

«Утверждаю»

Проректор – начальник управления научной политики

МГУ имени М.В. Ломоносова, чл.корр. РАН



А.А. Федянин
А.А. Федянин

«05» *мая* 2026 г.

ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова» на диссертационную работу

Казиминова Петра Алексеевича

«Генетическая структура популяций волка России и факторы её формирования», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.7. Генетика

Актуальность темы исследования

Объект исследования – волк, исторически имеет почти циркумполярный ареал и представляет собой одного из основных крупных хищников Северного полушария. Он очень пластичен экологически, хорошо приспосабливаясь к различным климатическим и ландшафтным условиям, а гибкость поведения и высокая социальность позволяют ему осваивать самые разные типы добычи. В результате волк традиционно был в фокусе внимания ученых, поскольку его экосистемная и экономическая роли исторически были очень велики, влияя как на численность и здоровье популяций диких травоядных, так и на развитие скотоводства. Стоит отметить, что понимание роли волка в природных экосистемах пришло, когда многие его популяции оказались фрагментированы, сократились в численности или вовсе исчезли.

В то же время, одни из самых обширных и наименее фрагментированных популяций волка сохраняются на территории России. При этом большинство прежних исследований генетики и популяционной структуры этого вида было сосредоточено как раз на территориях, где эта структура подверглась давлению антропогенного пресса и могла заметно измениться по сравнению с естественным состоянием. Макропопуляция же волка в России, предположительно, наименее дивергировавшая от естественного состояния,

была исследована очень ограниченно и фрагментарно. Именно этот пробел пытается восполнить автор обсуждаемой диссертационной работы, и это определяет ее актуальность.

Структура и содержание работы

Диссертационная работа изложена на 147 страницах, включая 6 страниц Приложений. Структура работы вполне традиционна: она состоит из Введения, четырех глав основной части – Обзора литературы, Материалов и методов, Результатов и Обсуждения, краткого Заключение, Выводов, Списка литературы и уже упомянутого Приложения, в которое вынесены таблицы со списком исследованных коллекционных экземпляров и генетических последовательностей. Надо сказать, что главы диссертации крайне детально структурированы, что облегчает поиск в ней соответствующих разделов и информации. Так, глава Обзор литературы, где разбираются вопросы эволюции и систематики волка и история их исследований, включает на 5 разделов, глава Обсуждение – на 7 разделов, а главы Материалы и методы и Результаты поделены еще более на дробно, на разделы двух порядков.

В Главе 2 подробно, с, как уже сказано, разбивной на несколько разделов и подразделов, описаны использованные автором материалы и методики работы с ним. При этом для каждого типа молекулярных маркеров – микросателлитов и митохондриальной генетической последовательности контрольного региона D-петли – отдельно описана вся «цепочка», от методики получения исходных данных до способов их анализа.

Глава 3 «Результаты» поделена на 6 основных разделов. В разделе 3.1 описаны результаты исследования микросателлитов. Вначале объяснено, по каким критериям была ограничена выборка особей, включенных в анализ, и набор анализируемых микросателлитных локусов, и перечислены локусы, оставшиеся в анализе. Возможно, этот подраздел уместнее смотрелся бы в Материалах и Методах, поскольку не содержит результатов как таковых. Далее подробно разбираются выявленные критерии взаимосвязи расстояния между точками, откуда происходят исследуемые образцы, и родственных связей между этими образцами. В результате были определены минимальные расстояния, при которых некоторые экземпляры исключались из сокращенного набора данных как очевидно близкородственные. Приведены данные распределения особей между кластерами и внутривнутрипопуляционной генетической изменчивости по полному и сокращенному наборам данных (то есть, с включением и исключением потенциально близкородственных особей). Показано, что межпопуляционные дистанции в среднем выше при анализе полной выборки, чем сокращенной. Наконец, дается подробный анализ популяционно-генетической структуры волков в пределах России на

