ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертационную работу Алексеева Сергея Сергеевича «Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук (специальность 03.00.06 – ихтиология)

Арктический голец *Salvelinus alpinus* complex - один из наиболее широко распространенных, изменчивых и эволюционно лабильных представителей пресноводной ихтиофауны северных широт. Этот вид имеет циркумполярный ареал и в ряде стран является важным объектом промысла и аквакультуры, в то же время многие изолированные озерные популяции находятся под угрозой исчезновения и нуждаются в охране. Арктический голец - традиционный объект экологических исследований, направленных на мониторинг состояния северных экосистем и выяснение межвидовых отношений в этих экосистемах. Высокий полиморфизм и наличие во многих озерах симпатрических форм также делают этот вид модельным объектом для изучения механизмов видообразования. В последние десятилетия интерес к изучению арктических гольцов значительно возрос, о чем свидетельствуют, например, проводимые на регулярной основе международные симпозиумы по гольцам, собирающие более сотни участников из разных стран мира. При всем этом исследования арктического гольца на огромной территории континентальной Сибири были крайне ограничены; можно сказать, что на фоне относительно хорошей изученности гольца в других частях ареала эта часть до последнего времени оставалась белым пятном. В то же время, имевшиеся данные позволяли предполагать его гораздо более широкое, чем было известно, распространение в этом районе, значительное разнообразие и наличие интересных для микроэволюционных исследований полиморфных популяций.

Диссертационная работа С.С. Алексеева посвящена исследованию арктических гольцов в малоизученной сибирской части видового ареала и на их примере – вопроса соотношения симпатрического и аллопатрического видообразования у рыб. Она состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и списка цитируемой литературы,

включающего 463 источника, в том числе 259 на иностранных языках, изложена на 439 страницах печатного текста, иллюстрирована 119 рисунками в основном тексте 42 рисунками в Приложении А, 19 таблицами в основном тексте и 69 таблицами в Приложении Б.

Во Введении обосновывается актуальность исследования, освещается степень изученности и разработанности проблемы, формулируются цели и задачи исследования, его научная новизна, теоретическая и практическая значимость, выносимые на защиту положения, дается оценка степени достоверности результатов. Основной целью работы является выяснение распространения арктических гольцов Сибири, изучение их разнообразия и выявление путей и механизмов их диверсификации и видообразования; сформулированные задачи исследования соответствуют поставленной цели и направлены на ее достижение. Высокая степень личного участия автора в проведенном исследовании не вызывает сомнения.

В главе 1 на основании литературных данных анализируются современные представления о разнообразии арктических гольцов - рассматриваются особенности их межпопуляционной фенотипической изменчивости и дается обзор симпатрических форм гольцов из разных частей ареала, приводятся основные сведения о морфологических, экологических и генетических различиях этих форм. Особое внимание уделяется наиболее известным и изученным случаями внутриозерного полиморфизма у арктических гольцов Европы, Северной Америки и России. Далее в работе эти сведения используются для сравнения с описываемыми автором «пучками форм» гольцов Сибири и выявления общих закономерностей их эволюции.

В главе 2 описываются использованный в работе материал и применявшиеся методы исследования. Объем материала, включающего более 8.5 тысяч гольцов из 60 водоемов, в основном расположенных в труднодоступных горных районах Восточной Сибири, представляется адекватным для решения поставленных в диссертации задач и свидетельствует о высокой интенсивности проводившихся сборов. На основании этого материала проведено комплексное исследование, основанное на применении как классических морфо-экологических, так и современных молекулярно-генетических методов, что следует отнести к несомненным достоинствам работы.

В главе 3 описывается распространение арктического гольца. Автор показывает, что в то время как на северных материковых окраинах Евразии ареал

этого вида был изучен относительно полно, сведения о его более южной части в континентальных районах Сибири были крайне отрывочными, в связи с чем изучение распространения гольца в этих районах являлось одной из важных задач представленного исследования. На основании собственных 20-летних экспедиционных работ и анализа коллекций, предоставленных коллегами, автором выявлено намного более широкое, чем было известно ранее, распространение арктических гольцов во внутренних районах Сибири, приуроченное к горным областям и районам плейстоценовых оледенений, составлена карта современного ареала арктических гольцов на территории Сибири. Сделан вывод, что континентальная часть сибирского ареала арктического гольца является остатком более широкого древнего ареала, включавшего в периоды плейстоценовых похолоданий как горные озера, так и расположенные ниже предгорные и равнинные водоемы свободных от оледенений зон, в которых голец исчез после потепления.

Глава 4 – наибольшая по объему глава диссертации, в которой приведены описания арктических гольцов из сорока изученных в работе водоемов Сибири. Эти описания сгруппированы в подразделы по географическому принципу (арктические гольцы Забайкалья – из бассейнов Байкала, Чаи, Витима, Олекмы; арктические гольцы северо-востока Сибири – из бассейнов Алдана, Яны, Индигирки, Колымы; арктические гольцы архипелага Северная Земля). В каждом описании дается характеристика водоема (координаты, географическое положение, размеры, глубина, рельеф, состав ихтиофауны, краткая история изучения), описывается состав выборок гольцов, их размеры, внешний вид, морфология, возраст, рост, размножение, биотопическое распределение; если имеются симпатрические формы – приводятся отдельные описания каждой из них; проводится сравнение этих форм. Наибольший интерес представляют именно описания таких «пучков форм», дающие материал для анализа их происхождения и эволюции, проводимого в следующей главе.

В Главе 5 описывается эволюционная диверсификация арктических гольцов Сибири. Эта глава включает три крупных подраздела, посвященных дифференциации по морфологии (меристические признаки, длина жаберных тычинок, пропорции тела, окостенения), биологическим показателям (рост, питание, размножение) и генетической дифференциации (кариотипы, митохондриальная ДНК, микросателлиты). В каждом из этих подразделов большое внимание уделено сравнению симпатрических форм. Показано, что степень их дивергенции по разным

системам морфологических признаков, по особенностям экологии и параметрам жизненного цикла, а также по генетическим маркерам (микросателлиты) различается в разных озерах, и на современном временном срезе можно выстроить ряд от морфологически близких эпигенетических форм до полностью морфологически обособленных, генетически различных и репродуктивно изолированных форм, соответствующий последовательным этапам их эволюционной дивергенции. Глава завершается двум обобщающими подразделами, один из которых посвящен плейстоценовой истории и путям расселения арктических гольцов Сибири, а второй - происхождению симпатрических форм. В последнем на основании полученных данных делается вывод о том, что в изученных озерах эти формы возникали независимо на основе симпатрического формообразования, что является существенным вкладом в изучение соотношения симпатрического и аллопатрического формообразования в эволюции.

