволило ему сделать вывод об их высокой адаптивности. А такой признак, как число прободенных чешуй в боковой линии также может иметь важное значение в популяционных и филогенетических исследованиях, оставаясь при этом эволюционно нейтральным. Впервые рассмотрена морфологическая и генетическая изменчивость пыжьяновидных сигов в географическом аспекте и показано, что генетическая дифференциация их разных группировок обусловлена различной степенью покровного оледенения в разных регионах Евразии. Изучена молекулярно-генетическая изменчивость популяций пыжьяновидных сигов из большинства известных водоемов Сибири. Выявлена близость верхнее-обских и верхнее-енисейских популяций, подтверждено морфологическое и молекулярно-генетическое разнообразие симпатрически обитающих сигов из Баунтовских озер Забайкалья. Выдвинута и обоснована гипотеза о том, что своеобразный «букет» эндемичных сигов в Баунтовских озерах сформировался в результате проникновения в эту систему сигов ленского происхождения с последующей гибридизацией с местной реликтовой фауной. В результате проведенных исследований впервые подтверждена гипотеза о том, что уссурийский сиг *C. ussuriensis* относится к байкальской группе сигов. Выдвинута гипотеза о том, что наиболее вероятным сценарием происхождения сига-хадары *C. chadary* является проникновение сибирских малотычинковых и малочешуйчатых пыжьяновидных сигов в бассейн р. Амур с их последующей гибридизацией с уссурийским сигом и утратой последним видоспецифичной мтДНК. Автором впервые обосновывается постулат о том, что в настоящее время комплекс *C. lavaretus sensu lato* состоит из группировок сигов самого различного уровня, от популяций до видов.

#### Значимость для науки и практики полученных автором результатов.

В научном плане полученные результаты исследования позволяют с известной долей адекватности оценивать степень морфологической изменчивости различных популяций-форм-видов и избегать излишнего дробления, или укрупнения исследуемых таксонов, а также с несколько иной точки зрения на роль симпатрического формообразования в эволюции сигов. С теоретической значимостью тесно связана хозяйственная актуальность рассматриваемой работы. В *практическом аспекте* материалы, полученные в ходе исследования, могут (и должны) быть использованы при квотировании промыслового изъятия сигов и, в целом, при разработке путей управления сиговыми рыбами как ценным хозяйственным водным биологическим ресурсом. Кроме того, они могут быть применены при обучении студентов, аспирантов и преподавателей биологических факультетов вузов, а также

специалистов-ихтиологов академических и прикладных рыбохозяйственных учреждений. Представленная информация может быть интересной и полезной для специалистов министерств и ведомств в сфере природоресурсной и природоохранной деятельности, а также специалистов экологов промышленных предприятий и краеведов.

4. Конкретные рекомендации по использованию результатов и выводов диссертации.

1) Использовать результаты и выводы диссертации для уточнения данных по региональной ихтиофауне в Сибирском регионе.

2) Использовать полученные данные при конкретизации промысловых видов рыб в ходе разработки квот на их промысловый и научный лов.

5. Оценить содержание диссертации, ее завершенность.

Диссертация состоит из введения, восьми глав, обсуждения, выводов, списка использованной научной литературы и приложений. Она изложена на 347 страницах машинописного текста и содержит 29 таблиц и 86 иллюстраций, т.е. оснащена достаточным количеством таблиц и иллюстративного материала (графики, диаграммы, карты-схемы, рисунки). Анализ диссертационной работы показал, что автор хорошо знаком с научной литературой по исследуемому вопросу как отечественной, так и зарубежной и умеет ею пользоваться. Список цитируемой литературы включает 471 источник, в том числе 193 на иностранных языках. Основные положения работы нашли достаточно полное отражение в 28 научных публикациях, из которых 24 в ведущих рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК Минобрнауки РФ (в т.ч. 15 статей из базы данных Web of Science и Scopus). Опубликованные автором научные труды полно отражают содержание диссертационного исследования. Оформление работы в целом соответствует требованиям ГОСТ.

6. Достоинства и недостатки в содержании и оформлении диссертации, высказать мнение о научной работе соискателя в целом.

Положительные стороны рассматриваемой работы представлены выше. Она написана хорошим литературно-научным языком, достаточно легко читаема и понимаема. Материалы автореферата соответствуют данным диссертационной работы, и он в целом конспективно отражает общее содержание диссертации. В то же время, следует отметить некоторое несоответствие структуры автореферата структуре диссертационной работы. Так, в главе 5 автореферата отсутствуют разделы 5.1. (и п/раздел 5.2.1), не указана нумерация п/разд. 5.2.5. На стр. 44 автореферата нет раздела 7.2., подраздел 7.1.2. и раздел 7.3 почему-то помещен в главу 8 (на стр. 37 и 38 автореферата). И если первое вполне может быть следствием ограниченного объема автореферата, то второе неизбежно вызовет вопросы и замечания в отзывах на автореферат.

Как ко всякому самостоятельному и большому исследованию, к рассматриваемой работе можно высказать ряд вопросов, замечаний и пожеланий.