основании изучения микросателлитов, оценивается влияние изоляции расстоянием, и приводятся собственно данные кластеризации локусов и распределение вероятностей отнесения особей из той или иной точки ареала к определенной популяции. В разделе 3.2 описаны результаты исследования митохондриальной ДНК (контрольного региона D-петли). Описана полученная картина генетического разнообразия, причем как исключительно на оригинальных данных, так и с привлечением опубликованных данных по другим популяциям волка, приведены его численные показатели и графические интерпретации в форме медианных сетей гаплотипов, полученных разными методами, а также распределение различных выявленных гаплогрупп в пределах российской части ареала волка. В разделе 3.3 довольно кратко охарактеризовано соотношение изменчивости волков по двум группам молекулярных маркеров. В разделе 3.4 приведен анализ влияния антропогенных и географических факторов на популяционную динамику. Стоит сразу отметить, что из данного раздела не очевидно участие антропогенного фактора; если он в этой связи упоминался в Методах, то здесь он в явном виде не обсуждается. Раздел 3.5 посвящен сложной теме выявления гибридных особей. Видовая принадлежность предполагаемых гибридных особей, включенных в исследование, была оценена по отцовской (микросателлиты) и материнской (D-петля) линиям и методом краниометрии. Последний раздел главы, 3.6, посвящен краткому описанию программного продукта, созданного диссертантом для целей исследования в процессе работы, но теперь доступного желающим для решения аналогичных задач. Мне кажется, этот раздел, по сути, является не результатом научного исследования как такового, а частью практического значения обсуждаемой работы.

Глава 4 «Обсуждение» состоит из 7 разделов. Раздел 4.1 посвящен обсуждению влияния семейной и пространственной организации волков на генетическую структуру популяций. Автор приходит к заключению, что в наибольшей степени влияние семейной структуры проявляется на расстоянии 120 км, и, учитывая это расстояние, можно снизить эффект непредвзятости выборки при изучении генетической структуры и лучше выявлять существующие в популяции генетические кластеры. В разделе 4.2 обсуждается влияние расстояния и географических барьеров на генетическую структуру популяций. Автор приходит к заключению, что роль географических барьеров, за исключением Чукотского нагорья, минимальна и не оказывает заметного влияния на генетическую структуру популяций волка в России и Казахстане. Раздел 4.3 посвящен собственно популяционно-генетической структуре волка. Автор обсуждает оптимальное число

кластеров, выявляемых при разных алгоритмах анализа данных: от двух, по сути, отражающих клину «запад-восток», до 4-5. При числе кластеров более 8 начинают выделяться локальные группировки, а не новые обширные популяции. При этом в реальности кластеры не дискретны, а достаточно плавно перетекают один в другой, и уровень дифференциации популяций в пределах России низок. Также, автор отмечает, что выделяемые кластеры не совпадают с границами традиционно признаваемых подвидов. В разделе 4.4 обсуждается уровень генетического разнообразия. Автор отмечает, что уровень его оказался сравнительно высок, и это свидетельствует о том, что исследованные популяции волка сохраняют стабильность и не испытывают кризиса, даже несмотря на антропогенный пресс. В разделе 4.5 автор обсуждает данные по митохондриальному маркеру. Генетическое разнообразие волка по мтДНК также высоко, при этом географический сигнал в полученных картинах распределения гаплотипов еще ниже чем в случае с микросателлитами. Автор отчасти объясняет это высокой подвижностью волков, что обеспечивает поток генов между популяциями. Соответственно, и границам признаваемых подвидов митохондриальные данные соответствуют еще меньше, чем данные по микросателлитам. В разделе 4.6 автор обсуждает влияние антропогенного воздействия и других географических барьеров на формирование структуры популяции волка, и приходит к заключению, что, несмотря на то, что волк избегает освоенных человеком территорий, их влияние на структуру популяций минимально. Наконец, в разделе 4.7 обсуждается возможность существования и выявления гибридных особей. Автор отмечает, что выявить гибриды волка и шакала не удалось, однако из-за особенностей использованных маркеров такие гибриды (особенно бэккроссы) можно было не заметить. Далее автор обсуждает роль гибридизации в эволюции волка и псовых в целом и возможность ограниченного потока генов от шакала к волку не непосредственно, а опосредованно через бродячих собак.

В Заключении кратко (возможно, даже излишне кратко) подводятся итог всей работы.

В работе сформулировано 6 задач и 4 положения, выносимых на защиту. Автором сформулированы 6 выводов, которые адекватны содержанию основной части работы и вполне согласуются с поставленными задачами. Положения, выносимые на защиту, хорошо согласуются и с задачами исследования, и со сделанными выводами. Реферат адекватно отражает основные разделы, результаты и выводы диссертационной работы.