В ЗАКЛЮЧЕНИИ суммируются представления автора о современном распространении, истории расселения, разнообразии, филогенетических связях арктических гольцов Сибири, происхождении и эволюционной дивергенции симпатрических форм. ВЫВОДЫ полностью отражают содержание диссертации и сделанные автором обобщения.

Диссертационная работа С.С. Алексеева выполнена на высоком уровне, однако не лишена недостатков. Имеется диспропорция между полнотой изученности гольцов из Забайкалья и из других частей сибирского ареала. В то время как в Забайкалье изучение арктического гольца проведено весьма подробно – обследовано большое число населенных этим видом озер, взяты большие выборки, подвергнутые разным видам анализа - в других районах число изученных популяций гольца меньше, а изученных детально – совсем невелико, выборки часто ограничиваются несколькими особями, использованными для анализа мтДНК, и, реже, меристических признаков и возраста; по некоторым выборкам имеются только данные по мтДНК. В генетической части исследования вызывает сожаление, что кариологическому анализу были подвергнуты лишь две формы гольца из одного озера, тем более что по ним были получены весьма интересные результаты. Анализ мтДНК проведен с использованием довольно короткого (507 пар оснований) участка митохондриального генома, что сужает возможности филогеографического анализа. Объем диссертации мог бы быть сокращен за счет уменьшения обзора симпатрических форм гольцов из разных частей

ареала в главе 1, описаний гольцов из исследованных озер в главе 4, а также уменьшения числа их фотографий в Приложении А.

Эти замечания, однако, носят частный характер и не снижают общую высокую оценку работы. Представленная к защите диссертация С.С. Алексеева – законченный научный труд, вносящий весомый вклад в изучение ихтиофауны Сибири, распространения и разнообразия одного из ее важных представителей – арктического гольца, вопросов зоогеографии и плейстоценовой истории Азии. Большим достоинством работы является ее направленность на выяснение путей и механизмов формообразования у арктических гольцов и в более широком плане – вопроса соотношения разных типов видообразования в эволюции. Автором обнаружены и подробно изучены интересные «пучки форм» арктических гольцов и получены убедительные доказательства того, что в обследованной им части ареала они возникали преимущественно в результате симпатрического формообразования; путем сопоставления «пучков форм», находящихся на разных стадиях обособления, реконструирован возможный путь их симпатрической дивергенции в эволюции. В практическом плане результаты работы важны для разработки стратегии охраны реликтовых популяций арктического гольца в горных областях Сибири, в частности, они использованы автором при написании видовых очерков по арктическому гольцу для Красных Книг Российской Федерации и региональных Красных Книг. Таким образом, представленная работа имеет несомненную теоретическую и практическую ценность.

По теме диссертации опубликованы 52 научные работы, включая 1 монографию и 26 статей в российских и международных журналах из списка ВАК РФ. Серия статей С.С. Алексеева по теме диссертации, посвященных изучению гольцов Забайкалья и опубликованных в журнале "Вопросы ихтиологии", была отмечена премией конкурса на лучшие публикации 2001 г. в журналах, издаваемых компанией МАИК "Наука/Интерпериодика". Продуманность плана исследования, его комплексный характер, высокий методический уровень анализа материала, апробация результатов работы на авторитетных российских и зарубежных ихтиологических и эволюционно-биологических форумах, большое число публикаций в ведущих изданиях убеждают в достоверности полученных результатов, справедливости сделанных обобщений и обоснованности выводов. Диссертация полностью соответствует требованиям пунктов 9-14 Постановления Правительства Российской

Федерации от 24 сентября 2013 г. №842 «О порядке присуждения ученых степеней», а ее автор Алексеев Сергей Сергеевич заслуживает присуждения ему искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.06 – ихтиология.

Доктор биологических наук, заведующий
Лабораторией океанической ихтиофауны
Федерального государственного бюджетного
учреждения науки Институт океанологии
им. П.П. Ширшова Российской академии наук

Евсеенко Сергей Афанасьевич

07. 09. 2016 г.

117997, Москва, Нахимовский проспект
д.36, кор. 1, Институт океанологии
им. П.П. Ширшова РАН
Тел.: +7 (499) 124-59-96
Факс: +7 (499) 124-59-83
http://www.ocean.ru
e-mail: marina@ocean.ru

Верно:
Зав. канцелярией ИО РАН Фролова Л.С.

В диссертационный совет Д 501.001.53
на базе Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова

Сведения об официальном оппоненте по докторской диссертации *Алексеева Сергея Сергеевича*

Фамилия, имя, отчество (полностью)	Евсеенко Сергей Афанасьевич
Ученая степень, отрасль науки, шифр и наименование научной специальности	Доктор биологических наук, шифр 03.02.06 - ихтиология
Ученое звание	Старший научный сотрудник
Полное наименование организации, сокращенное название, должность	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, ИО РАН, заведующий лабораторией, лаборатория океанической ихтиофауны
Адрес почтовый учреждения	117997, Москва, Нахимовский проспект д.36, кор. 1
Адрес электронной почты учреждения	marina@ocean.ru
Телефон учреждения	(499) 1245996

Список публикаций Евсеенко Сергея Афанасьевича
по теме диссертации Алексеева Сергея Сергеевича в рецензируемых научных изданиях за последние 5 лет.

