

«Утверждаю»

Проректор – начальник управления научной политики

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



\_\_\_\_\_ А.А. Федянин

«22» мая 2026 г.

### ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова» на диссертационную работу  
Томаровского Андрея Александровича «Последствия межвидовой гибридизации и филогенетические отношения в роде *Martes* (сем. Mustelidae)», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.7 – Генетика

Диссертация посвящена актуальной проблеме эволюционной биологии и генетики сохранения видов — гибридизации близкородственных видов млекопитающих и её геномным последствиям. Род *Martes* включает хозяйственно ценные и биоценотически значимые виды (соболь, лесная куница, харза, каменная куница и др.), многие из которых подверглись интенсивному антропогенному воздействию. Впервые на полногеномном уровне проведен анализ гибридизации соболя и лесной куницы, оценены последствия реинтродукции соболя, решен таксономический спор о положении харзы. Автор самостоятельно получил и аннотировал хромосомные сборки, разработал новый подход к анализу гетерозиготности, провел филогеномный и популяционно-генетический анализ. Работа имеет как фундаментальное (филогеномика, цитогенетика), так и прикладное значение в природоохранной практике (генетический мониторинг границ ареала и интрогрессии, вопрос природоохранных статусов).

#### Общая структура работы

Диссертация Андрея Александровича Томаровского построена по классическому принципу и содержит разделы: Введение, Обзор литературы,

Материалы и Методы, Результаты, Обсуждение, Заключение, Выводы, Список литературы и Приложение.

Во Введении обосновывается актуальность исследования и описывается его новизна, теоретическая и практическая значимость, формулируется цель и ставятся задачи. Три научных положения, выносимые на защиту, сформулированы кратко и четко и в полной мере отражают содержание основного направления исследования. Личный вклад автора очевиден. Работа, по сути, представляет собой качественный анализ полногеномных данных, включая собственно сборку геномов и последующее извлечение из них филогенетической и популяционно-генетической информации. Эта работа, также как и интерпретация полученных данных, выполнены лично автором. Последнее ярко отображено в публикациях, в подавляющем большинстве которых Томаровский А.А. является первым автором.

Обзор литературы содержит четыре раздела и по своему содержанию не только подготавливает читателя к восприятию научных проблем по теме работы, но и оказывается информативен и полезен с методической точки зрения. Некоторые его части при определенной доработке могут составить предмет интересного обзора для отечественных изданий. Приводятся краткие сведения о технологиях современного геномного секвенирования, рассматриваются методы оценки гетерозиготности, анализа генетической интрогрессии и происхождения. Раздел анализа филогеномных данных включает в себя, в том числе, методы поиска ортологичных генов. Филогении рода *Martes* и вопросу гибридизации видов этой группы посвящена сама большая часть Обзора литературы. Надо отметить, что автор показал отличное знание литературы по своим объектам и истории их изучения и проявил хороший зоологический взгляд на проблемы родственных взаимоотношений и гибридизации в семействе куньих.

Глава Материал и Методы написана профессионально и не содержит никаких промахов. Автор работает на должном современном уровне своего направления. В изложении методик и подходов чувствуются опыт, приобретенный в течение работы в сильном коллективе специалистов мирового уровня.

Глава Результаты содержит 13 подразделов. В первых трех дается подробное изложение контроля качества полногеномных сборок, аннотации геномов и повторов и др. технических результатов биоинформатического анализа полных геномов. Следующие два раздела посвящены синтении между видами рода *Martes*. Основная часть главы содержит анализ конкретных

вопросов, поставленных для достижения цели исследования: оценка уровня генетического разнообразия изучаемых видов и межвидовых гибридов и филогеномный анализ рода *Martes*.

Глава Обсуждение и заключительный раздел диссертации (Заключение) содержат авторскую интерпретацию полученных данных и сопоставление их с ранее полученными другими авторами результатами по вопросам филогении, таксономии и гибридизации в роде *Martes*.

Пять Выводов подробно раскрывают содержание научных заключений по исследуемым вопросам, изложенные в трех Положениях диссертации.

Список цитируемой литературы содержит 476 наименований. Работа изложена на 186 страницах (без учета приложения), содержит 39 иллюстраций и 13 таблиц. Приложение включает 67 стр.

### **Безусловные достоинства диссертации**

Впечатляющей стороной диссертации является масштабный экспериментальный дизайн: получены *de novo* хромосомные сборки геномов для четырех видов куньих (*M. zibellina*, *M. martes*, *M. foina*, *M. flavigula*) и проанализированы 33 полногеномные выборки, включая гибридов из зоны симпатрии.