Список цитирований включает 204 работы, в том числе – 31 русскоязычную публикацию и 173 иностранных. Есть все основания считать,

что этот список вполне адекватно отражает существующие опубликованные работы, связанные с темой исследования и исследуемым таксоном.

Научная новизна

Автором обсуждаемой работы впервые предпринята попытка изучить генетическое разнообразие волков в пределах всей российской части ареала вида. Им впервые проанализирована популяционно-генетическая структура волка как в европейской, так и в азиатской части России, и на прилегающих территориях с использованием микросателлитных локусов. Впервые для столь обширной территории исследована внутривидовая генетическая структура волка на основе мтДНК. Также, впервые была количественно, по единым критериям, оценена структура родственных связей волков на обширной территории, и сделаны выводы о её влиянии на результаты популяционно-генетического анализа. Наконец, для российской части ареала волка проведен анализ возможного антропогенного воздействия на формирование его популяционной структуры.

Обоснованность и достоверность научных положений, выводов и рекомендаций

Положения, выносимые диссертантом на защиту, выглядят хорошо подкрепленными приводимыми в диссертации результатами исследований и являются научно обоснованными и практически значимыми.

Достоверность представленных результатов и сделанных выводов поддерживается обширным объемом исследованного материала, адекватным поставленным научным задачам, и большим количеством проработанных автором литературных источников (более 200), имеющих отношение к теме исследования. Также, надежность результатов и выводов обеспечивается использованием широкого спектра современных методов получения молекулярно-генетических данных, биоинформационных и статистических методов.

Результаты диссертации достаточно полно отражены в публикациях автора и сделанных им докладах на тематических конференциях. Всего автором по теме диссертации опубликовано 13 статей и тезисов докладов, в том числе, пять статей в рецензируемых журналах, входящих в базы цитирований Web of Science, Scopus и/или ядро РИНЦ и в «Белый список» научных журналов Министерства науки и высшего образования Российской Федерации. Диссертантом по материалам диссертации сделаны сообщения на восьми научных конференциях.

Практическая ценность результатов

В диссертационной работе проанализирована генетическая структура крупнейшей существующей популяции волка, населяющей разные природные

зоны в пределах региона. Эти результаты могут и, полагаю, должны быть использованы при формировании стратегий регуляции численности волка на различных территориальных уровнях, могут быть положены в основу выработки норм промысла волка (сейчас основанных главным образом на его локальной численности, без учета родственных связей и уровня разнообразия внутри популяции). В результате, при адекватном использовании уже имеющихся данных или вовлечении аналогичных данных, собранных по стандартам данного исследования, теоретически можно будет локально регулировать численность волка, не уменьшая его генетическое разнообразие и не ставя под угрозу отдельные генеалогические линии вида. Этот же подход может быть адаптирован и для территорий за пределами нашей страны (в Западной Европе или в Северной Америке), где сейчас идут либо планируются работы по восстановлению численности волков, и где адекватное представление о структуре семейных связей волка и его естественном разнообразии позволит оптимизировать природоохранные мероприятия. В целом, методология и результаты обсуждаемой работы могут стать эффективным инструментом для регулирования (как сокращения, так и восстановления) популяций волков в пределах всего их видового ареала. Также, многогранное исследование широко распространенного вида может служить моделью для обучения студентов и аспирантов различных биологических специальностей. Наконец, автором в ходе работы для работы с литературой и микросателлитами был создан программный продукт в среде R, который теперь доступен желающим для решения аналогичных задач, что, несомненно, является частью практического применения данной работы.

Замечания и вопросы

Несмотря на общее положительное впечатление, работа вызывает ряд замечаний и вопросов.

1. Не очень понятно, почему обзор литературы в работе, посвященной генетической структуре одного вида, начинается аж с мел-палеогенового вымирания. Знание диссертантом эволюции группы, к которой относится его объект, определенно делает ему честь, но едва ли позволяет лучше понять современную структуру популяций.

2. Почему ископаемые подсемейства псовых прослеживаются в *археологической* летописи, а не в палеонтологической? (стр. 15)

3. «линейная эволюционная линия» (стр. 16) – явно неудачное выражение.