1) Евсеенко С.А., Мишин А.В. 2011. О распределении личинок и локализации нерестовых стад беломорской сельди Clupea pallasii marisalbi // Вопросы ихтиологии. Т. 51. № 6. С. 809-821.
2) Евсеенко С.А., Павлов Д.С. 2012. Памяти Николая Васильевича Парина (21.11.1932-18.04.2012) // Вопросы ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 614-632.
3) Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 53. М.: Товарищество научных изданий КМК. 733 с.
4) Евсеенко С. А., Большакова Я. Ю., Маликова Д .Ю. 2014. О поимке предмалька редкого глубоководного вида Lyconus pinnatus (Merlucciidae) в центральных водах Срединно-Атлантического хребта // Вопросы ихтиологии. Т. 54. № 3. С. 368-370. DOI: 10.7868/S0042875214030035
5) Евсеенко С. А., Большакова Я. Ю. 2014. Первое нахождение малька рыбы-ленты Agrostichthys parkeri (Regalecidae) в районе Китового хребта (южная Атлантика) // Вопросы ихтиологии. Т. 54. № 5. С. 617-619.
6) Кобылянский С.Г., Дриц А.В., Мишин А.В., Поярков С.Г., В.В.Кременецкий, Евсеенко С.А., Флинт М.В. 2014. Мелкомасштабное распределение личинок сельди

(Clupea pallasii marisalbi) и структура вод в районах нереста в Белом море // Океанология. Т. 54. № 6. С. 805-815. DOI: 10.7868/S0030157414060045
7) Кобылянский С.Г., Дриц А.В., Евсеенко С.А., Семёнова Т.Н., Мишин А.В. 2015. Влияние трофических условий на рост и численность личинок сельди Clupea pallasii marisalbi в районах массовых скоплений в Кандалакшском и Онежском заливах Белого моря // Вопросы ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 426-434.
8) Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2015. Личинки светящегося анчоуса Lampanyctus intricarius (Myctophidae) из юго-западной части Тихого океана // Вопросы ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 482-486. DOI: 10.7868/S0042875215040013.

Подпись _____ С.А. Евсеенко

ОТЗЫВ
официального оппонента на диссертационную работу
Алексеева Сергея Сергеевича
«Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири»,
представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.06 – ихтиология

Арктические гольцы *Salvelinus alpinus* complex демонстрируют огромный размах изменчивости, соотношение модификационной, эпигенетической и генетической компонент в проявлении и контроле которой остаётся неясным. Можно сказать, что гольцы являются одной из наиболее сложных для изучения групп рыб и вообще биологических организмов. Их эволюционная и экологическая пластичность, наличие симпатрических пар и букетов (пучков) форм, данные о взаимной трансформации эколого-морфологических форм в череде поколений и даже в ходе индивидуального онтогенеза ставят множество фундаментальных вопросов о путях и механизмах микроэволюционного процесса и адаптации. Вместе с существенной экологической ролью гольцов в экосистемах высоких широт и горных областей, а также их важным экономическим значением для местного и коммерческого рыболовства это делает их модельными объектами, привлекая внимание большого круга специалистов-биологов. Можно добавить также, что приуроченность гольцов к экстремально холодным местообитаниям делает их уязвимыми перед последствиями идущих глобальных климатических сдвигов. Как показали результаты множества работ, проведённых в мире на представителях р. *Salvelinus*, изучение структуры популяций этой группы рыб наиболее эффективно с помощью комплексного методического подхода, включающего традиционный сравнительный биологический и морфометрический анализ, остеологию, а также анализ возраста и роста, спектров питания, и, конечно, паттернов генетической дифференциации аллопатрических и симпатрических форм. Применение молекулярно-генетических маркеров, изменчивость которых не подвержена модифицирующему действию среды, в большей степени отражает дивергенцию, чем конвергенцию и параллелизмы, является непременным компонентом современного эволюционно-экологического исследования. Решению так называемого «гольцового вопроса» на территории Сибири,

наименее изученной в этом плане, с помощью такого комплексного методического подхода и посвящена диссертационная работа С.С. Алексеева.

Диссертационная работа построена по традиционному **плану**, состоит из Введения, пяти глав, Заключения и Выводов, а также списка литературных источников и Приложений. Общее число страниц 439, из которых 400 составляет основной текст, остальное – список литературы из 463 источников и Приложения, в которые вынесена табличная и графическая (в основном фотографии и рисунки рыб) информация. Работа содержит 19 таблиц и 119 рисунков в основном тексте, а также 42 рисунка в Приложении А и 69 таблиц в Приложении Б.

Во **Введении** автор подчеркивает актуальность исследования, описывает степень изученности проблемы, цели и задачи исследования, научную новизну, теоретическую и практическую значимость, методологию и методы исследования, положения, выносимые на защиту, степень достоверности и апробацию результатов на научных конференциях, конгрессах и совещаниях, список которых весьма внушителен.

Глава 1 посвящена изложению **современных взглядов на разнообразие арктических гольцов**, даётся введение в проблему разнообразия и диверсификации в этой группе рыб, очерчиваются границы группы и та территория, которой посвящена экспериментальная часть работы. В разделе 1.1. рассматриваются различные аспекты межпопуляционной фенотипической изменчивости гольцов – по размерам, окраске, меристическим и пластическим признакам, используемым для популяционно-генетических и эволюционно-экологических исследований. Раздел 1.2 посвящен анализу литературных данных о симпатрических формах гольцов Европы (1.2.1 – 1.2.2) и островов омывающих Европу морей (1.2.3 – 1.2.6), Северной Америки (1.2.7), островов Северного Ледовитого океана (1.2.8) и России (1.2.9). Заканчивается глава разделом 1.3, в котором автор суммирует сведения о диверсификации симпатрических популяций гольцов и формулирует актуальные к решению задачи их изучения. Сутью «гольцовой проблемы» являются происхождение и взаимоотношения симпатрических форм. Подчёркивается, что у гольцов наблюдается континуум симпатрических группировок, от «эпигенетических» форм до генетически дивергировавших популяций, и применение комплексного подхода, включающего и молекулярно-генетические методы, способно внести ясность в их различение.