Работа содержит очевидную методологическую новизну: в ней впервые разработана и применена концепция анализа компонент распределения гетерозиготности для выявления интрогрессии даже при низкой доле чужеродных генотипов. Кроме того, в работе впервые продемонстрировано преимущество локального анализа ADMIXTURE перед глобальным.

Наиболее значимые научные результаты диссертации состоят в следующем: Высокое качество геномныхборок хромосомного уровня со значением BUSCO>96%, что сопоставимо с лучшими мировыми данными.

Проведена верификация синтении с человеком, собакой и кошкой, уточнены карты хромосомных перестроек.

Предложен новый тест на гибридное происхождение (анализ компонент гетерозиготности) для случаев с малым числом референсных образцов.

Обнаружена мозаичность рекомбинантных хромосом у гибридов, что доказывает не полностью подавленный кроссинговер.

Продemonстрирован высокий уровень гетерозиготности современных соболей, что, возможно, указывает на успех массовой реинтродукции.

Установлена неожиданно низкая (по сравнению с соболем) гетерозиготность лесной куницы.

### Основные замечания к диссертации

Хотя целый ряд результатов впервые получен на полногеномном уровне, что позволило автору получить новую информацию и сделать важные выводы об эволюционной истории рода *Martes* (см. выше), тем не менее, пафос «открытий», «новизны» и уверенности в ряде случаев представляется несколько завышенным.

1. Например, обоснование на геномном уровне необходимости выделения харзы в отдельный род (что составляет 5-й вывод диссертации) является лишь подкреплением точки зрения, уже высказанной ранее (Matyuschkin 1993; Рожнов 1995), подтвержденной, по крайней мере, митогеномными данными (Hassanin et al 2021; Kim et al. 2024), и, в общем-то, мало кем доказательно оспариваемой.

2. Фраза «анализ полногеномных данных соболя позволил сделать вывод об успехе массовой реинтродукции этого вида, осуществленной в середине XX века» (диссер, стр. 8), — это сильное преувеличение. Информация об исходном уровне генетического разнообразия соболя до начала массового отлова и реинтродукции (конец XIX – начало XX вв.) отсутствует, т.к. автор не имеет образцов того периода. Возможно, гетерозиготность и до реинтродукции не была низкой, возможно, она объясняется, например, реинтродукцией особей из сильно дифференцированных популяций, а также искусственным перемешиванием, которое может не иметь существенного биологического значения. Корректнее было бы сказать: «показывает сохранение/восстановление относительно высокого уровня генетического разнообразия, что косвенно свидетельствует о положительном эффекте реинтродукционных мероприятий».

3. «Взаимные интродукции ... в удаленных от зоны симпатрии регионах указывают на необходимость пересмотра границ ареалов ... с возможным расширением зоны симпатрии» (стр. 10 – Положение 1, выносимое на защиту). Само это утверждение выглядит противоречиво. Симпатрия либо изначально определена неверно (и тогда надо ее расширять с упором на неверные исходные данные), или действительно происходит какой-то процесс интродукции (что не обязательно означает расширение ареалов «чистых» видов). Однако данных о динамике процесса интродукции нет и сделать объективный вывод по этому

вопросу вряд ли возможно на использованной в работе небольшой выборке гибридов вообще и за пределами известной зоны симпатрии в частности. Почти все образцы гибридов происходят из близких географических точек, что отмечается и самим автором: «Образцы гибридов были получены в основном (8 из 11...) из одного места (Тюменская область, Уватский район, д.Малый Нарыс) в зоне симпатрии» (стр. 133). Поэтому заявление – «...текущие видовые границы [соболя и лесной куницы], возможно, устарели и нуждаются в пересмотре» (стр. 157 – Заключение) – это слишком сильное утверждение.

4. У лесной куницы низкая гетерозиготность названа «древней чертой». Однако из изложенного сценария популяционной истории рода *Martes* (стр. 153) прямо не следует, что у лесной куницы какая-то особо древняя история по сравнению с другими видами *Martes*.

5. Ультрадлинные RoH у соболя (до 30% генома) — это сильный сигнал инбридинга, который плохо согласуется с высокой общей гетерозиготностью. Автор не обсуждает это противоречие. Но вопрос, как может соболь иметь одновременно высокую гетерозиготность и протяжённые RoH, заслуживает внимания.

6. На хромосоме 11 найдена видоспецифичная инверсия (*M. zibellina* vs *M. martes*) с генами, участвующими в репродуктивных процессах. Автор делает вывод о том, что у гибридов кроссинговер подавлен не полностью (стр. 143). Хотелось бы знать точку зрения автора, почему инверсия на хромосоме 11 не подавляет кроссинговер у гибридов?