4. «перемещения на вплоть до 180 км» (стр. 25) – явная опечатка.

5. На стр. 26 автор пишет, что «устоявшейся молекулярной систематики рода всё ещё не выработано», при том, что в разделе речь идет о внутривидовой систематике волка.

6. На стр. 27 есть фраза «несут общие митохондриальные гаплотипы как с европейскими, так и с евразийскими волками». А разве Европа не является частью Евразии? Вероятно, автор имел в виду что-то другое.

7. На стр. 29 автор пишет про индийского волка, называя его *C[anins]. [Lupus]. pallipes* (Sykes, 1831). Однако абзац заканчивается фразой «Таким образом, существуют основания для признания индийского волка отдельным видом (*C. indica*)». Никак не пояснено, почему индийский волк, «превращаясь» и подвида в самостоятельный вид, поменял название. Понятно, что так было, вероятно, в оригинальной работе (которая в связи с этой конкретной фразой не процитирована), но как-то откомментировать это номенклатурное противоречие автору определенно стоило. Та же ситуация и с гималайским волком (на той же странице в конце), который как подвид назван *C. l. chanco*, а как вид – почему-то, *C. himalayensis*.

8. «В регионе было выделено два генетических кластера — один, охватывающий территорию российского Кавказа и Предкавказья и Грузию, и второй, охватывающий территорию Армении» (стр. 34). Все-таки, распространены где-либо не кластеры, а гаплотипы или гаплогруппы, входящие в эти кластеры.

9. На странице 35 во вступительном абзаце раздела про роль гибридизации хотелось бы видеть ссылки. Это явно не сам диссертант придумал, а посвященные этой проблеме публикации несомненно существуют.

10. «Это свидетельствует, среди прочего, о том, что гибриды между представителями *C. lupus* и *C. aureus* фертильны» (стр. 39). Понятно, что фраза отсылает к конкретной публикации. Но то, что гибриды шакала и собаки (которая генетически все же волк) существуют и фертильны, известно со времен создания собак Сулимова.

11. Автор выделяет популяции волка «на основе наиболее крупных географических барьеров и границ экологических зон» (стр. 40). Опуская разбор термина «популяция», вопросы вызывают и эти барьеры. На рисунке 2 эти барьеры и границы зон никак не показаны, не перечислены они и в нижеследующем тексте. Да, они упомянуты позже, в «Обсуждении», но на этапе «Материалов и методов» складывается ощущение некоторой произвольности выделения территорий. Оно усиливается тем, что на рисунке 2 оставлены белые пятна. Интуитивно понятно, что они, видимо, включают регионы, материалом из которых автор не располагал, но в целом это еще больше усиливает впечатление произвольности выделенных территорий.

Например, выделенная популяция TRUR выглядит состоящей из двух широко разделенных кластеров. Наверное, все-таки, разумно было бы закрашивать на карте не административные области, а именно регионы, о которых говорит автор (тем более, что в дальнейшем, на рисунке 6, автор так и делает). В подписи к рисунку 2 также указано: «в координаты точек внесены небольшие случайные искажения для облегчения восприятия». В чем облегчение восприятия от случайных искажений координат и как это влияет на распределение точек на карте, не пояснено.

12. Техническая сторона рисунков 8-10 вызывает вопросы. Подписи на концах ветвей не позволяют понять, что это за экземпляры и каково их происхождение; они настолько мелкие, что практически не читаемы. При этом каких-то обозначений полученных кластеров на рисунках нет. Некие гаплогруппы выделены цветом на рисунке 10 – практически без пояснений, что это за гаплогруппы, и соотнести их с ветвями (кластерами) на рисунках 8 и 9 не представляется возможным. При этом на рисунке 8 выделены цветом гаплогруппы *C. lycaon*, японских волков и «дивергирующая линия *C. lupus*» (Что это за линия? От кого она дивергирует?), но не гаплогруппы с территории, которой посвящено исследование. На рисунке 9 вообще нет выделений, читателю предложено по почти нечитаемым аббревиатурам догадаться, кто есть кто.