В **Главе 2** описан **материал и методы** исследования. Объём исследованного материала (2.1) впечатляет. Ядро его составляет суммарная выборка из более чем 8000 арктических гольцов, собранных в водоёмах Восточной Сибири с 1995 г. по настоящее время. В качестве аутгрупп для филогеографических исследований привлекались также данные по мальме и гольцам Северной Америки. Исследуемая территория Восточной Сибири – обширная и до сих пор наименее изученная часть огромного ареала *Salvelinus alpinus* complex, и именно ей уделено особое внимание, и для обитающих там гольцов получено наибольшее количество оригинальных новых результатов. Число рыб, проанализированных различными методами, неодинаково, но все выборки репрезентативны в отношении решаемых задач. В исследуемых озёрах определялись гидрографические и гидрологические параметры. Описаны способы лова. В разделах 2.2 – 2.10 подробно описаны методы исследования, включающие биоанализ, морфометрию, остеологию (степень редукции отдельных элементов скелета), определение возраста и анализ роста (особо следует отметить анализ возраста по срезам плавниковых лучей, что позволило получить высококачественные изображения для подсчёта и измерения ширины годовых колец, напр., рис. 97), а также спектры питания. Анализ генетической дифференциации проведён по двум группам молекулярных маркеров, основанных на ПЦР – секвенирование контрольной области митохондриальной ДНК и анализ микросателлитных локусов. Статистические методы также современны, включают многомерные методы анализа морфологических и молекулярно-генетических признаков, анализ онтогенетических траекторий, оценку интенсивности потока генов между симпатрическими популяциями, филогенетический анализ молекулярных последовательностей и др. Суммарно все использованные методы составляют арсенал современного исследователя внутривидового биологического разнообразия, адекватны целям и задачам работы. Комплексность их применения обеспечивает получение надёжных воспроизводимых результатов, которые не могли бы быть достигнуты ни одним из них в отдельности. Несмотря на то, что автор не все из описанных методов (например, ДНК-анализ) применял своими руками, его вклад в постановку задач, сбор материала, анализ и обсуждение результатов оказался решающим. Степень подробности описания методик достаточна для их воспроизведения.

Глава 3, в которой излагаются сведения о **распространении** арктических гольцов, фактически является изложением результатов, поскольку автор и его ближайшие коллеги впервые приводят сведения о существовании гольца в

десятках водоёмов Восточной Сибири, которая оставалась огромным «белым пятном» на карте ареала рода *Salvelinus*. В ходе экспедиционных работ выявлено намного более широкое, чем было известно ранее, распространение арктических гольцов в Сибири. Кроме того, исчерпывающе проведен анализ литературных данных о распространении арктических гольцов Голарктики. Современный скорректированный ареал включил значительные части бассейнов Лены и других сибирских рек, заполнив область нашего незнания новыми данными, составленная карта ареала (рис. 5 а, б) может эффективно использоваться в настоящее время и являться основой для будущих биогеографических исследований.

Глава 4 является по существу энциклопедией **арктических гольцов из водоёмов Сибири**. Последовательно бассейн за бассейном, водоём за водоёмом, автор скрупулёзно описывает гидрографию, геоморфологию и в целом условия обитания рыб, в том числе видов, совместно с гольцом населяющих данные озёра. Автор приводит историю описания в них различных форм гольцов (или историю обнаружения их в ходе данной работы, если это первоописание). Далее даётся описание взятых в водоёме выборок, размах и средние значения размерных и меристических признаков, результаты анализа возраста и роста, распределение в водоёме и его придаточной системе, сведения о репродукции (возраст и сезон созревания, плодовитость), спектры питания. Эта глава, несмотря на отсутствие в ней широких обобщений, представляет несомненную самостоятельную ценность, поскольку может служить самым точным на настоящее время справочником по гольцам Сибири, одновременно являясь вводной для последующей главы 5, в которой на основании описанной изменчивости делаются межвыборочные сравнения. Всего по подобной схеме описаны десятки водоёмов от Байкала до Северной Земли на севере и Колымы на Северо-Востоке и обитающих в них форм гольцов. Эта глава сама по себе заслуживает высокой оценки и опубликования в виде отдельной монографии справочного характера.

Глава 5 («Эволюционная диверсификация арктических гольцов Сибири») не самая большая по размерам, но, безусловно, центральная, поскольку именно в ней изложены результаты сравнительного анализа эволюционной диверсификации по комплексу морфологических, росто-возрастных, репродуктивных показателей, трофической специализации и генетической дифференциации. Эта глава заслуженно непропорционально представлена в

автореферате. Весьма показательны результаты дискриминации симпатрических форм по парам и всему набору меристических признаков, по которым в разных озёрах наблюдается спектр от почти не выраженной дифференциации до полного неперекрывания облаков рассеяния. Особо ценными, на мой взгляд, являются данные по онтогенетическим траекториям, наглядно демонстрирующие не только возникновение форм, но и возможные переходы одной в другую даже у одного поколения в ходе онтогенеза при смене параметров среды, например, при перестройке трофических связей. Взаимосвязь особенностей питания и ростовых паттернов, а также морфологии, в первую очередь числа и длины жаберных тычинок, убедительно показана на материалах раздела 5.2.1.

Также можно оценить проведенный автором уникальный анализ редукции окостенений у гольцов Забайкалья, маркирующий у гольцов процесс педоморфоза (раздел 5.1.4).

Крайне интересны и оригинальны данные по срокам нереста и особенностям размножения. Исследования автора и его коллег позволили, в частности, выявить не только паттерны пространственно-временной дифференциации симпатрических форм гольцов (Табл. 19) в целом ряде водоёмов Сибири, но и такие уникальные формы как карликовая из оз. Мал. Леприндо с зимне-весенним нерестом.

На генетических исследованиях можно остановиться подробнее. Кариологические данные касаются лишь одного озера Бол. Намаракит, но они продемонстрировали наличие разных кариотипов у населяющих водоём симпатрических форм. Ранее было показано, что арктические гольцы достаточно обеднены генетически. Это касается и аллозимов, и мтДНК. Автор выбрал из доступного спектра маркеров относительно полиморфный контрольный регион мтДНК и набор высокоизменчивых микросателлитных локусов. Первый маркер показал большую эффективность для анализа филогеографии, второй – для оценки степени изоляции симпатрических форм. МтДНК (по контрольному региону автором и его соавторами впервые проанализировано большое число особей) показала родство забайкальских гольцов европейским, и в целом их древность, максимальное гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие делают Забайкалье одним из наиболее важных центров разнообразия гольцов.