Прежде всего, хотелось бы отметить несколько вольную, на мой взгляд, трактовку основных терминологических понятий, используемых в популяционной и эволюционной биологии и экологии – таких как вид, популяция, экологические формы. По всей диссертации они прописываются как «вид/популяция/форма». И это может быть интерпретировано как их тождество. Хотя каждая из них имеет свое четкое обособленное определение. В то же время, это безусловное право автора представлять именно свою точку зрения на предмет своего исследования. Это же относится ко всем основным постулатам, гипотезам и выводам, представленным автором как результат многолетних исследований.

Высказанные ниже замечания касаются, в основном, оформления представленной работы.

1) На стр. 8-9 абзац на целую страницу, на стр. 44-46 абзац растянут на три страницы, стр. 153 – более страницы. Это создает определенные трудности при прочтении и понимании текста (приходится возвращаться к началу).

2) На стр. 21-22 и 45-46 рисунки размещены не сразу после их упоминания в тексте (опять к вопросу о очень больших абзацах).

3) На стр. 140 приведена аббревиатура БРЗ – следовало бы пояснить, что это такое?

4) На стр. 154 приведена ссылка на таблицу 5.3, в тексте она пронумерована как Таблица 5.8.

5) На стр. 154 указано (5.7 а,б) – видимо пропущено слово рис.

6) Страницы рукописи с 90 по 127 не пронумерованы.

7) Нельзя не отметить и некоторую небрежность, допущенную автором при работе с использованными научными публикациями.

- На целый ряд источников, приведенных в списке литературы, нет ссылок по тексту работы (Стр. 8 - McPhail, Lindsey, 1970; Barluenga *et al.*, 2006; Сендек и др., 2005, 2016; Verspoor *et al.*, 2010. Стр. 10 - Книжин и др., 2006, 2008; Зуйкова, 2021. Стр. 11 – Решетников, 1963; 1977; Гундризер, 1978. Стр. 12 - Sendek *et al.*, 2011, 2012; Стр. 13 - Liu Y *et al.* 2017. Стр. 15 - Суханова и др., 1994. Стр. 21 - Thienemann, 1922. Стр. 25 - Crete-Lafreniere *et al.*, 2012. Стр. 36 - Himberg, 1970; Sander, 2004. Стр. 40 – Меньшиков, 1979. Стр. 56 - Yu *et al.*, 2004; Пресноводные рыбы..., 2001. Стр. 66 - Зуйкова и др., 2013; Стр. 82 - Utne-Palm, 1999; Стр. 88 - Бочкарев, Зуйкова 2008; Vonlanthen *et al.*, 2009. Стр. 89 – Vochkarev *et al.*, 2016. Стр. 90 - Бочкарев, Гафина, 1996 и т.д.

8) По тексту работы встречаются опечатки, повторы слов и лишние слова, пропущенные слова, запятые и точки в конце предложений, пробелы.

Перечисленные замечания не носят принципиального характера, легко могут быть устранимы и не меняют общего хорошего впечатления о рассматриваемой диссертации.

7. Заключение о соответствии диссертации критериям, установленным Положением о порядке присуждения ученых степеней.

В целом, представленная работа является самостоятельным исследованием, цель которого в рамках поставленных задач успешно достигнута. Выводы и рекомендации обоснованы и являются логическим завершением приводимого в тексте материала. Основные положения диссертации опубликованы в изданиях, рекомендованных ВАК, результаты исследований были представлены на ряде региональных, Всероссийских и Международных совещаний и конференций. Материалы, полученные в ходе исследования, могут быть использованы при разработке региональной стратегии развития рыбного хозяйства в Сибири.

Таким образом, рассматриваемая диссертация является научно-квалификационной работой, в которой выявлены закономерности формирования внутривидовых экологических форм пыжьяновидных сигов *C. l. pidschian* в водоемах Южной Сибири, а также проведен комплексный анализ их морфологического, экологического и молекулярно-генетического разнообразия. Представленная работа соответствует требованиям, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук (пп. 9-11, 13, 14 «Положения о порядке присуждения учёных степеней» ВАК РФ, утвержденном Постановлением Правительства РФ от 24.09.2013 № 842 (ред. от 01.10.2018, с изм. 26.05.2020), а её автор, **Николай Анатольевич Бочкарев**, безусловно заслуживает присуждения ему учёной степени доктора биологических наук по специальности 1.5.12 - Зоология.

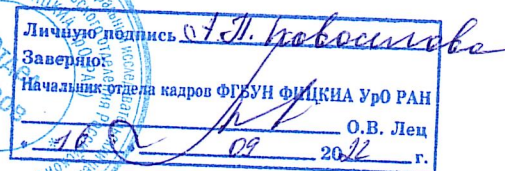
15.09.2022 г.

Официальный оппонент,  
доктор биологических наук, директор  
Института комплексных исследований Арктики  
(ИКИА) ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН  
163069, г. Архангельск, Наб. Северной  
Двины, д. 23; т. 9115554823,  
E-mail: [alexander.novoselov@rambler.ru](mailto:alexander.novoselov@rambler.ru)  
Шифр специальности – 03.00.10 «Ихтиология»



Новоселов  
Александр  
Павлович

Подпись А.П. Новоселова заверяю:



Дата 16.09.2022 г.

Гербовая печать