13. Гаплогруппы на рисунке 10 выделены с очевидной отсылкой к рисункам 11-12. Однако они обозначены цветами: синим, фиолетовым, зеленым, желтым, красным и бирюзовым. На рисунках 11-12 мы видим цветовое обозначение гаплогрупп (внешняя часть круговых диаграмм): синий, фиолетовый, зеленый, желтый, красный, серый (предположим, что это такой бирюзовый) и коричневый, который на части диаграмм составляет более 45%. Что это за гаплогруппа? При этом на рисунке 10 значительная часть гаплотипов не отнесена ни к одной гаплогруппе. Это они обозначены в дальнейшем коричневым? Пояснения к этому найти не удалось.

14. При попытке выявления гибридных особей сказано, что по материнской линии (стр. 85) и по отцовской линии (стр. 86) две особи из Владимирской области были определены как *C. aureus*. Так, может, они и есть просто шакалы? Почему вообще встал вопрос об их идентификации? Там же, на стр. 86, читаем: «референсные шакалы (два самца) и обе особи из Владимирской области были определены как представители *C. aureus* (Рисунок 14)». Однако на рисунке 14 для праймера Yint (а речь в тексте идет о нем) показано ровно три дорожки. Понятно, что рисунок, видимо, должен продемонстрировать на отдельных примерах, как по форецу ПЦР-продуктов

отличаются волк и шакал, но в подписи это никак не обозначено, а текст отсылает к этому рисунку как к отражению результатов.

15. В морфометрическом анализе, вероятно, стоило показать проекции и других Главных компонент. На приведенном рисунке 16 череп шакала падает глубоко внутрь распределения волков, и только из текста мы узнаем, что по второй компоненте шакал, все-таки, особенный. Ну и выводы, когда в морфометрический анализ включены один череп шакала и один череп собаки (с ее-то огромной изменчивостью!), достаточно шаткие. Еще можно было бы понять, если бы речь шла об уникальных таксонах, почти не представленных в коллекциях. Но и шакал, и домашняя собака более чем доступны для изучения. В частности, в коллекции Зоологического музея МГУ, с которой автор работал.

16. У экземпляров из коллекции Зоомузея МГУ есть стандартное обозначение: ЗММУ как аббревиатура коллекции и заглавное S перед музейным номером (у автора в таблице данных – ЗММУ и строчная s, соответственно).

Перечисленные замечания в большинстве своем носят технический характер и не влияют на качество исследования как такового, скорее, представляя собой результат поспешности и, как результат – некоторой небрежности в оформлении. Это ни в коей мере не умаляет теоретического и практического значения обсуждаемой работы.

Автореферат полностью отражает содержание диссертации, аккуратно оформлен и снабжен адекватными иллюстрациями.

Заключение

Диссертационная работа Казиминова Петра Алексеевича «Генетическая структура популяций волка России и факторы её формирования» представляет собой целостное и завершенное исследование, выполненное по актуальной теме на высоком профессиональном методологическом уровне. Его результаты имеют как научно-фундаментальное, так и прикладное значение.

Содержание диссертационной работы Казиминова Петра Алексеевича полностью соответствует п.п. 9-14 Положения «О порядке присуждения ученых степеней» утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации №842 от 24.09.2013 г. (с действующими изменениями), предъявляемым к диссертациям, представленным на соискание степени кандидата наук, а ее автор, Казиминов Петр Алексеевич, заслуживает присуждения искомой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.7 – генетика биологической отрасли наук.

Отзыв на диссертационную работу Казиминова П.А. подготовлен ведущим научным сотрудником Научно-исследовательского Зоологического

музея Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, кандидатом биологических наук (специальность 03.02.04 – Зоология) Крускопом Сергеем Вадимовичем.

Отзыв на диссертационную работу Казиминова П.А. «Генетическая структура популяций волка России и факторы её формирования», представленную на соискание степени кандидата наук по специальности 1.5.7. Генетика, обсужден и одобрен на заседании научно-технического совета Научно-исследовательского Зоологического музея, протокол заседания № 5-2026 от 22 апреля 2026 г.

Директор Научно-исследовательского
Зоологического музея
МГУ имени М.В.Ломоносова,
доктор биологических наук

 / М.В. Калякин /

Ученый секретарь Научно-исследовательского
Зоологического музея
МГУ им. М.В.Ломоносова,
кандидат биологических наук, доцент

 / Н.Н. Спасская /

Декан биологического факультета
МГУ имени М.В.Ломоносова,
Академик РАН



/ М.П. Кирпичников /

 10