Микросателлитный анализ ясно показал, что совместно обитающие формы гольцов образуют монофилетические кластеры с высокой бутстрэп-поддержкой, что указывает на их независимую параллельную дивергенцию в разных озерах в

результате симпатрического формообразования. Этот результат является фундаментальным и принципиальным, поскольку сам механизм симпатрического видообразования часто ставится под сомнение, и доказательства в его пользу весьма скудны.

При изложении и обсуждении материала экспериментальных глав, в том числе главы 5, автор демонстрирует высокий уровень компетентности не только в традиционных морфолого-экологических, но и в молекулярных аспектах анализа дифференциации, а также в понимании взаимосвязи генетических данных с морфологическими.

Несмотря на общий высокий научный уровень работы, можно сделать некоторые **замечания**.

На мой взгляд, на многих двумерных диаграммах рассеяния, особенно для одновременного представления нескольких наборов данных (например, рис. 83) следовало бы показать аппроксимирующие кривые с уравнениями регрессии, без которых только искушенный и опытный ум автора может делать это «виртуально».

При многомерном анализе абсолютных промеров тела (пластических признаков) (рис. 86, 87) не приведены плоты 2-й на 3-ю главных компонент, которые абстрагированы от размеров рыб (их принимает на себя первая ГК) и подчёркивают различия собственно формы тела. Это позволило бы дополнительно визуализировать межвыборочные различия по этим признакам.

Мне представляется, что упоминаемые автором во всём тексте диссертации «эпигенетические формы» не получили должного внимания в смысле раскрытия возможных механизмов формирования морфотипов. В широком смысле дискретные симпатрические формы могут возникать на базе адаптивного ландшафта в результате естественного отбора в пределах «нормы реакции» генотипа, но могут и при включении различных триггерных собственно эпигенетических механизмов (запускаемых в том числе сигналами среды) через метилирование регуляторных сайтов в геноме, приводящих к дифференциальной экспрессии генов, контролирующих онтогенез. В ещё более узком смысле «эпигенетический» относится только к наследуемой части таких изменений. «Эпигенетические» формы, возникающие в результате этих механизмов, будут тоже некими «стадиями» микроэволюционного процесса.

Гольцу Таранца и взаимоотношениям комплекса арктического гольца с мальмой уделяется достаточно скромное место в диссертации (мальма даже не включена в филогеографический анализ как аутгруппа). Видимо, автор посчитал, что эти вопросы уже проработаны другими исследователями, однако в свете многочисленных оригинальных данных, приводимых в диссертации, в этом вопросе также можно было бы ожидать новых открытий.

На рисунках 112-114 следовало бы использовать цветовые схемы для визуализации паттернов изменчивости мтДНК, взятые из статей чёрно-белые изображения значительно труднее для восприятия.

На с.289 строка 6 снизу очевидно, опечатка, не «см», а «мм» (длина жаберных тычинок).

Высказанные замечания не имеют принципиального характера и не влияют на общую высокую оценку работы.

Работа хорошо структурирована, изложена лаконично, что позволило описать чрезвычайно объёмный фактический материал и тщательно обсудить полученные данные. Научный и лингвистический стиль текста диссертации заслуживает высокой оценки. Оформлена работа тщательно, рисунки и таблицы наглядные, легко читаемые и воспринимаемые.

Диссертационная работа представляет собой крупный вклад в решение ряда фундаментальных проблем ихтиологии и эволюционной экологии. При этом **практическая значимость** работы также несомненна. Изученная группа рыб является одной из наиболее широко распространённых и важных в эколого-хозяйственном отношении в Северном полушарии. Материалы диссертации могут быть использованы при инвентаризации биоразнообразия, организации охраны и рациональной эксплуатации генофондов рыб, а также при подготовке и повышении квалификации студентов, магистров, аспирантов, специалистов в области биологии и рыбного хозяйства в системах Минобрнауки, Минприроды, ФАНО и Федерального агентства по рыболовству РФ.

В целом можно отметить, что автором проделан большой объем исследовательской работы, исследованные выборки и их репрезентативность достаточны для достижения заявленной цели. Применяемые методы выбраны обоснованно и изложены ясно, все **выводы основаны на анализе данных и обоснованы**, что не позволяет сомневаться в достоверности полученных автором результатов. Содержание работы достаточно полно отражено в опубликованных статьях и автореферате. По теме диссертации автором **опубликованы** 52 работы в отечественных и зарубежных изданиях, в том числе 1 монография и 26 работ в рецензируемых журналах из списка ВАК. Результаты представлены и апробированы на авторитетных научных конференциях и симпозиумах, в том числе международных.

Таким образом, представленная Алексеевым Сергеем Сергеевичем диссертационная работа является завершённым фундаментальным оригинальным научным исследованием, **отвечает** всем требованиям, предъявляемым ВАК к докторским диссертациям, а также изложенным в пп. 9-14 утвержденного Правительством РФ Постановления №842 от 24 сентября 2013 г. «О порядке присуждении ученых степеней» критериям, а ее автор Алексеев С.С. **заслуживает** присуждения учёной степени доктора биологических наук по специальности 03.02.06 – ихтиология.

Зав. отделом популяционной генетики,
зав. лабораторией популяционной генетики Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,
доктор биологических наук,
119991, Москва, ГСП-1, ул. Губкина, 3, тел. +7(499)135-5067, +7(499)135-6213
Email: dmitri_p@inbox.ru, dmitri.p17@gmail.com, Вебсайт http://www.vigg.ru/

26 сентября 2016 г. Политов Дмитрий Владиславович

Подпись удостоверяю

Ученый секретарь ИОГен РАН
доктор биологических наук

Огаркова О.А.