7. Вывод 4 содержит слишком широкое и потому некорректное обобщение непригодности STR: «STR, мтДНК, единичные маркеры непригодны для определения видовой принадлежности ... где происходит активная интрогрессивная гибридизация» (стр. 159). Это справедливо для рассматриваемой в диссертации группы таксонов соответствующего ранга, но совершенно не очевидно в применении к другим видам и большим генетическим дистанциям. Обобщение необоснованно вынесено как общий принцип. Более справедливо внести уточнение «в гибридном комплексе *M. zibellina* × *M. martes*...».

8. Самый уязвимый в контексте диссертации вопрос – это применимость PSMC для анализа геномов гибридных особей. PSMC направлен на исследование распределения гетерозиготных сайтов, сформировавшихся в контексте филогении вида, а недавняя гибридизация способна внести в этот процесс неучтенные сдвиги. Алгоритм PSMC изначально разработан для реконструкции демографической истории только одного панмиктического вида без структуры и притока генов извне

(Li & Durbin, 2011). В случае недавней межвидовой гибридизации распределение гетерозиготных сайтов сильно искажается древними TMSCA между родительскими линиями, что приводит к появлению искусственных пиков роста эффективной численности (Cahill et al. 2016; Hawks 2017; Wang et al. 2022; Nadachowska-Brzyska 2016; 2022; Mather et al. 2019; Hilgers et al. 2025). Именно это как раз и наблюдается в работе: у «чистых» соболей и куниц — более гладкие траектории, у гибридов — разнообразие + взрыв ~1,5 млн лет назад. И это, почти наверняка, ожидаемый артефакт дивергенции соболя и куницы, а не реальный демографический сигнал гибридной линии. То же относится к разнообразию траекторий у гибридов: оно отражает предковую мозаичность, а не разные уникальные истории гибридных популяций.

Поэтому следовало более осторожно обсуждать эти результаты и явно указать ограничения применимости PSMC к гибридным геномам.

### **Стилистические замечания и опечатки**

Текст диссертации и автореферата содержат множество опечаток и стилистических и языковых погрешностей. Например, постоянно употребляется выражение «топология видов», «согласование топологии с работами...», «топологии куниц» (стр. 48, 49, 52 и др.). У вида не может быть топологии, правильно сказать «топология филогенетического дерева». Другие словосочетания, которые режут глаз: «монофилетическая клада» и «ареал обитания». Сам термин *клада* обозначает именно монофилитическую группу, а *ареал* — это территория распространения. То есть, в обоих случаях у автора текста «масло масляное».

Приходится отметить некоторую неряшливость в оформлении работы. В диссертации к рисунку 24 на стр 115 нет никакого пояснения к разделу D. На рисунке 11 (стр 51) числа в узлах дерева не известно, что означают, не похожи ни на поддержки, ни на датировки, ни на номера узлов. На рисунке 13 — карта распространения соболя и куницы, нет источника информации о распространению — на основе каких материалов составлена карта, откуда заимствованы данные. В подписи к деревьям на рисунках 28 и 29 (стр. 121-122) и рис. 30 (стр. 125) не указано, что за алгоритм использован для построения деревьев. В подписи к рисунку 31 также не указано, каким методом получена сеть. В латинских названиях родов часто отсутствует курсив. Таблицы: в одних случаях названия к ним в курсиве, в других нет. Встречаются недописанные слова и опечатки, несогласованные части предложений.

Несмотря на указанные недостатки, работа Томаровского А.А. представляет собой высококачественное оригинальное исследование, выполненное на современном уровне геномики.

Диссертация Томаровского А.А. «Последствия межвидовой гибридизации и филогенетические отношения в роде *Martes* (сем. *Mustelidae*)» на соискание ученой степени кандидата биологических наук является законченной научно-квалификационной работой.

Содержание диссертации «Последствия межвидовой гибридизации и филогенетические отношения в роде *Martes* (сем. *Mustelidae*)» соответствует паспорту специальности 1.5.7 – Генетика (биологические науки), а также критериям, определенным п.п. 9–14 «Положения о присуждении ученых степеней» (утверждено Постановлением Правительства РФ от 24.09.2013 г. № 842 (в текущей редакции), предъявляемым к кандидатским диссертациям.

Таким образом, соискатель Томаровский А.А. заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.7 – Генетика.

Отзыв на диссертационную работу Томаровского А.А. составлен ведущим научным сотрудником кафедры зоологии позвоночных МГУ имени М.В. Ломоносова, д.б.н. Банниковой Анной Андреевной.

Отзыв обсужден и одобрен на заседании кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, протокол заседания №6 от 29 апреля 2026 года.

Заведующий кафедрой зоологии позвоночных,  
Д.б.н., профессор

 /Л.П. Корзун/

Ученый секретарь кафедры зоологии позвоночных,  
К.б.н., доцент

 /Е.М. Литвинова/

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

 /М.П. Кирпичников/