В диссертационный совет Д 501.001.53
на базе Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова

Сведения об официальном оппоненте по докторской диссертации *Алексеева Сергея Сергеевича*

Фамилия, имя, отчество	Политов Дмитрий Владиславович
Ученая степень, отрасль науки, шифр и наименование научной специальности	Доктор биологических наук, Биологические науки, 03.02.07 «Генетика»
Ученое звание	нет
Место работы, занимаемая должность	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, заведующий лабораторией популяционной генетики
Адрес почтовый учреждения	119991 Москва, ул. Губкина, 3, ГСП-1
Адрес электронной почты учреждения	iogen@vigg.ru
Телефон учреждения	8-499-135-6213 (приемная), 8-499-135-5067 (лаборатория)

Список публикаций Политова Дмитрия Владиславовича по теме диссертации Алексеева Сергея Сергеевича в рецензируемых научных изданиях за последние 5 лет:

1. Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A., Katokhin A.V., Matveev A.A., Samusenok V.P., Baldina S.N., Gordon N.Yu., Politov D.V. Morphological, ecological and mtDNA sequence variation in coregonid fish from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // Advances in Limnology (Fundamental and Applied Limnology Special Issues). 2013. V. 64 (Biology and Management of Coregonid Fishes – 2011). P. 257–277. IF=1.309.
2. Рябова Г. Д., Демкина Н. В., Офицеров М. В., Политов Д. В. Генетический анализ наследования аллелей аллозимных локусов сибирского ленского осетра // Рыбное хозяйство. 2012. № 4. С. 60-64.
3. Мудрик Е. А., Кашенцева Т. А., Гамбург Е. А., Гаврикова Е. Ю., Политов Д. В. Неинвазивный метод идентификации пола птенцов журавлей по ДНК из капиллярных сосудов аллантоиса // Онтогенез. 2013. Т. 44. № 5. С. 372-376.
4. Мудрик Е. А., Кашенцева Т. А., Гамбург Е. А., Политов Д. В. Определение пола у десяти видов журавлей с помощью ДНК-маркера EE0.6 // Генетика. 2013. Т. 49. № 12. С. 1254-1257.
5. Жигилева О. Н., Политов Д. В., Головачева И. М., Петровичева С. В. Генетическая изменчивость соболя *Martes zibellina* L., лесной куницы *M. martes* L. и их гибридов

в Западной Сибири: полиморфизм белков и ДНК // Генетика. 2014. Т. 50. № 5. С. 581-590.

6. Мудрик Е. А., Кашенцева Т. А., Гамбург Е. А., Политов Д. В. Генетическая паспортизация и идентификация стерхов (*Grus leucogeranus* Pallas) в искусственно созданных условиях // Известия РАН. Серия биологическая. 2014. № 3. С. 219-227.

7. Мудрик Е. А., Кашенцева Т. А., Постельных К. А., Носаченко Г. В., Политов Д. В. Генетическое разнообразие и родство в разных поколениях искусственной популяции стерха (*Grus leucogeranus* Pallas) // Генетика. 2014. Т. 50. № 10.

8. Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Политов Д.В. Интеграция молекулярно-генетических подходов в программу создания резервного генофонда редкого вида журавлей стерха (*Grus leucogeranus* Pallas) // Успехи современной биологии. – 2015. – Т. 135, № 2. – С. 139–147.

9. Мудрик Е. А., Кашенцева Т. А., Редчук П. С., Политов Д. В. Данные микросателлитной изменчивости подтверждают низкую генетическую дифференциацию западного и восточного подвидов серого журавля (*Grus grus* L.) // Молекулярная биология. 2015. Т. 49. № 2. С. 297–304.

10. Dulmaa A., Slynko Y. V., Gordon N. Y., Stolbunova V., Politov D. V. Peled, *Coregonus peled* Gmelin (Teleostei: Salmoniformes: Coregonidae) transplanted into enclosed Lake Ulaagchny-Khar (Western Mongolia) shows no evidence of hybridization with other introduced *Coregonus* species // Contemporary Problems of Ecology. 2016. V.9. N.2. P. 163-167.

Подпись _____ Политов Дмитрий Владиславович

Подпись удостоверяю

Ученый секретарь ИОГен РАН
доктор биологических наук

Огаркова О.А.

ОТЗЫВ

официального оппонента - доктора биологических наук, профессора кафедры зоологии и экологии Эколого – биологического факультета Петрозаводского государственного университета Шустова Юрия Александровича

на диссертационную работу Алексеева Сергея Сергеевича «Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири», представленную

на соискание ученой степени доктора биологических наук

по специальности 03.02.06 – Ихтиология.

Диссертационная работа Алексеева Сергея Сергеевича посвящена изучению разнообразия и выявлению путей и механизмов диверсификации и видообразования арктических гольцов Сибири. Актуальность работы С.С.Алексеева заключается в том, что если этот вид лососевых рыб, имеющий широкий циркумполярный ареал, в европейской части ареала изучен достаточно подробно, то сведения по гольцам Сибири на сегодня были явно ограничены. Следует также учитывать и тот факт, что арктический голец Сибири, представлен большим набором алло- и симпатрических группировок, а поэтому может служить идеальным объектом для изучения механизмов видообразования.

Диссертация С. С. Алексеева состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и списка цитируемой литературы из 464 наименований. Сама работа изложена на 450 страницах печатного текста, содержит 17 таблиц и 120 рисунков; приложение, состоящее из 100 страниц, включает 40 рисунков (приложение А) и 76 таблиц (приложение Б). Приятно отметить, что в Введении автор выражает благодарности не только своим учителям, но и сотрудникам многочисленных центральных и периферийных институтов не только Росси, но и Шотландии и США за помощь и содействие при выполнении полевых работ и совместные исследования, предоставленные материалы и ценные замечания.

В главе 1 «Изменчивость арктических гольцов на ареале» С. С. Алексеев приводит многочисленные литературные данные об особенностях межпопуляционной фенотипической изменчивости арктических гольцов, а также дает подробный обзор симпатрическим формам гольцов из разных частей ареала (раздел 1.2.) – от озер Альп до озер России. Автором приводятся подробные сведения о морфологических, экологических и генетических различиях арктических гольцов, свидетельствующих о очень большом диапазоне их изменчивости. Так, например, характерной особенностью данного вида лососевых рыб можно считать наличие в ряде озер симпатрических форм, отличающимся по многим характеристикам – продолжительности жизни и темпу роста, местам и срокам нереста, окраске, морфологии и др.

В разделе 1.3. «Основные результаты и актуальные задачи изучения разнообразия арктических гольцов», подытоживая данную главу, С. С. Алексеев делает обоснованное заключение о том, что «изучение симпатрических форм дает ключ к решению как конкретных задач изучения эволюции гольцов, так и ряда

общих эволюционно – биологических проблем» (стр.57), что, безусловно, соответствует высокому уровню докторской диссертации.

К сожалению, рецензент в списке литературы рецензируемой работы, не обнаружил ссылку на статью В.Я.Первозванского и Ю.А.Шустова «Карликовая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в озере Верхний Нерис (Паанаярвский национальный парк, Карелия", опубликованную в журнале «Вопросы ихтиологии» в 1999 году (т.39, №1, с.131-132), в которой приводятся сведения по морфологии карликовой формы арктического гольца, достаточно редко встречающейся в этом регионе России.

В главе 2 «Материал и методы» автор подробно описывает очень большой набор применяемых им методов и анализов (биологический, морфологический, остеологический, цитогенетический и молекулярно-генетический методы, а также анализы питания, возраста и роста рыб) используемых им во время работы над диссертационной работой в течение практически двадцати лет (1995-2015 гг.). Впечатляет также и объем материалов - за этот период материалом для работы послужили более 8,5 тысяч арктических гольцов, исследуемых из 53 озер Восточной Сибири лично С.С.Алексеевым, не считая коллекционных материалов других исследователей (К.А.Савваитова и др.). В Приложение А к диссертационной работе приводятся рисунки и фотографии гольцов, в Приложение Б – таблицы. В частности, в таблице Б 1 автором приводится подробный список водоемов Сибири и Северной Америки, в которых собирался материал с указанием таких сведений, как название озера или реки, их географические координаты, регион, бассейн, некоторые характеристики водоемов и список рыб, а в таблице Б2 – объем исследованного материала.

Глава 3 посвящена анализу распространения арктических гольцов, в которой С.С.Алексеев на основании собственных и литературных данных составил современную карту распространения гольцов Сибири и сопредельных областей (рис. 5, стр. 86), в которой их ареал представлен значительно шире, чем было принято считать ранее. Понятно, эта работа потребовала от автора новых поисковых полевых работ, в результате которых С.С.Алексеев, обследовав около 80 горных озер Забайкалья, обнаружил арктического гольца в 30 из них, в том числе в 22 - впервые. Автор приходит к выводу, что современный ареал является остатком более широкого древнего ареала, существовавшего на территории Сибири в холодные периоды и включавшего расположенные ниже предгорные и равнинные водоемы, в которых голец исчез после потепления.

В главе 4 «Арктические гольцы из водоемов Сибири» автором приводятся морфо-экологические данные об арктических гольцах из 40 озер Сибири. Причем для каждого водоема С.С.Алексеев приводит крайне полезные и необходимые характеристики. Это сведения о самом озере - координаты и географическое положение, размеры, глубина, рельеф, состав ихтиофауны, краткая история изучения, а также размеры и внешний вид самих гольцов, их морфология, возраст, рост, размножение и биотопическое распределение – отдельно для каждой из симпатрических форм. Отдельно автором проводится анализ арктических гольцов Забайкалья (раздел 4.1.), арктических гольцов северо-востока Сибири (раздел 4.2) и арктических гольцов архипелага Северная Земля (раздел 4.3.). Так, например,

исследуя гольцов Северной Земли, С. С. Алексеев приходит к выводу о том, что видимо, на островах архипелага имеются и другие населенные гольцом озера, которые относятся к ледниково-подпрудному типу. Несомненно, что эти данные расширяют современные представления о распространении, разнообразии и биологии гольцов этого региона России.

Очень глубокий и подробный анализ материалов представлен С.С.Алексеевым в главе 5 «Эволюционная диверсификация арктических гольцов Сибири». В разделе 5.1. приводятся сведения о дифференциации по морфологии, в разделе 5.2. – о дифференциации по биологическим показателям, генетической дифференциации посвящен раздел 5.3. Плейстоценовая история и пути расселения арктических гольцов Сибири анализируются автором в разделе 5.4., а происхождению симпатрических форм гольцов посвящен раздел 5.5.

Так, например, на рис. 77 (стр. 272) автор приводит подробные сведения о числе жаберных тычинок в изученных выборках арктического гольца из горных озер Сибири, причем многие данные приводятся впервые. На рис. 78 (стр.275) приводятся данные о среднем числе пилорических придатков у гольцов из разных частей ареала, на основании которых вкупе с другими данными автор приходит к выводу о том, что Забайкалье можно рассматривать как один из основных центров разнообразия арктических гольцов.

Для арктических гольцов характерна также и существенная дифференциация по питанию (раздел 5.2.2.) – симпатрические формы гольцов осваивают разные пищевые ниши и могут существенно специализироваться по питанию. Так, например, на стр. 342 автор в частности указывает на то, что к гольцам с планктонным типом питания относятся мелкие гольцы из озер Ирбо и Соли, о чем свидетельствуют такие показатели питания, как доля зоопланктона от массы содержимого желудков и высокая частота встречаемости. Материалы, представленные в диссертации по питанию гольцов весьма убедительны. Однако у нас имеется небольшое пожелание к автору в методическом плане. В последнее время во многих статьях, посвященных исследованию питания рыб в естественных условиях, дополнительно к показателям, применяемым согласно руководству «Методическое пособие.., 1974», для характеристики спектров питания используется комплексный «индекс относительной значимости» (Попова, Решетников, 2011). Возможно, С. С. Алексееву имеет смысл в дальнейших исследованиях питания гольцов применять и этот надежный и проверенный современный показатель.

Анализируя плейстоценовую историю и пути расселения арктических гольцов Сибири, С. С. Алексеев приходит к выводу о том, что арктический голец мог постоянно обитать в течение всего этого периода, по крайней мере, последние 160 тыс. лет – в периоды оледенений в низкорасположенных приледниковых озерах, а в настоящее время – в холодноводных высокогорных водоемах.

В Заключение автор формулирует свой тезис (стр. 389) о том, что в холодные периоды ареал арктического гольца во внутренних районах Сибири был шире, а число популяций больше, по сравнению с настоящим временем. Причем современные популяции часто не имеют связи друг с другом. В настоящее время в сибирских озерах встречаются не только гольцы – полифаги, но и бентофаги,

энтомофаги, хищники. Однако только планктофаги отличаются наибольшим морфологическим своеобразием, а высокая специализация к питанию планктоном, по мнению С. С. Алексеева, является основным направлением морфологической эволюции гольцов Сибири.

Выводы С. С. Алексеева полностью соответствуют задачам диссертационной работы, очень аргументированы и не вызывают никаких замечаний у рецензента. То же можно сказать и об основных положениях, выносимых автором на защиту - они сформулированы в 5 пунктах, также полностью соответствуют поставленным диссертантом задачам (5 задач) и вполне убедительны и обоснованы.

Научная новизна диссертационной работы С. С. Алексеева подтверждается тем, что впервые с применением современных методов (морфо-экологические, молекулярно-генетические) выполнены многолетние исследования арктических гольцов достаточно обширного района Сибири – Забайкалья и автором убедительно доказано, что гольцы Сибири родственны гольцам Европы. Выявленное С. С. Алексеевым большое морфологическое, экологическое и генетическое разнообразие арктических гольцов Забайкалья позволило признать этот район одним из основных центров разнообразия арктического гольца на всем ареале.

Вне всякого сомнения, многолетние, с применением большого набора методов, проведенные С. С. Алексеевым исследования имеют большую теоретическую значимость, так как существенно дополняют представления о путях заселения Сибири арктическим гольцом и истории формирования сибирской ихтиофауны. В тоже время они имеют и большое практическое значение, так как эти данные будут важны при разработке стратегии охраны реликтовых популяций арктического гольца Сибири.

Апробация диссертационной работы автора проходила на многочисленных региональных и международных конференциях, конгрессах и симпозиумах, а также на научных заседаниях и коллоквиумах Института биологии развития РАН. Сам список публикаций автора включает 52 научные работы, в том числе 1 монографию и 26 статей в журналах из списка ВАК РФ.

Высокий уровень диссертационной работы С. С. Алексеева подтверждается еще и тем, что работа была выполнена при многократной финансовой поддержке очень авторитетных научных фондов – Российского фонда фундаментальных исследований, Фонда Джона Д. и Кэтрин Т. МакАртуров, а также программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Таким образом, рецензент приходит к однозначному мнению о том, что диссертационная работа С. С. Алексеева представляет собой многолетний капитальный труд, а основная цель и поставленные автором в работе задачи полностью выполнены.

Исходя из вышеизложенных аргументов - считаю, что рецензируемая мною диссертационная работа соответствует требованиям «Положения о порядке присуждения ученых степеней» утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации от 23.09.2013 года № 842 , предъявляемым к диссертациям

на соискание ученых степеней доктора биологических наук, а ее автор Алексеев Сергей Сергеевич, заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.06 – ихтиология.

Шустов Юрий Александрович
26 июня 1948 г. рождения
185910 Республика Карелия, Петрозаводск,
ул. Красноармейская, 31
Эколого – биологический факультет (ЭБФ)
Петрозаводского государственного
университета, тел.+7(814-2)76-38-64
shustov@petrsu.ru
доктор биологических наук
по специальности «ихтиология»
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования «Петрозаводский
государственный университет»,
профессор

Подпись руки проф. Ю.А. Шустова
УДОСТОВЕРЯЮ.
Уч. секретарь ученого совета
Бутвило А.И.
«10» июля 2016 г.

В диссертационный совет Д 501.001.53
на базе Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова

Сведения об официальном оппоненте по докторской диссертации *Алексеева Сергея Сергеевича*

Фамилия, имя, отчество (полностью)	Шустов Юрий Александрович
Ученая степень, отрасль науки, шифр и наименование научной специальности	Доктор биологических наук Биологические науки 03.02.06 - ихтиология
Ученое звание	Профессор
Место работы, занимаемая должность	Профессор кафедры зоологии и экологии Эколого – биологического факультета Петрозаводского государственного университета (ПетрГУ)
Адрес почтовый учреждения	185910 Петрозаводск, пр. Ленина, д.33
Адрес электронной почты учреждения	petrsu.ru
Телефон учреждения	8(814-2)76-38-64

Список публикаций Шустова Юрия Александровича - оппонента по теме диссертации Алексеева Сергея Сергеевича в рецензируемых научных изданиях за последние 5 лет.

1.Тыркин И.А., Щуров И.Л., Широков В.А., Ивантер Д.Э., Шустов Ю.А. Лососинка: перспективы возрождения статуса лососевой реки – Уч. зап. ПетрГУ. 2011. №4 (117), С. 26-31.

2.Шустов Ю. А., Белякова Е. Н. Сравнительное изучение питания пестряток и смолтов атлантического лосося Salmo salar L. в бассейне субарктической реки Варзуга. 2012. Экология, №6, с. 442-445.

3.Шустов Ю. А., Барышев И. А., Белякова Е. Н. Особенности питания молоди атлантического лосося *Salmo salar L.* в субарктической реке Варзуга и ее малых притоках (Кольский полуостров). 2012. Биология внутренних вод, №3, с. 66 – 70.

4.Шустов Ю.А., Тыркин И.А., Распутина Е.Н. Пищевая конкуренция обыкновенного подкаменщика и усатого гольца с молодью лососевых рыб р. Salmo в притоках Онежского озера. Гидробиологический журн.,2014, т. 50 , № 4, с.34 – 44.

5.Тыркин И. А., Шустов Ю. А., Распутина Е. Н., Легун А. Г. Особенности питания молоди атлантического лосося (Salmo salar L.), зараженной инвазионным паразитом Gygodactylus salaris, в реке Кереть Росс. Ж. Биол. Инвазий, 2015, №3, с. 71 – 76.

Шустов Юрий Александрович

Подпись Шустова Ю.А. Шустова
УДОСТОВЕРЯЮ –
СПЕЦИАЛИСТ ДЕКАНАТА ЭБФ
И. В. СИЛЬЧЕНКО
« » 2016г. Подпись

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Петрозаводский государственный университет» ПетрГУ
ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